

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE CHIHUAHUA

FACULTAD DE ZOOTECNIA Y ECOLOGÍA

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO



**FLUORESCENCIA DE LA CLOROFILA DE CHAMIZO (*Atriplex
canescens*) Y CARNERO (*Dalea bicolor*) EN AMBIENTES CON
CONCENTRACIONES ELEVADAS DE CO₂**

POR:

I. E. ANDALUCÍA GALVÁN SUÁREZ

**TESIS PRESENTADA COMO REQUISITO PARA OBTENER
EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS CON ÁREA
MAYOR EN RECURSOS NATURALES**

CHIHUAHUA, CHIH., MÉXICO

OCTUBRE DE 2021



Fluorescencia de la clorofila de chamizo (*Atriplex canescens*) y carnero (*Dalea bicolor*) en ambientes con concentraciones elevadas de CO₂. Tesis presentada por Andalucía Galván Suárez como requisito parcial para obtener el grado de Maestría en Ciencias, ha sido aprobada y aceptada por:

Ph.D. Carlos Ortega Ochoa
Director de la Facultad de Zootecnia y Ecología

D.Ph. Agustín Corral Luna
Secretario de Investigación y Posgrado

Ph.D. Iván Adrián García Galicia
Coordinador Académico

Ph.D. Federico Villarreal Guerrero
Presidente

01 de octubre de 2021

Fecha

Comité:
Dr. Martín Martínez Salvador
Dr. Eduardo Santellano Estrada
D. Ph. Alfredo Pinedo Alvarez

© Derechos Reservados	
AUTOR:	ANDALUCÍA GALVÁN SUÁREZ
DIRECCIÓN:	PERIFÉRICO FRANCISCO R. ALMADA
KM.1, CHIHUAHUA, CHIH., MÉXICO C.P. 31453	
OCTUBRE 2021	

AGRADECIMIENTOS

A Dios nuestro señor por ser mi guía y mi fortaleza; a mi asesor, Ph. D. Federico Villarreal Guerrero por brindarme su tiempo asesorándome, por su confianza y paciencia. A mis Padres Rosendo y Ma. Soledad, que han sido mi mayor apoyo. Ellos son mi ejemplo a seguir y mi principal motivación. A la Facultad de Zootecnia y Ecología de la UACH, por permitirme realizar mis estudios de Licenciatura y Maestría. A los miembros de mi comité de tesis: Dr. Martin Martínez Salvador, Dr. Eduardo Santellano y D. Ph Alfredo Pinedo Alvarez.

DEDICATORIA

A Dios

Que me fortalece y me ha dado la capacidad y sabiduría para realizar esta investigación.

Al Ing. Rosendo Galván Moreno y la Señora María Soledad Suarez Corral, mis Padres:

Ellos son mi razón de querer ser mejor día a día, Gracias por su apoyo, por su paciencia, por su confianza en mí, por todo ese inmenso amor, son mi fortaleza y mi mayor bendición, siempre serán mi mayor motivación. Los amo.

A mis hermanos Roxana y Luis Galván Suarez:

Estoy muy orgullosa de ustedes y admiro infinitamente la capacidad que tienen para seguir sus sueños.

A Daniel Rubio Oropeza, un gran ser humano que me ha brindado su apoyo, su paciencia y sus ánimos de superarme día con día. Aprendo cada día que estar contigo es la fortaleza de mi vida, por todo lo que me das, por todo lo que me otorgas, por tu amor incondicional.

CURRICULUM VITAE

La autora nació el 07 de octubre de 1992 en la Ciudad de Parral, Chih., México.

- | | |
|-----------|---|
| 2007-2011 | Estudios de Preparatoria en el Instituto Parralense, A. C., Parral, Chih., México. |
| 2011-2015 | Estudios de Licenciatura en Ingeniería en Ecología en la Facultad de Zootecnia y Ecología de la Universidad Autónoma de Chihuahua, Chih., México. |
| 2017-2019 | Estudios de Maestría en Ciencias en Producción Animal y Recursos Naturales en la Facultad de Zootecnia y Ecología de la Universidad Autónoma de Chihuahua, Chih., México. |

EXPERIENCIA LABORAL

- | | |
|-----------|---|
| 2014 | Prácticas Profesionales FGA. Consultoría Forestal, Hidalgo del Parral, Chihu., México. |
| 2015 | Servicio Social: Entrepreneurs in Action Chihuahua Chih, México. Taller de Ecología, proyecto "Eco Cuadras" CECyTECH. |
| 2016-2017 | COFFIGA. Consultoría Forestal Financiera y de Gestión Ambiental. Chihuahua, Chih. |

2020

XROSS Integrated Transport. Dalhart Texas.
Analista/Sampler en lecherías (Faria Hartley y Exum
West).

RESUMEN

FLUORESCENCIA DE LA CLOROFILA DE CHAMIZO (*Atriplex canescens*) Y CARNERO (*Dalea bicolor*) EN AMBIENTES CON CONCENTRACIONES ELEVADAS DE CO₂

POR:

I. E. ANDALUCÍA GALVÁN SUÁREZ

Maestría en Ciencias en Producción Animal y Recursos Naturales

Secretaría de Investigación y Posgrado

Facultad de Zootecnia y Ecología

Universidad Autónoma de Chihuahua

Presidente: Ph. D. Federico Villarreal Guerrero

Los expertos del Panel Intergubernamental del Cambio Climático (IPCC) proyectaron escenarios que incluyen incrementos de temperatura del aire, aumento en las concentraciones de dióxido de carbono atmosférico (CO₂) y cambio en los patrones de precipitación para las zonas áridas y semiáridas del planeta. Estas proyecciones generan el cuestionamiento de ¿cuál es la factibilidad de que especies nativas forrajeras clave para la ganadería del estado de Chihuahua sigan siendo una fuente disponible de alimento para el ganado?. Especies como el Chamizo (*Atriplex canescens*), y el Carnero (*Dalea bicolor*), juegan un papel clave debido a su presencia en la entidad y a su alto valor nutritivo. Una alternativa para dar respuesta al cuestionamiento anterior es a través del análisis de las respuestas fisiológicas de estas plantas mientras se encuentren expuestas a ambientes que representen los escenarios del cambio climático. Por ello, este estudio evaluó la respuesta fisiológica, mediante la

medición de la eficiencia fotosintética, del Chamizo y Carnero en dos escenarios del cambio climático. Los resultados mostraron que en general, el aumento en la concentración del CO₂, en los escenarios del cambio climático evaluados, no afectará el desempeño fisiológico general de las especies estudiadas, pero si podría mostrar variaciones entre especies y entre periodos.

Palabras clave: respuestas fisiológicas, estrés abiótico, cambio climático, arbustos forrajeros.

ABSTRACT

CHLOROPHYLL FLUORESCENCE OF FOURWING SALTBUSH (*Atriplex canescens*) AND BLUE DALEA (*Dalea bicolor*) UNDER ENVIRONMENTS WITH ELEVATED CONCENTRATIONS OF CO₂

BY:

ANDALUCÍA GALVÁN SUÁREZ

Experts from the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) projected scenarios that include increments in air temperature and carbon dioxide (CO₂) concentrations, as well as changes in precipitation patterns for the arid and semiarid regions of the planet. These projections raise the question of what is the feasibility of key native forage species for livestock in the state of Chihuahua to continue being an available source of feed for livestock? Species such as fourwing saltbush (*Atriplex canescens*) and blue dalea (*Dalea bicolor*) play a key role due to their presence in the state and their high nutritional value. An alternative to answer the previous question is through the analysis of the physiological responses of these plants while exposed to environments representing conditions of the climate change scenarios. Thus, this study assessed the physiological response, by means of the photosynthetic efficiency, of fourwing saltbush and blue dalea under two climate change scenarios. Results showed that, in general, the increment of CO₂ in the evaluated climate change scenarios, will not affect the physiological response of the studied species; however, such response may vary between species and among periods.

Key words: physiological plant responses, abiotic stress, climate change, forage shrubs.

CONTENIDO

	Página
AGRADECIMIENTOS.....	iii
DEDICATORIA.....	iv
CURRICULUM VITAE.....	v
RESUMEN.....	vii
ABSTRACT.....	ix
INTRODUCCIÓN.....	1
REVISIÓN DE LITERATURA.....	3
Cambio Climático.....	3
Escenarios del Cambio Climático.....	4
La Ganadería Extensiva en el Estado de Chihuahua.....	5
Arbustos con Importancia Forrajera en Chihuahua.....	6
Chamizo (<i>Atriplex canescens</i>).....	6
Carnero (<i>Dalea bicolor</i>).....	7
Respuestas Fisiológicas de las Plantas al Estrés Abiótico.....	8
Conductancia estomática.....	8
Índice de contenido de clorofila.....	9

Transpiración.....	9
Eficiencia fotosintética.....	10
MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
Ubicación del Estudio.....	12
Establecimiento del Experimento.....	12
Material Genético Empleado.....	15
Conducción del Experimento.....	15
Variable Respuesta.....	16
Análisis Estadístico	17
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	19
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	40
LITERATURA CITADA.....	41

LISTA DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Estadísticas descriptivas de los valores de temperatura y humedad relativa del aire registrados en los tres módulos durante el experimento.....	20
2	Estadísticas descriptivas de los valores de concentración de dióxido de carbono (CO ₂) en el aire registrados en los tres módulos durante el experimento.....	24
3	Valores de tres criterios de bondad de ajuste para cuatro modelos de covarianza empleados para el análisis de los efectos de las concentraciones de dióxido de carbono (CO ₂) sobre la eficiencia fotosintética de las especies de arbusto chamizo y carnero.....	27
4	Efecto de la fecha, hora de la medición y ambiente de concentración de dióxido de carbono (CO ₂) sobre la eficiencia fotosintética de las especies de arbusto chamizo y carnero.....	29
5	Comparación de medias de la eficiencia fotosintética de chamizo y carnero siguiendo el procedimiento de Tukey..	31
6	Media y error estándar de la eficiencia fotosintética de chamizo y carnero en tres ambientes de concentración de dióxido de carbono (CO ₂).....	33
7	Media y error estándar de la eficiencia fotosintética de chamizo y carnero durante cuatro fechas de medición.....	36
8	Media y error estándar de la eficiencia fotosintética en tres ambientes de CO ₂ , durante cuatro fechas de medición.....	37

LISTA DE GRÁFICAS

Gráfica		Página
1	a) Radiación solar incidente dentro del invernadero experimental (___) y dentro de uno de los invernaderos a escala (--), b) Temperatura del aire y c) Humedad relativa del aire, dentro del invernadero experimental (___) y dentro de uno de los invernaderos a escala que se encontraban a 400 (--), 730 (--) y a 1200 (--) [g g ⁻¹ de CO ₂ . Los números en el eje horizontal hacen referencia, de izquierda a derecha, a los días del mes de noviembre y diciembre de 2019.....	19
2	Concentración de dióxido de Carbono (CO ₂) en los tres módulos experimentales. a) Durante los días de las mediciones, b) Durante todo el periodo experimental. Los números en el eje horizontal hacen referencia, de izquierda a derecha, a los días del mes de noviembre y diciembre de 2019.....	22
3	Histograma (a) y Diagrama boxplot (b) de la totalidad de los valores registrados de la variable respuesta.....	27

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Acomodo de los módulos experimentales dentro del invernadero.....	13

INTRODUCCIÓN

Las actividades humanas han contribuido al incremento de la concentración de dióxido de carbono atmosférico (CO₂), así como a un aumento de la temperatura del aire (Morales *et al.*, 2014). El CO₂ es uno de los gases de efecto invernadero (GEI) con mayor importancia debido a que es asociado con el ascenso de la temperatura (SEMARNAT, 2007). Según el Panel Intergubernamental del Cambio Climático (IPCC, 2014), para el final del presente siglo se prevén seis escenarios climáticos. De ellos, el medianamente adverso contempla un aumento en la concentración de CO₂ en la atmósfera de hasta 800 ppm y un aumento en la temperatura media del planeta de 2° C. El más adverso de los escenarios proyecta un aumento en la concentración de CO₂ de hasta 1,300 ppm y un aumento en la temperatura media del planeta de 4° C. En lo que se refiere a los patrones de precipitación, el IPCC prevé cambios erráticos en los patrones de distribución y temporadas de lluvias. Específicamente para el norte de México, se prevén disminuciones en la precipitación de hasta 20 % (IPCC, 2007).

En el estado de Chihuahua, los arbustos nativos son de gran importancia ganadera debido a su alto valor forrajero y amplia distribución en el estado. Los matorrales naturales contribuyen a aumentar el costo-beneficio de la alimentación del ganado porque son una fuente de energía, minerales y vitaminas de bajo costo (Izaguirre y Martínez, 2008) entre ellas se encuentran, Chamizo (*Atriplex canescens*), y Carnero (*Dalea bicolor*).

Con base en sus estudios, Maxwell y Johnson (2000) comentaron que existe incertidumbre si algunas de las especies forrajeras seguirán siendo una

fuente disponible de alimento para el ganado. Ello plantea la necesidad de generar información sobre el desempeño de dichas especies ante un escenario del cambio climático. Una de las técnicas más comúnmente usadas para detectar la habilidad de las plantas de responder al estrés ambiental y de evaluar cómo dicho estrés afecta el aparato fotosintético, es a través del método de la fluorescencia de la clorofila. El análisis de la fluorescencia provee información detallada acerca de la funcionalidad del aparato fotosintético en las hojas (Baker, 2008; Lichtenthaler *et al.*, 2005).

Estudios previos se han reportado sobre el éxito de reproducir escenarios del cambio climático en ambientes controlados (Hadley *et al.*, 1995; Horie *et al.*, 1995; Aranjuelo *et al.*, 2005; Morales *et al.*, 2014). Por ello el objetivo del presente trabajo fue determinar la respuesta fisiológica de Chamizo (*Atriplex canescens*) y Carnero (*Dalea bicolor*), ante escenarios del cambio climático bajo condiciones de invernadero. Las respuestas morfológicas se pueden determinar a través de la fluorescencia de la clorofila. El comportamiento de los valores de esta variable aporta información sobre el desempeño fisiológico de las plantas ante los parámetros ambientales (Murchie y Lawson, 2013).

Esta información servirá para inferir sobre la capacidad de adaptación y mitigación de estas especies a los efectos adversos que pudiera producir un eventual cambio del clima. Asimismo, se sientan las bases para la toma de decisiones sobre la conservación de esta especie o bien, sobre la búsqueda de especies alternativas con capacidad de adaptación ante el cambio climático.

REVISIÓN DE LITERATURA

Cambio Climático

Con base en la definición de cambio climático, establecida por la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático (CMNUCC), se trata de cambios en los patrones del clima, los cuales pueden ser consecuencia directa o indirecta de actividades antropogénicas, debido a que algunos de los productos de estas últimas modifican la composición de la atmósfera de la Tierra. Los efectos provocados por la actividad humana hacen sinergia con la variabilidad natural propia del sistema climático. El Panel Intergubernamental de Expertos sobre Cambio Climático (IPCC, 2007) establece que el cambio climático es cualquier cambio en el patrón del clima a través del tiempo, ya sea por causas naturales o antropogénicas.

Uno de los mayores retos para la civilización de nuestros tiempos es el cambio climático. Desde los cambios en los patrones del clima, las cuales ponen en peligro la producción de alimentos, hasta el derretimiento de los polos que provoca un aumento del nivel de los océanos y aumenta el riesgo de inundaciones catastróficas, las adversidades del cambio climático son de escala mundial. Es de fundamental importancia tomar decisiones correctivas desde ya para evitar los altos costos que implicaría la adaptación a los efectos del cambio climático que se prevén para el futuro (ONU, 2018).

Uno de los factores que influyen en gran medida la distribución de las plantas es el clima. Las condiciones de temperatura, humedad relativa y luz requeridas para el crecimiento y desarrollo de las plantas son específicas de cada especie. Si alguna de las variables del clima, i.e. temperatura, precipitación, se

comportan por encima; o bien exceden la tolerancia de una especie, ésta no podrá germinar, crecer, y reproducirse de manera óptima (Gutiérrez y Trejo, 2014).

Los efectos adversos del cambio climático incluyen la posible alteración o cambios en la distribución y abundancia de especies (Hughes, 2000; Peterson *et al.*, 2005; Root *et al.*, 2005; Parmesan, 2006; Gutiérrez y Trejo, 2014).

Escenarios del cambio Climático

Los escenarios sobre un “posible clima futuro”, son definidos con base en las posibles emisiones de gases de efecto invernadero que se producirán en el futuro. Dichas emisiones sirven para alimentar modelos de circulación general que simulan el clima del planeta y proyectan como sería en el futuro según el escenario. Los escenarios sirven de base para proyectar el clima futuro, dependiendo de lo que se asume sobre futuras emisiones hacia la atmósfera de gases de efecto invernadero y otros contaminantes (Hulme *et al.*, 2002).

La intensa transformación del medio natural provocada por causas antropogénicas ha provocado un aumento de emisiones de gases de efecto invernadero hacia la atmósfera (IPCC, 2001, 2007). Las actividades humanas son causantes, en gran parte, del incremento de la concentración de dióxido de carbono en la atmósfera, lo cual provoca un aumento de la temperatura media de la atmósfera del planeta (Morales *et al.*, 2014). El CO₂ es el gas de efecto invernadero (GEI) de mayor importancia. Estudios anteriores han asociado este gas con el ascenso de la temperatura (SEMARNAT, 2007). El IPCC en 2014, presenta que para el final del presente siglo se prevén seis escenarios climáticos (IPCC, 2014). De ellos, el medianamente adverso contempla un aumento en la

concentración de CO₂ en la atmosfera de hasta 800 μmol mol⁻¹ y un aumento en la temperatura media del planeta de 2 °C. En cambio, el más adverso de los escenarios proyecta un aumento en la concentración de CO₂ de hasta 1300 μmol mol⁻¹ y un aumento en la temperatura media del planeta de 4° C (IPCC, 2007). En lo que se refiere a los patrones de precipitación, el IPCC prevé cambios erráticos en los patrones de distribución y temporadas de lluvias. Específicamente para el norte de México, se prevén disminuciones en la precipitación de hasta el 20 % (IPCC, 2007).

La Ganadería Extensiva en el Estado de Chihuahua

La ganadería extensiva hace referencia a la actividad de la economía, que incluye la producción de distintas especies de animales, los cuales se aprovechan para su consumo (i.e. alimento) por el hombre. Con la ganadería se satisfacen necesidades y demandas de productos como la leche, productos textiles, alimentos, productos cosméticos, farmacológicos, entre otros (Escobar, 2009).

La historia de la ganadería ha sido peculiar. Esta primero se identificó como una actividad con una capacidad para llevar a cabo transacciones de mercancías y servicios en las comunidades rurales. Posteriormente, la ganadería impulsó la formación de sociedades u organizaciones. Actualmente, la presencia de esta actividad es vital para la economía del sector pecuario ya que tiene la función de abastecer tanto el mercado interno como el de exportación (Escobar, 2009).

La ganadería está sustentada con la presencia de pastizales naturales, de praderas cultivadas y con la disponibilidad de granos y esquilmos agrícolas. En

Chihuahua, la actividad ganadera tiene presencia en todos los municipios del estado. Las existencias de ganado más cuantiosas se localizan en las unidades de producción y viviendas de los municipios de Chihuahua, Camargo, Guachochi, Cuauhtémoc y Madera. En el municipio de Chihuahua, la ganadería se lleva a cabo mayormente bajo el esquema de pastoreo extensivo. Este consiste en pastorear el ganado en grandes extensiones de agostaderos, con bajos insumos, reducido capital fijo y mínima fuerza de trabajo para sacar como producto de venta a las crías (Callejas-Juárez *et al.*, 2014). En la entidad, el área donde se practica la ganadería cuenta con una superficie de aproximadamente 18 millones de hectáreas, representando el 12.6 % del estado, que la convierte en la segunda actividad económica más importante (Callejas-Juárez *et al.*, 2014).

Los sistemas ganaderos extensivos, tradicionales o convencionales se considera que forman parte del ecosistema. Dicho ecosistema ha sido gradualmente modificado por el hombre y se les conoce también como agroecosistemas. Éstos, emplean territorio de una manera perdurable y están sometidos a los ciclos naturales (i.e. ciclo del agua, ciclos biogeoquímicos). El desarrollo de la actividad ganadera en Chihuahua se lleva a cabo con un bajo nivel tecnológico y emplea pocos recursos forrajeros (Escobar, 2009).

Arbustos con Importancia Forrajera en Chihuahua

Chamizo (*Atriplex canescens*). Es una planta dicotiledónea que pertenece a la familia de las chenopodiáceas. Es un arbusto perenne, siempre verde y erecto; las plantas maduras miden de 0.5 a 2 m de altura. El Chamizo cuenta con un sistema radical profundo, bien desarrollado y ramificado. Además, esta especie presenta tallos abundantes que se ramifican desde la base, casi a

nivel de la superficie del suelo y poseen una cubierta escamosa grisácea (Urrutia-Morales *et al.*, 2007).

Las flores, tanto de sexo masculino como femenino, nacen en la punta de las ramas, en forma de espigas diferenciadas, en distintas plantas, como es el caso de las plantas dioicas; o bien, en una misma planta, como es el caso de las plantas monoicas. Las flores de sexo masculino no tienen brácteas. Estas se encuentran agrupadas en forma de largas panículas conformadas por agrupaciones de espigas. Por su parte, ñas flores de sexo femenino tienen dos brácteas (Romero-Paredes y Ramírez-Lozano, 2003). El fruto es duro, posee paredes gruesas y cuatro brácteas. Según las condiciones climáticas, el tamaño del fruto varía entre plantas y dentro de la misma planta. Asimismo, la duración del ciclo vegetativo varía con base en las condiciones climáticas. La semilla mide de 1 a 3 mm de longitud. (Romero-Paredes y Ramírez-Lozano, 2003).

El Chamizo es una planta del tipo arbustiva, nativa del matorral desértico. El uso de mayor importancia de estas especies es la producción de forraje porque la planta cuenta con alta calidad nutricional y excelentes características gustativas para el ganado (Valdez *et al.*, 2003). Esta especie contiene 17 % de proteína cruda durante las temporadas de estiaje y es una fuente de vitamina A para el ganado.

Carnero (*Dalea bicolor*). El Carnero es un arbusto de las zonas áridas que se encuentra en matorrales xerófilos y vegetación derivada de perturbaciones. Esta especie es una fuente de forraje importante para la ganadería, especialmente para el ganado caprino. Es un arbusto de tallos verrugosos, con pocos foliolos (de 6 a 12), con espigas angostas y presencia de flores púrpura,

con los lóbulos del cáliz cortos y con brácteas persistentes y largas (Barneby, 1977).

La especie *D. bicolor* es forrajera, la cual ramonea el ganado. También, el Carnero se emplea como especie ornamental de las zonas áridas, además de su empleo como planta medicinal por su utilidad para el tratamiento de trastornos digestivos (Martínez-Burciaga *et al.*, 2011). El Carnero es una alternativa de producción de forraje para áreas con problemas de suelos y aguas con altos contenidos de salinidad. Finalmente, el Carnero cuenta con una composición nutricional similar al de la alfalfa, con contenidos de proteína cruda y fibra bruta de 15 % y 40.7 %, respectivamente (Martínez-Burciaga *et al.*, 2011).

Respuestas Fisiológicas de las Plantas al Estrés Abiótico

Cuando la planta empieza a experimentar estrés, comienza a perder capacidad para llevar a cabo sus procesos fisiológicos con la misma efectividad. Dos de los procesos más importantes son la fotosíntesis y la transpiración. La primera está relacionada con la cosecha de energía radiante y su posterior conversión a energía química (i. e. foto-asimilados) (Larcher, 2003), mientras que la segunda está relacionada con el intercambio de agua desde la planta hacia la atmósfera (Sosebee *et al.*, 1977). La transpiración es uno de los principales mecanismos que le confieren a la planta la capacidad de regular su temperatura (i. e. enfriamiento) (Seginer, 2002).

Cuando por condiciones de estrés, la capacidad fisiológica de la planta se ve disminuida, la energía radiante resulta ser excesiva. Entonces, la planta empieza a experimentar un aumento de temperatura, producto del aumento de energía interna de la planta debida a la energía radiante recibida que no puede

ser convertida a foto-asimilados y que se almacena en el tejido (Ping *et al.*, 2015). Para deshacerse de ese exceso de energía, la planta activa procesos fisiológicos secundarios. Estos procesos incluyen la disipación no fotoquímica (Ciclo de las Xantofilas), la foto-respiración, la producción de especies reactivas de oxígeno (Reacción de Mehler, entre otros (Ping *et al.*, 2015).

Algunas respuestas fisiológicas, las cuales pueden medirse en las plantas para evaluar su estatus, son las que se describen a continuación:

Conductancia estomática. Es una variable utilizada para evaluar el estado hídrico de la planta, el balance de energía y las relaciones fotosintéticas, se relaciona con el grado de apertura de los estomas. Aunque la medición de la conductancia estomática no es una técnica empleada para la caracterización de genotipos, cuando la técnica se lleva a cabo durante el día, brinda una medida del nivel de la energía del agua presente en la hoja. En cambio, cuando esta variable se mide antes del amanecer, proporciona un estimado del potencial del agua del suelo en el área de las raíces (Morgan y Condon, 1986).

Índice de contenido de clorofila. Los pigmentos de la clorofila son los foto-receptores responsables de la transformación de la energía de la luz solar en energía química durante la fase luminosa de la fotosíntesis. En consecuencia, la clorofila es la molécula responsable de la existencia de vida superior en la Tierra (Larcher, 2003). La clorofila se encuentra en organelos específicos llamados cloroplastos (Calvo, 2018). La principal función de la clorofila es la fotosíntesis. Los pigmentos absorben radiación solar a través de la excitación de un electrón. El electrón excitado cede su energía y vuelve a su estado normal.

Este fenómeno se repite varias veces. Al final, el electrón excitado facilita la conversión de la energía radiante a energía química (EcuRed, 2018).

Transpiración. Es la evaporación de agua desde los estomas de las plantas a la atmósfera. Cuando los estomas se encuentran abiertos, el agua se evapora en las hojas mientras las raíces absorben agua del suelo o sustrato y el transporte del agua en la planta es ascendente e ininterrumpido (UCM, 2006). Las plantas regulan la transpiración a través del cierre del estoma o por medio de otras respuestas fisiológicas (Aasamaa y Söber, 2011). Los estomas regulan el estado hídrico de la planta de forma conservadora al regular la transpiración para que coincida con la atmósfera y las proporciones del sistema hidráulico suelo-planta (Attia *et al.*, 2015).

Eficiencia fotosintética. La fotosíntesis es un proceso fisiológico que llevan a cabo las plantas, en el cual el carbono inorgánico es transformado en carbono orgánico empleando como fuente de energía la radiación proveniente del sol. La energía radiante es aprovechada en primera instancia por el fotosistema II (PSII) de la planta y cualquier alteración fisiológica puede afectar la efectividad de proceso. Como consecuencia, se pueden tener repercusiones en la fluorescencia de la clorofila. Este último parámetro puede utilizarse para determinar el nivel de estrés que puede estar experimentando la planta. La eficiencia del PSII también está relacionada con la asimilación de CO₂ (Genty *et al.*, 1989; Siebke *et al.*, 1997). En general, la eficiencia fotosintética del PSII tiene la utilidad de ser una herramienta para dilucidar sobre el rendimiento fotosintético de las plantas.

De los parámetros de gran importancia es la fluorescencia cuando la planta se encuentra en presencia de radiación solar (F_s). Durante una exposición inmediata a la radiación, la fluorescencia de la clorofila logra un nivel mínimo llamado F_o , el cual es alcanzado cuando los centros de reacción PSII están abiertos. Posteriormente, el valor de la fluorescencia aumenta un nivel de inflexión momentánea, F_i , hasta alcanzar el nivel máximo, F_m . A la resta entre F_m y F_o se le conoce como fluorescencia variable F_v . La relación F_v/F_m expresa el rendimiento cuántico máximo de reducción de la quinona A. Esta relación es un indicador efectivo para detectar diversos tipos de estrés causados tanto por factores bióticos como abióticos en plantas (Maxwell y Johnson 2000; Baker, 2008). Aplicando artificialmente radiación fotosintéticamente activa (i.e. luz actínica) y rayos de radiación saturantes a intervalos, es posible obtener la fluorescencia máxima en hojas adaptadas a la presencia de radiación, F_m' . La fluorescencia variable (F_v') es la diferencia entre F_m' y F_o' . Después del rayo, eliminando la radiación fotosintéticamente activa se puede medir F_o' (Maxwell y Johnson, 2000).

La fluorescencia de la clorofila en las plantas es posible de medirse con el uso de un dispositivo llamado fluorómetro. El fluorómetro cuantifica la intensidad de la radiación emitida a longitudes de onda en el rango 670-750 nm (Maxwell y Johnson, 2000; Oxborough, 2004). Investigaciones previas han demostrado la utilidad de medir la fluorescencia de la clorofila como un indicador para valorar el estado de salud de las plantas; o bien, de su nivel de estrés. Por tanto, la eficiencia del PSII está estrechamente relacionado con el rendimiento y la calidad de la producción vegetal (Krause y Weis, 1991).

MATERIALES Y MÉTODOS

Ubicación del Estudio

Los ambientes con concentraciones elevadas de CO₂ se produjeron en condiciones de invernadero. El invernadero experimental se encuentra ubicado en la Facultad de Zootecnia y Ecología (FZyE) de la Universidad Autónoma de Chihuahua. La Facultad se encuentra ubicada en el km 1 del Periférico Fco. R. Almada, en Chihuahua, Chih., en las coordenadas 28° 35' 10" N y 106° 06' 30" O, a una altitud de 1435 m.

Establecimiento del Experimento

Dentro del invernadero de la FZyE se instalaron tres estructuras de invernadero a escala (Figura 1). Cada una de las estructuras representó un módulo experimental. Estas estructuras ocuparon una superficie de 1.5 m² (1.5 x 1.0 m), con diseño tipo capilla y una altura de 1.5 m a la cumbrera.

Cada uno de los invernaderos a escala representó un tratamiento, el cual consistió en mantener un nivel determinado de concentración de CO₂ en su atmósfera interior. Para el primer tratamiento se realizó inyección de CO₂ a uno de los invernaderos a escala, el cual mantuvo una concentración con una media y desviación estándar de 737.74±82.65 μmol mol⁻¹ en el ambiente. Para el segundo tratamiento o invernadero a escala, la inyección de CO₂ se mantuvo con una concentración media±desviación estándar de 1250.30±177.45 μmol mol⁻¹ en su ambiente. El tercer tratamiento no incluyó inyección de CO₂; manteniéndose una concentración ambiental media±desviación estándar de 406.50±54.85 μmol mol⁻¹ de este gas. El aumentar las concentraciones de CO₂ en la atmósfera de los invernaderos tuvo la finalidad de simular escenarios del cambio climático, con



Figura 1. Acomodo de los módulos experimentales dentro del invernadero.

base en el informe de los expertos del IPCC (IPCC, 2014).

El mantenimiento de los niveles de CO₂ dentro del primer y segundo invernadero a escala se realizó por medio de un sistema de monitoreo y control de la concentración de este gas. Primeramente, el monitoreo de las concentraciones de CO₂ se realizó con una sonda (GMT222, Vaisala Inc. Helsinki, Finlandia; 0-2000 ppm, +/- 1.5 %). Las mediciones de esta sonda sirvieron de base para la toma de decisiones sobre la operación de una válvula solenoide (2W-025-08, CEIV, México; AC 120 V), la cual permitió el ingreso del gas a los invernaderos a escala. El CO₂ se encontraba almacenado en un cilindro de acero industrial con una capacidad de 25 kg de CO₂ (INFRA, México) conectado a un regulador con flujómetro para CO₂ (COR*RFCO2, Cortec-Okila, CDMX, México). Esta configuración fue instalada por duplicado en el primero y segundo invernadero a escala. La obtención de datos de concentración de CO₂ y el control de las válvulas solenoides, fue posible a través de su conexión a un datalogger (CR1000, Campbell Scientific, Inc., Logan, UT). El sistema de monitoreo anterior y la lógica de control de CO₂ se configuraron a través de un programa elaborado en la plataforma CRBasic que contiene el software Loggernet (ver. 4.2.1.1, Campbell Scientific, Inc., Logan, UT).

Además del monitoreo del CO₂, el experimento contó con el monitoreo de la radiación solar por medio de piranómetros (Li-200x, Logan, UT, USA) instalados tanto en el interior del invernadero experimental como en uno de los invernaderos a escala. Asimismo, tanto en el interior del invernadero experimental como en cada uno de los tres invernaderos a escala, se instaló una sonda para la medición de la temperatura y la humedad relativa del aire (HMP60,

Vaisala, Logan, UT, USA). Las sondas y los piranómetros anteriormente descritos fueron conectados a el mismo datalogger que monitoreó y controló la inyección de CO₂ y que fue descrito anteriormente. Todos los registros de las variables ambientales fueron escaneados por los sensores cada segundo y sus valores promediados en intervalos de 5 min para ser guardados y posteriormente descargados de la memoria del datalogger para su análisis.

Material Genético Empleado

Las especies evaluadas fueron Chamizo (*Atriplex canescens*) y Carnero (*Dalea bicolor*). Estas especies se encuentran distribuidas en poblaciones naturales en el Desierto Chihuahuense, incluidas superficies extensas en el estado de Chihuahua (Vásquez *et al.*, 2012). Las dos especies se caracterizan por su alto valor forrajero y su importancia en la dieta del ganado en el sistema de producción extensivo de ganado en la entidad (Vásquez *et al.*, 2012).

Conducción del Experimento

Las plantas fueron sembradas y cultivadas individualmente en macetas. Las macetas fueron llenadas con suelo de campo. La edad de las plantas al momento del inicio del experimento era de 44 meses. En cada invernadero a escala fueron colocadas cuatro macetas con plantas de Chamizo y tres macetas con plantas de Carnero. Cada unidad experimental fue representada por una planta. El inicio formal del experimento fue el día 6 de noviembre de 2019. Sin embargo, la inyección de CO₂ al aire interior de los invernaderos a escala comenzó 9 días antes con el fin de brindar una aclimatación previa a las plantas. Durante el periodo de la ejecución del experimento, el cual comprendió del 6 de

noviembre al 3 de diciembre de 2019, las plantas estuvieron expuestas continuamente a las concentraciones de CO₂ designadas.

Variable Respuesta

Para evaluar el efecto de ambientes con concentraciones elevadas de CO₂ sobre el desempeño fisiológico de Chamizo y Carnero, se determinó la eficiencia fotosintética de ambas especies. Para ello, se llevaron a cabo mediciones de la fluorescencia de la clorofila en las hojas de las plantas experimentales. Las mediciones se llevaron a cabo durante cuatro fechas distintas: 6 de noviembre, 14 de noviembre, 20 de noviembre y 3 de diciembre de 2019. En cada fecha, los momentos de medición fueron cuatro: el primero en condiciones de ausencia de radiación (noche), el segundo durante la mañana (sol ascendiendo), el tercero a mediodía (sol en el cenit) y el cuarto durante la tarde (sol descendiendo). Empleando como base los valores de fluorescencia obtenidos en ausencia de radiación, se estimó la eficiencia fotosintética de las plantas experimentales durante el día a través de la ecuación 1 (Walz, 2014).

$$Y(II) = \frac{F_{M'} - F_0}{F_{M'}} \quad (1)$$

Donde;

$Y(II)$ es la disipación no fotoquímica efectiva del fotosistema II (PSII).

$F_{M'}$ Nivel de fluorescencia variable de la muestra iluminada. La $F_{M'}$ es inducida por un pulso de saturación, el cual temporalmente cierra todos los centros de

reacción del PSII. La F_M' es reducida en proporción a la F_M por causa de la disipación no fotoquímica.

F_0 Nivel mínimo de fluorescencia producido por una baja intensidad de luz medida que mantiene los centros de reacción del PSII abiertos.

Análisis Estadístico

Durante la primera etapa del análisis se evaluó el efecto del ambiente (con concentraciones elevadas de CO₂) sobre la eficiencia fotosintética de Chamizo y Carnero. Para ello, se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA) aplicando el modelo representado por la ecuación 2. Asimismo, se realizó la prueba LSD (por sus siglas en inglés, diferencia mínima significativa) para la separación de medias, cuando al menos uno de los tratamientos presentó una diferencia significativa en dicha variable. Los datos sometidos a este análisis de varianza consistieron de los valores promedio de la eficiencia fotosintética medida durante el mediodía, en las cuatro fechas mencionadas en la sección anterior.

$$y_{ij} = \mu + C_i + \varepsilon_{ij} \quad (2)$$

Donde:

Y_{ij} = Eficiencia fotosintética del fotosistema II de la planta j , medida en el ambiente con concentración i de CO₂.

μ = Media general.

C_i = Efecto del nivel i de CO₂.

ε_{ij} = Efecto del error aleatorio producido durante la medición en la planta j , ubicada en el ambiente con concentración i de CO₂.

Se asume que los errores e_{ij} son completamente independientes y presentan una distribución normal con media 0 y varianza σ^2 .

En la segunda etapa del análisis, se ajustó un modelo lineal con medidas repetidas en el tiempo (datos longitudinales). El modelo que se utilizó se ejemplifica en la ecuación 3.

$$y_{ijklm} = \mu + C_i + S_j + CS_{ij} + H_{k(j)} + E_l + SE_{jl} + CE_{il} + CSE_{ijl} + \varepsilon_{ijklm} \quad (3)$$

Donde:

y_{ijk} = Eficiencia fotosintética de la planta m , ubicada en el ambiente con concentración i de CO₂ medida en la hora k de la semana j y perteneciente a la especie l .

μ = Media general.

C_i = Efecto del ambiente con concentración i de CO₂.

S_j = Efecto de la semana j , como medida repetida en el tiempo.

CS_{ij} = Efecto de la interacción entre el ambiente con concentración ' i ' CO₂ y la semana ' j '.

$H_{k(j)}$ = Efecto de la hora k anidada en la semana j .

E_l = Efecto de la especie l .

SE_{jl} = Efecto de la interacción entre la semana j y la especie l .

CE_{il} = Efecto de la interacción entre el ambiente con concentración j de CO₂ y la especie l .

CSE_{ijl} = Efecto de la interacción entre el ambiente con concentración j de CO₂, la semana j y la especie l .

ε_{ijklm} = Efecto del error aleatorio producido sobre el valor de la eficiencia fotosintética en la planta m ubicada en el ambiente con concentración i de CO₂ medida en la hora k de la semana j y perteneciente a la especie l .

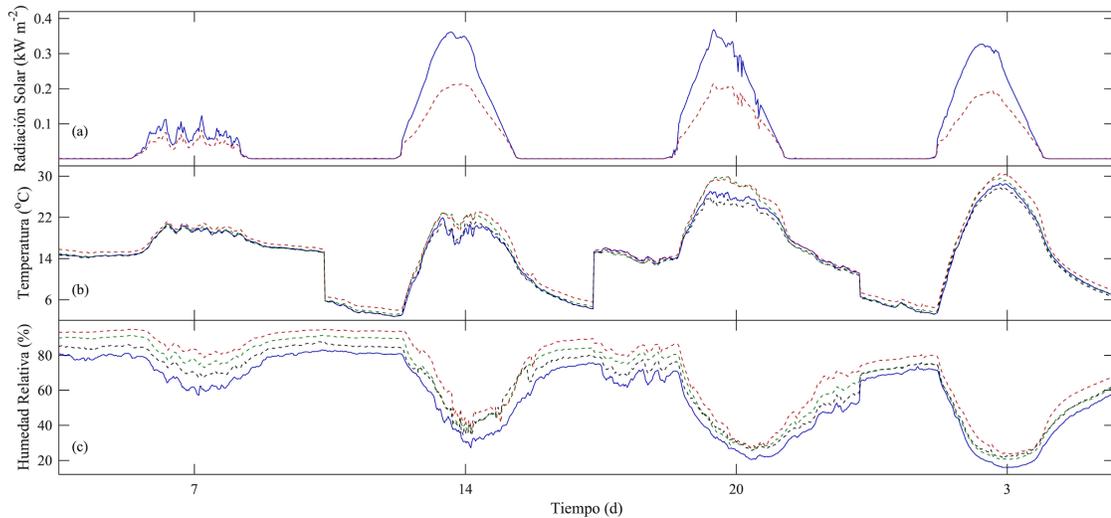
Los ε_{ijklm} se suponen idénticamente distribuidos, de manera normal, con media 0 y varianza igual a σ^2 .

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete SAS 9.1.3 (2006).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El comportamiento de las variables climáticas durante los días en que se llevaron a cabo las mediciones de la eficiencia fotosintética se muestra en la Gráfica 1. Los días de medición fueron el 7, 14 y 20 de noviembre, así como el 3 de diciembre de 2019. Mientras la Gráfica 1a muestra como se comportó la radiación incidente, las subgráficas 1b y 1c muestran los valores registrados de temperatura y humedad relativa del aire, respectivamente, para los tres módulos experimentales. En general, el comportamiento de la temperatura mostró menos variabilidad entre los módulos experimentales, comparado con la humedad relativa. En general, esta variable fue similar en los tres módulos durante todo el experimento. En cambio, la humedad relativa del aire mostró diferencias de hasta 15 % entre los módulos, especialmente los días con una baja incidencia de radiación solar.

Comparativamente a la Gráfica 1, el Cuadro 1 muestra las estadísticas descriptivas, tanto de la temperatura como de la humedad relativa del aire, durante todo el periodo experimental. Durante este tiempo, el módulo experimental II registró el valor más alto de temperatura del aire. Asimismo, este módulo fue al que se le estimó la media general de temperatura más alta; sin embargo, la diferencia entre las medias de temperatura entre los módulos fue baja. Con base en los valores de la desviación estándar de la temperatura de los tres módulos experimentales, se infiere que la mayor variabilidad se presentó en general en el módulo II. Una característica adicional sobre el comportamiento de la temperatura, que se puede observar en el Cuadro 1, es que el módulo más frío y el que presentó el valor mínimo de temperatura durante el tiempo que duró



Gráfica 1. a) Radiación solar incidente dentro del invernadero experimental (—) y dentro de uno de los invernaderos a escala (---), b) Temperatura del aire y c) Humedad relativa del aire, dentro del invernadero experimental (—) y dentro de uno de los invernaderos a escala que se encontraban a 400 (---), 730 (---) y a 1200 (---) $\mu\text{g g}^{-1}$ de CO_2 . Los números en el eje horizontal hacen referencia, de izquierda a derecha, a los días del mes de noviembre y diciembre de 2019.

Cuadro 1. Estadísticas descriptivas de los valores de temperatura y humedad relativa del aire, registrados en los tres módulos durante el experimento

^a Est.	Temperatura, °C			Humedad Relativa, %		
	^b Mod. I	Mod. II	Mod. III	Mod. I	Mod. II	Mod. III
Media	14.7	16.33	15.66	55.16	58.5	68.69
Mínima	1.99	2.60	3.39	3.77	6.4	14.33
Máxima	33.9	39.22	35.48	84.5	97.9	95.00
^c Desv. Est.	6.85	8.14	7.11	21.08	21.81	21.30

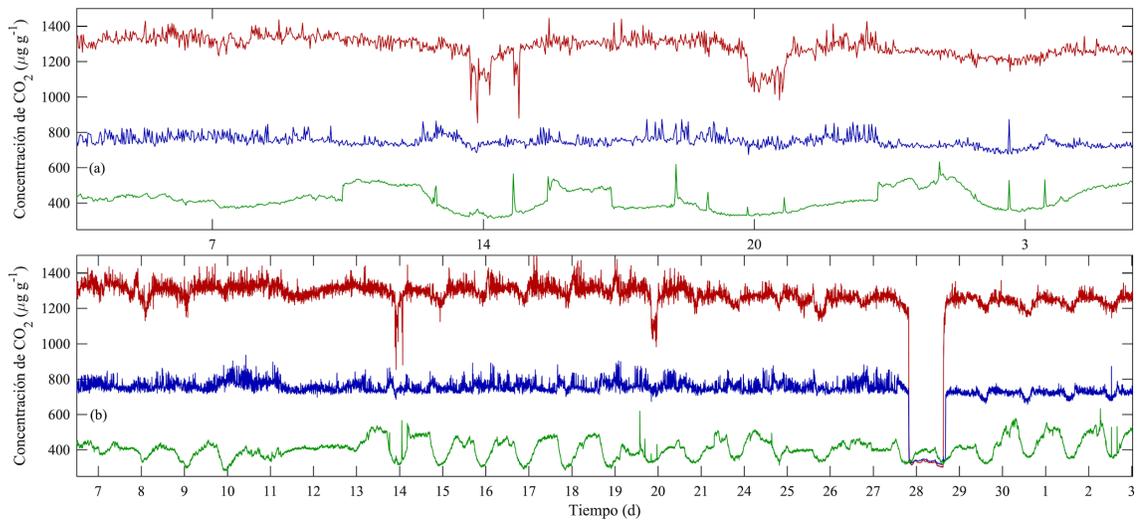
^aEstadística descriptiva. ^bMódulo experimental. ^cDesviación estándar.

el experimento fue el módulo I. Esto se debió posiblemente a que este módulo se mantuvo lo más ventilado posible para promover una mayor tasa de ventilación. Esto se logró manteniendo abierta la puerta de acceso a dicho módulo. Con ello, se aseguró que los valores de concentración de CO₂ se mantuvieran estables y no cayeran a niveles bajos que pudieran afectar negativamente la asimilación de CO₂ y la producción de las plantas, como se ha reportado en estudios previos (Aljazairi y Nogués, 2015). El mantener este módulo más ventilado aseguró niveles de CO₂ ambientales en general constantes; sin embargo, provocó que la temperatura registrara valores ligeramente inferiores, comparados con los valores registrados en los módulos II y III. La tasa de ventilación esta inversamente correlacionada con la diferencia de temperaturas entre el interior y el exterior del módulo (Al-Helal *et al.*, 2015). Esta última siempre registró valores inferiores (datos no mostrados).

En cuanto al comportamiento de la humedad relativa durante el total del periodo que abarcó el experimento, en el Cuadro 1 se puede observar como el módulo con la humedad relativa más baja fue el módulo I. Esto pudiera ser el resultado de mantener este módulo con mayores niveles de intercambio de aire para evitar abatimientos en los niveles de CO₂ y no afectar la tasa de intercambio de este gas negativamente. Los módulos II y III se mantuvieron con sus respectivas puertas de acceso cerradas, lo cual redujo la ventilación. Esto permitió mantener una concentración elevada y estable de CO₂; sin embargo, esto produjo niveles de humedad relativa ligeramente mayores a los registrados en el módulo I, presumiblemente debido al vapor de agua proveniente del proceso de transpiración de las plantas creciendo dentro de los módulos experimentales.

La Gráfica 2 muestra los valores de concentración de CO₂ mantenidos en el interior de los tres módulos experimentales. La Gráfica 2a muestra los valores de CO₂ registrados durante los días cuando fueron llevadas a cabo las mediciones de la eficiencia fotosintética mientras que la Gráfica 2b muestra los registros de la concentración de CO₂ durante todo el periodo experimental. Los días de las mediciones fueron el 7, 14 y 20 de noviembre, así como el 3 de diciembre de 2019. Como se puede observar, las concentraciones de CO₂ se mantuvieron en general estables, alrededor de los valores preestablecidos. En el caso de la concentración de CO₂ en el módulo I, el cual no recibió inyección de este gas y mantuvo concentraciones ambientales, la variación diurna registrada corresponde a cambios que normalmente se presentan en ambientes semi-cerrados con plantas e instalados en áreas urbanas, como es el caso de este estudio (Wei *et al.*, 2020). Durante el día, las concentraciones de CO₂ disminuyen por efecto de la captura de este gas por las plantas para el proceso de fotosíntesis. Por su parte, la concentración de CO₂ tiende a subir durante la noche, producto de la falta de fotosíntesis debido a la ausencia de radiación solar y por la adición de CO₂ proveniente de las mismas plantas, producto del proceso de respiración (Aljazairi y Nogués, 2015). La caída en los valores de la concentración de CO₂ en los módulos II y III el día 28 de noviembre de 2019 (Gráfica 2b) se debió a que el CO₂ de los tanques se gastó en su totalidad. Éstos fueron desinstalados y llevados a una sucursal del proveedor, reemplazados por tanques llenos e instalados nuevamente en el experimento.

En el Cuadro 2 se muestran las estadísticas descriptivas de la concentración de CO₂ en los módulos experimentales durante toda la duración



Gráfica 2. Concentración de dióxido de Carbono (CO₂) en los tres módulos experimentales. a) Durante los días de las mediciones, b) Durante todo el periodo experimental. Los números en el eje horizontal hacen referencia, de izquierda a derecha, a los días del mes de noviembre y diciembre de 2019.

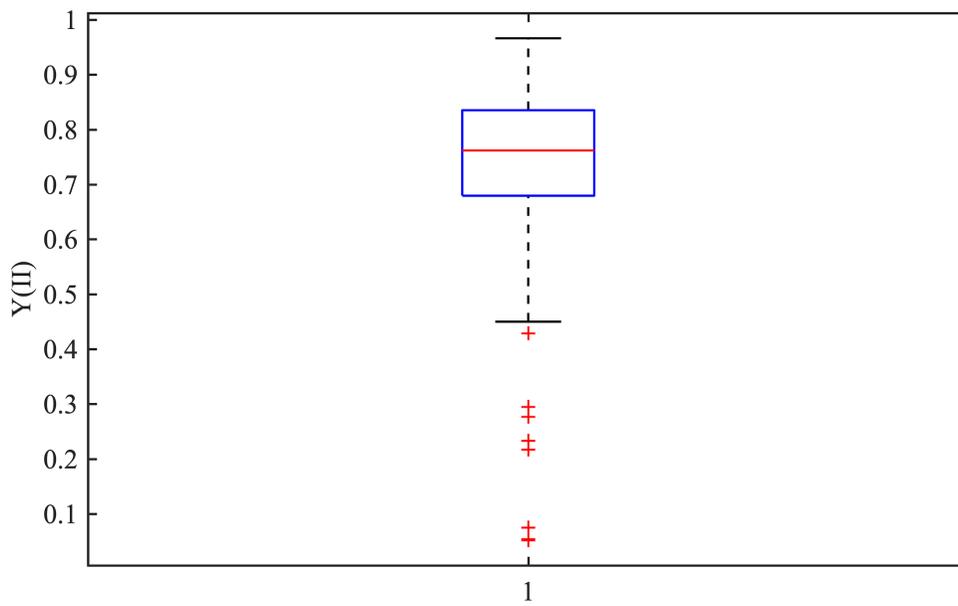
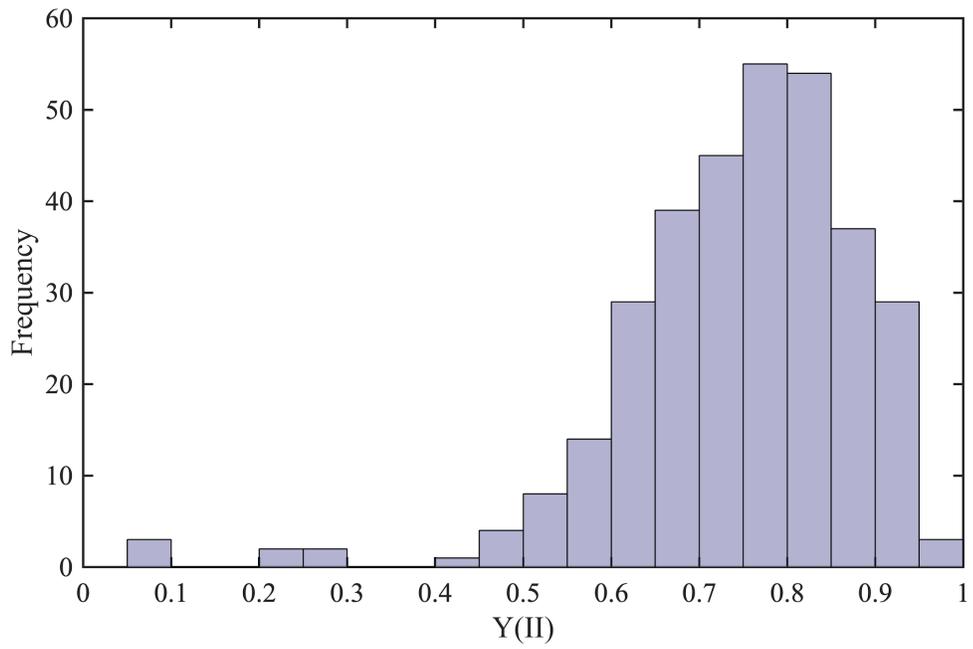
Cuadro 2. Estadísticas descriptivas de los valores de concentración de dióxido de carbono (CO₂) en el aire registrados en los tres módulos durante el experimento

Estadística	Concentración de CO ₂ , μmol mol ⁻¹		
	^a Mod. I	Mod. II	Mod. III
Media	406.5	737.7	1250.3
Mínima	281.4	316.1	300.4
Máxima	633.1	935.0	1515.0
^b Desv. Est.	54.9	82.7	177.5

^aMódulo experimental. ^bDesviación estándar.

del experimento. Los valores de la desviación estándar nos permiten inferir que la variabilidad de los datos en los tres módulos experimentales fue en general baja y que las concentraciones de este gas se mantuvieron en niveles aceptables (13.5 %, 11.2 % y 14.2 % respectivamente, de variación con respecto a su media). Como se observa en el valor de las medias de los tres módulos experimentales, las concentraciones de CO₂ se mantuvieron con medias claramente diferenciadas. Con esto, suponemos que las posibles diferencias estadísticas en la eficiencia fotosintética de las especies de Chamizo y Carnero pueden ser atribuibles a la exposición prolongada de estas especies a diferentes concentraciones de CO₂ en el ambiente. Finalmente, la concentración media de CO₂ en el módulo I, el cual no recibió inyección de este gas, fue de 406.5 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. Este valor es considerado muy apegado a lo que en realidad se registró como la concentración global promedio durante el año 2019, la cual fue de 409.8 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (Lindsey, 2020).

El comportamiento general de la variable respuesta (eficiencia fotosintética), correspondiente a todos los datos registrados, se muestra en la Gráfica 3a. Por su parte, la Gráfica 3b muestra un diagrama de 'Boxplot' de estos mismos datos. Como es posible apreciar, los datos tienden hacia una distribución Normal. Aunque la Gráfica 3b muestra valores extremos (fuera de lo considerado como distribución normal), al ser solo seis datos, éstos no alteran la tendencia hacia la normalidad.



Gráfica 3. Histograma (a) y Diagrama boxplot (b) de la totalidad de los valores registrados de la variable respuesta.

Para el análisis de los datos, se empleó un modelo lineal con medidas repetidas en el tiempo (datos longitudinales), como se muestra en la sección de Material y Métodos. Se modelaron diferentes estructuras de (co)covarianzas, las cuales fueron: sin estructura (UN), simetría compuesta (CS), componentes de varianza (VC) y estructura autoregresiva de primer orden [AR(1)]. Se consideraron los estadísticos AIC [*Akaike information criterion* (Akaike, 1998), AICC [*Akaike information criterion corrected for a small-sample* (Burnham y Anderson, 2002)] y BIC [*Bayesian information criterion* (Schwarz, 1978)] para medir la de bondad de ajuste de los modelos con cada una de las estructuras de covarianza, obteniéndose los resultados que se muestran en el Cuadro 3. La estrategia para seleccionar la mejor estructura consistió en comparar los criterios de bondad de ajuste y elegir aquella estructura que consiguiera los valores de menor magnitud. Así, como es posible observar en el Cuadro 3, el modelo UN fue el que consiguió los valores de menor magnitud en dos (AIC, AICC) de los tres criterios de ajustes evaluados.

Los resultados sobre los efectos de los ambientes con diferentes concentraciones de CO₂, así como los efectos de la especie, la fecha, y la hora de las mediciones (anidada en la fecha) sobre la eficiencia fotosintética, se pueden apreciar en el Cuadro 4. En general, la fecha no resultó ser un efecto estadísticamente significativo. Esto podría deberse a que el tiempo entre mediciones fue de una semana y el periodo total del experimento fue de 27 días. Lo anterior sugiere que las condiciones climáticas durante los días en los que se efectuaron las mediciones, las cuales fueron en general similares, no condicionaron de manera diferenciada la eficiencia fotosintética de las plantas

Cuadro 3. Valores de tres criterios de bondad de ajuste para cuatro modelos de covarianza empleados para el análisis de los efectos de las concentraciones de dióxido de carbono (CO₂) sobre la eficiencia fotosintética de Carnero y Chamizo

Criterio	^a UN	^b CS	^c VC	^d AR(1)
^e AIC	-308.3	-297.1	-297.1	-295.1
^f AICC	-307.5	297.1	-297.1	-295.1
^g BIC	-270.5	-293.3	-293.3	-287.5

^aUnstructured, ^bCompound Symetric, ^cSimple, ^dAutoregressive (order 1), ^eCriterio de información de Aikaike, ^fCriterio de información de Aikaike corregido, ^gCriterio de información Bayesiano.

Cuadro 4. Efecto de la fecha, hora de la medición y ambiente de concentración de dióxido de carbono (CO₂) sobre la eficiencia fotosintética de las especies de arbusto Chamizo y Carnero

Efecto	Grados de Libertad	Valor de F	P>F
Fecha	3	2.13	0.0964
Hora del día (Fecha)	12	3.69	<0.0001
Ambiente	2	2.56	0.0791
Especie	1	16.73	<0.0001
Fecha*Ambiente	6	3.02	0.0071
Fecha*Especie	3	6.76	0.0002
Ambiente*Especie	2	3.85	0.0224
Fecha*Ambiente*Especie	6	1.70	0.1203

experimentales. Cuando las condiciones ambientales influyen en gran medida el desempeño fisiológico de las plantas, traducido en una variabilidad en su eficiencia fotosintética y en la tasa de transportes de electrones (Kitao *et al.*, 2021). En futuras investigaciones se pudieran realizar mediciones en diferentes épocas del año; por ejemplo, en invierno, primavera, verano y otoño. Con ello, se pudiera dilucidar sobre el efecto de las estaciones del año sobre el desempeño del aparato fotosintético de las especies estudiadas.

Es preciso señalar que, aunque en general el factor Fecha (efecto principal) no evidenció efectos significativos, sí existió efecto de la interacción Fecha*Especie, por lo que, el comportamiento de la eficiencia fotosintética de cada especie estudiada varió dependiendo de la fecha en que se realizó la medición. Del mismo modo, existió efecto de la interacción Fecha*Ambiente, por lo que, el comportamiento de la eficiencia fotosintética para cada Ambiente estudiado varió dependiendo de la fecha en que se realizó la medición.

En cuanto al efecto de la hora del día, la cual se encuentra anidada en el factor de fecha de la medición; es decir, que en cada fecha se llevaron a cabo cuatro mediciones (i.e. madrugada, mañana, mediodía y tarde), se encontró un efecto significativo. Estudios anteriores han demostrado que la eficiencia fotosintética varía significativamente durante el día, producto de la variabilidad en variables ambientales como la temperatura (Ojeda-Pérez *et al.*, 2017) y la salinidad (Arias-Moreno *et al.*, 2017).

Respecto al Ambiente (nivel de CO₂), en general no mostró efectos significativos sobre la eficiencia fotosintética. Esto parece indicar que, tanto Chamizo como Carnero, al ser dos especies rústicas, adaptadas a ambientes

extremos como lo es el Desierto Chihuahuense, no van a verse afectadas por cambios futuros en el clima que incluyan un aumento en las concentraciones de CO₂ de hasta 1250 μmol mol⁻¹. Ejemplos de algunas especies que no les afecta; o bien, no responden fisiológicamente a concentraciones elevadas de CO₂ en la atmósfera incluyen *Acacia nigrescens* (Possell y Hewitt, 2009), *Betula albosinensis* (Zhang *et al.*, 2008), *Ponderosa pine* (Johnson *et al.*, 2006) y algunas especies de árboles de bosques templados (Körner *et al.*, 2005).

Sin embargo, al observar la interacción Ambiente*Especie; es decir, al comparar el desempeño de cada una de las especies evaluadas en los diferentes ambientes, se encontró que la concentración de CO₂ las afecta de manera estadísticamente diferenciada porque éstas llevaron a cabo distintos niveles de eficiencia fotosintética (Cuadro 4).

De las dos especies, la que registró en promedio los mayores valores de eficiencia fotosintética fue Carnero. Esto se puede apreciar en el Cuadro 5. Al ser dos especies de arbustos distintos, se infiere que las diferencias de genotipo le confieren a cada especie una diferente capacidad para llevar a cabo el proceso fotosintético en los tres niveles de concentración de CO₂ probados en este estudio. Las respuestas de las plantas a concentraciones elevadas de CO₂ en la atmósfera son específicas de cada especie y estas pueden producir tanto una respuesta positiva como negativa, así como también hay especies que no registran ninguna respuesta (Reddy *et al.*, 2012).

Esto se debe a que cada especie tiene su propia respuesta a las concentraciones elevadas de CO₂ (Reddy *et al.*, 2012). Finalmente, como se

Cuadro 5. Comparación de medias de la eficiencia fotosintética de Chamizo y Carnero siguiendo el procedimiento de Tukey

Especie	No. Mediciones	Media	Agrupamiento
Carnero	186	0.77	A
Chamizo	139	0.71	B

indica en la parte inferior del Cuadro 4, no existió un efecto significativo de la triple interacción entre los factores de Fecha, Ambiente y Especie. En general, las dos especies tuvieron un desempeño fisiológico que fue en general similar en los tres ambientes con concentraciones diferentes de CO₂, durante todas las fechas evaluadas.

Para el análisis de medidas repetidas en el tiempo, en el cual se empleó el modelo de efectos mixtos, el criterio que brindó la mejor bondad de ajuste fue el de UN. Los resultados con este modelo arrojaron que el factor fecha no tuvo efectos significativos. Por ello, se procedió a realizar un análisis con un modelo lineal donde todos los efectos se asumieron como fijos. En el Cuadro 6 se muestran los resultados de las medias y errores estándar de la eficiencia fotosintética de Chamizo y Carnero en los tres ambientes estudiados. El Carnero presentó en promedio una mayor eficiencia fotosintética que el Chamizo en los tres ambientes de CO₂. Por su parte, los ambientes I ($406.5 \pm 54.85 \mu\text{mol mol}^{-1}$) y II ($737.74 \pm 82.65 \mu\text{mol mol}^{-1}$) fueron en donde las dos especies presentaron los más altos valores de esta variable de eficiencia fotosintética, comparado con el ambiente III ($1250.30 \pm 177.45 \mu\text{mol mol}^{-1}$). En el caso particular del Carnero, con base en las medias de eficiencia registradas en los tres ambientes, pareciera que el aumento en la concentración de CO₂ no le afecta. Por su parte, el Chamizo registró una media de eficiencia notoriamente inferior en el ambiente III, comparado con los otros dos ambientes. Esto indica que a la especie de Chamizo le afectan las altas concentraciones de CO₂ en la atmósfera. Resultados donde especies se saturan por exceso en la concentración de CO₂ incluyen *Solanum*

Cuadro 6. Media y error estándar de la eficiencia fotosintética de Chamizo y Carnero en tres ambientes de concentración de CO₂

Ambiente	Especies		Media
	Chamizo	Carnero	
I	0.74±0.018	0.77±0.016	0.75±0.012
II	0.74±0.018	0.77±0.160	0.75±0.011
III	0.66±0.018	0.77±0.015	0.72±0.011
Media	0.71±0.010	0.77±0.009	

tuberosum (Lawson *et al.*, 2001), *schima superba* (Sheu y Lin, 1999) y *Betula pendula* (Rey y Jarvis, 1998).

Los efectos de la fecha sobre la eficiencia fotosintética de Chamizo y Carnero, los resultados de las medias y errores estándares de esta variable se muestran en el Cuadro 7. El Carnero tuvo la media de eficiencia más alta de todos los registros. Esta eficiencia media máxima corresponde a la primera fecha de mediciones. En general las dos especies mostraron el mejor desempeño en la segunda fecha de medición. Al observar de forma complementaria la Gráfica 1, se puede inferir que las condiciones climáticas durante la segunda medición, las cuales incluyeron un cielo despejado y una temperatura templada de alrededor de los 20 °C, pudieron haber contribuido a un proceso de fotosíntesis con más altas eficiencias (0.77 ± 0.014) que en las demás fechas de medición. La combinación de altas temperaturas, en combinación con una alta radiación incidente afecta la eficiencia fotosintética de las plantas e incluso puede producir foto-inhibición (Dongsansuk *et al.*, 2013). Entonces, condiciones climáticas más adversas registradas en las fechas de medición I, III y IV pudieron haber contribuido a menores valores de eficiencia en estos días.

En cuanto al comportamiento de la eficiencia fotosintética en los diferentes ambientes de CO₂ durante las fechas de medición, los resultados se pueden observar en el Cuadro 8. La media máxima la registró en ambiente II, con concentración moderada de CO₂, en la fecha II, la cual mostró las condiciones de clima menos adversas para la fotosíntesis de las plantas, con base en el registro de las condiciones climáticas mostradas en la Gráfica 1. Un ambiente con una

Cuadro 7. Media y error estándar de la eficiencia fotosintética de Chamizo y Carnero durante cuatro fechas de medición

Fecha	Especies		Media
	Chamizo	Carnero	
I	0.63±0.020	0.81±0.018	0.72±0.014
II	0.75±0.022	0.79±0.018	0.77±0.014
III	0.73±0.021	0.74±0.018	0.73±0.014
IV	0.74±0.020	0.74±0.018	0.74±0.014
Media	0.71±0.010	0.77±0.009	

Cuadro 8. Media y error estándar de la eficiencia fotosintética en tres ambientes de CO₂, durante cuatro fechas de medición

Fecha	Ambientes de CO ₂			Media
	I	II	III	
I	0.73±0.023	0.77±0.023	0.66±0.023	0.72±0.014
II	0.76±0.026	0.81±0.024	0.75±0.024	0.77±0.014
III	0.78±0.023	0.72±0.024	0.70±0.023	0.73±0.014
IV	0.73±0.024	0.72±0.024	0.77±0.023	0.74±0.014
Media	0.75±0.012	0.75±0.012	0.72±0.012	

concentración moderada, y una temperatura templada disminuye el nivel de estrés en las plantas y contribuye al aumento en la eficiencia fotosintética de las mismas.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Concentraciones de CO₂ en la atmosfera, en niveles medios de 406.00, 737.74 y 1250.30 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, no afectaron significativamente la eficiencia fotosintética global en el experimento; sin embargo, la eficiencia fotosintética comparativa entre especies (Chamizo y Carnero) y entre fechas de muestreo, varió de acuerdo al nivel de CO₂ en que se evaluaron. En relación a lo anterior, se puede inferir que el aumento en la concentración del CO₂ en la atmósfera, en niveles que dos de los escenarios del cambio climático proyectan, no afectaran en lo general el desempeño fisiológico de las especies estudiadas, pero si pueden afectar las diferencias entre especies y entre periodos.

Se recomienda llevar a cabo investigaciones futuras donde los escenarios del cambio climáticos creados impliquen la manipulación de más variables ambientales. Por ejemplo, el aumento en las concentraciones de CO₂ combinado con un aumento de la temperatura del aire y una reducción en la disponibilidad de agua en las raíces.

LITERATURA CITADA

- Akaike, H. 1998 Information Theory and an Extension of the Maximum Likelihood Principle. En Selected Papers of Hirotugu Akaike. Springer Series in Statistics (Perspectives in Statistics). E. Parzen, K. Tanabe y G Kitagawa, eds. Springer, New York, NY.
- Aasamaa, K. y A. Söber. 2011. Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO₂ concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. *J. Exp. Bot.* 71:72-78.
- Al-Helal, I. M., S. A. Waheeb, A. A. Ibrahim, M. R. Shady y A. M. Abdel-Ghany, Modified thermal model to predict the natural ventilation of greenhouses. *Energ. Buildings* 99:1-8.
- Aljazairi, S. y S. Nogués. 2015. The effects of depleted, current and elevated growth [CO₂] in wheat are modulated by water availability. *Environ. Exp. Bot.* 112:55-66.
- Aranjuelo, I., J. J. Irigoyen, P. Pérez, R. Martínez-Carrasco, M. Sánchez-Díaz. 2005. The use of temperature gradient tunnels for studying the combined effect of CO₂, temperature and water availability in N₂ fixing alfalfa plants. *Ann. Appl. Biol.* 146:51-60.
- Arias-Moreno, D. M., J. F. Jiménez-bremont, I. Maruri-López y P. Delgado-Sánchez. Effects of catalase on chloroplast arrangement in *Opuntia streptacantha* chlorenchyma cells under salt stress. *Sci. Rep.-UK* 7:8656.
- Attia, Z., J. C. Domec, R. Oren, D. A. Way y M. Moshelion. 2015. Growth and physiological responses of isohydric and anisohydric poplars to drought. *J. Exp. Bot.* 66:4373–4381.
- Baker, N. R. 2008. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Ann. Rev. Plant. Biol.* 59:89-113.
- Barneby, R. C., 1977. Daleae Imagines. An illustrated revision of Errazurizia Philippi, Psorothamnus Rydberg, Marina Liebmann, and Dalea Lucanus emend. Barneby, including all species of Leguminosae tribe Amorpheae Borissova ever referred to Dalea. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. Vol. 27. The New York Botanical Garden. Bronx, New York.
- Burnham, K. y D. Anderson. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach, 2a ed. Springer, New York, New York, USA
- Callejas-Juárez, N., H. Aranda-Gutiérrez, S. Rebollar-Rebollar y M. L. De la Fuente-Martínez. 2014. Situación económica de la producción de bovinos de carne en el estado de Chihuahua, México. *Agron. Mesoam.* 25:133-139.

- Calvo, M. 2018. Clorofila, Bioquímica de los Alimentos. Disponible en: <http://milksci.unizar.es/bioquimica/temas/pigmentos/clorofila.html>. Consultado 29 de Noviembre 2018.
- Dongsansuk, A., C. Lütz y G. Neuner. 2013. Effects of temperature and irradiance on quantum yield of PSII photochemistry and xanthophyll cycle in a tropical and a temperate species. *Photosynthetica* 51:13-21.
- EcuRed. 2018. Clorofila. Disponible en: <https://www.ecured.cu/Clorofila>. Consultado 22 de Noviembre 2018.
- Escobar, T. R. A. 2009. La tenencia de la tierra en la ganadería: el caso del fraccionamiento de la gran propiedad ganadera en Chihuahua. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. En memorias del Primer Congreso de Egresados COLEF, Tijuana, B. C., México.
- Genty, B. J. Briantais y N. R. Baker. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *BBA-Gen. Subjects* 990:87-92.
- Gutierrez, E., y I. Trejo. 2014. Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies arbóreas de bosque templado en México. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito exterior, Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F., México.
- Hadley, P., G. R., Batts, R. H. Ellis, J. L. L., Morison, S. Pearson, T. R. Wheeler. 1995. Temperature gradient chambers for research on global environment change. II. A twin-wall tunnel system for low-stature, field-grown crops using a split heat pump. *Plant Cell Environ.* 18:1055-1063.
- Horie, T., H. Nakagawa, J. Nakano, K. Hamotani y H. Y. Kim. 1995. Temperature gradient chambers for research on global environment change. III. A system designed for rice in Kyoto, Japan. *Plant Cell Environ.* 18:1064-1069.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: Is the signal already apparent? *Trends in Ecol. Evol.* 15:56-61.
- Hulme, M., G. J. Jenkins, X. Lu, J. R. Turnpenny, T. D. Mitchell, R. G. Jones, J. Lowe, J. M. Murphy, D. Hassell, P. Boorman, R. McDonald y S. Hill. 2002. Climate change scenarios for the United Kingdom: The UKCIP02 Scientific Report. Tyndall Centre for Climate Change Research, School of Environmental Sciences. University of East Anglia, Norwich, UK.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2001. Cambio Climático 2001: la base científica. Contribución del grupo de trabajo I al tercer informe de evaluación del IPCC, J. Houghton, Y. Ding, D. Griggs, M. Noguer, J. van del Linden y D. Xiaosu (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, New York. 93 p.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2007. Cambio climático 2007: informe de síntesis. Contribución de los grupos de trabajo I, II y III al

- Cuarto informe de evaluación del grupo intergubernamental de expertos sobre el cambio climático, R. Pachauri y A. Reisinger (eds.). Ginebra. 104 p.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2014. Cambio Climático 2014: Impactos, adaptación y vulnerabilidad. Resúmenes, preguntas frecuentes y recuadros multicapítulos. Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Contribución del grupo de trabajo II al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. C. B. Field, V. R. Barros, D. J. Dokken, K. J. Mach, M. D. Mastrandrea, T. E. Bilir, M. Chatterjee, K. L. Ebi, Y. O. Estrada, R. C. Genova, B. Girma, E. S. Kissel, A. N. Levy, S. MacCracken, P. R. Mastrandrea y L. L. White, eds. Organización Meteorológica Mundial, Ginebra, Suiza.
- Izaguirre, F. F. y T. J. J. Martínez. 2008. El uso de árboles multipropósito como alternativa para la producción animal sostenible. *Tecnología en Marcha* 21:28-40.
- Johnson, D. W., A. M. Hoylman, J. T. Ball y R. F. Walker. 2006. Ponderosa pine responses to elevated CO₂ and nitrogen fertilization. *Biogeochemistry* 77:157-175.
- Kitao, M., Y. Yasuda, E. Kodani, H. Harayama, Y. Awaya, M. Komatsu, K. Yazaki, H. Tobita y E. Agathokleous. 2021. Integration of electron flow partitioning improves estimation of photosynthetic rate under various environmental conditions based on chlorophyll fluorescence. *Remote Sens. Environ.* 254:112273.
- Körner, C., R. Asshoff, O. Bignucolo, S. Hättenschwiler, S. G. Keel y S. Peláez-Riedl. 2005. Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees to elevated CO₂. *Science* 309:1360-1362.
- Krause, G. y E. Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Ann. Rev. Plant Biol.* 42:313-49.
- Larcher, W. 2003. *Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. 4a ed. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Taipei, Taiwan.
- Lawson, T., J. Craigon, A. M. Tulloch, C. R. Black, J. J. Colls y G. Landon. 2001. Photosynthetic responses to elevated CO₂ and =3 in field-grown potato (*Solanum tuberosum*). *J. Plant Physiol.* 158:309-323.
- Lichtenthaler, H. K., C. Buschmann y M. Knapp. 2005. How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio R_{Fd} of leaves with the PAM fluorometer. *Photosynthetica* 43(3):379-393.
- Lindsey, R. 2020. Climate change: atmospheric carbon dioxide. Disponible en: <http://www.ideam.gov.co/web/atencion-y-participacion-ciudadana/cambio-climatico>. Consultado: 17 Febrero 2021.

- Martínez-Burciaga, O. U., H. de la Fuente-Saucedo y G. Medina-García. 2011. Ordenamiento del uso del suelo para la producción de especies no maderables de uso múltiple en el estado de Nuevo León. Folleto Técnico No 45. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. México.
- Maxwell, K. y G. N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence. A practical guide. *J. Exp. Bot.* 51(345):659-668.
- Morales, F., I. Pascual, M. Sánchez, J. Aguirreola, J. Irigoyen, N. Goicochea, M. Antolin, M. Oyarzun y A. Urdiain. 2014. Methodological advances: using greenhouses to simulate change scenarios. *Plant Sci.* 226:30-40.
- Morgan, J. M. y A. C. Condon. 1986. Water use, grain yield, and osmoregulation in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 13:523–532.
- Murchie, E. H. y T. Lawson. 2013. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *J. Exp. Bot.* 64(13):3983-3998.
- Ojeda-Pérez, Z. Z., J. F. Jiménez-Bremont y P. Delgado-Sánchez. 2017. Continuous high and low temperature induced a decrease of photosynthetic activity and changes in the diurnal fluctuations of organic acids in *Opuntia streptacantha*. *Plos one* 12(10):e0186540.
- ONU (Organización de las Naciones Unidas). 2018. Cambio Climático, Disponible en: <http://www.un.org/es/sections/issues-depth/climate-change/index.html>. Consultado 15 de Octubre 2018.
- Oxborough, K. 2004. Using chlorophyll a fluorescence imaging to monitor photosynthetic performance. En *Chlorophyll a fluorescence*. G. C. Papageorgiou, Govindjee, eds. Springer. Dordrecht, Países Bajos.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary response to recent climatic change. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 37:637-669.
- Peterson, A. T., H. Tian, E. Martínez-Meyer, J. Soberón y V. Sánchez-Cordero. 2005. Modeling ecosystems shifts and individual species distribution shifts. In *Climate change and biodiversity*, T. Lovejoy y L. Hannah (eds.). Yale University Press, Connecticut.
- Ping, M. A., B. A. I. Tuan-hui y M. A. Feng-wang. 2015. Effects of progressive drought on photosynthesis and partitioning of absorbed light in apple trees. *J. Integr. Agr.* 14(4):681-690.
- Possell, M. y C. N. Hewitt. 2009. Gas exchange and photosynthetic performance of the tropical tree *Acacia nigrescens* when grown in different CO₂ concentrations. *Planta* 229:837-846.
- Reddy, A. R., G. K. Rasineni y A. S. Raghavendra. 2011. The impact of global elevated CO₂ concentration on photosynthesis and plant productivity. *Curr. Sci.* 99: 46-57.

- Rey, A. y P. G. Jarvis. 1998. Long-term photosynthetic response to increased atmospheric CO₂ concentration in young birch (*Betula pendula*) trees. *Tree Physiol.* 18:441-450.
- Romero-Paredes, J. I. y R. G. Ramírez-Lozano. 2003. *Artiplex canescens* (Purch, Nutt) como fuente de alimento para las zonas áridas. *Ciencia UANL.* 4:85-92.
- Root, T., D. MacMynowski, M. Mastrandrea y S. Schneider. 2005. Human-modified temperatures induce species changes: Joint attribution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:7465-7469.
- SAS (Statistical Analysis System Institute Inc.). 2006. User's guide. Versión 9.1.3. Cary, NC, USA.
- Schwarz, G. 1978. Estimating the dimension of a model. *Ann. Statist.* 6:461-464.
- Seginer, I. 2002. The Penman-monteith evapotranspiration equation as an element in greenhouse ventilation design. *Biosyst. Eng.* 82:423-439.
- SEMARNAT. 2007. ¿Y el medio ambiente qué? Problemas en México y el mundo. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. México.
- Sheu, B. H. y C. K. Lin. 1999. Photosynthetic response of seedlings of the subtropical tree *Schima superba* with exposure to elevated carbon dioxide and temperature. *Environ. Exp. Bot.* 41:57-65.
- Siebke, K., S. Von Caemmerer, M. Badger y R. T. Furbank. 1997. Expressing an RbcS antisense gene in transgenic flaveria bidentis leads to an increased quantum requirement for CO₂ fixed in photosystems I and II. *Plant Physiol.* 115:1163-74.
- Sosebee, R. E., R. W. Brown, J. L. Charley, B. E. Dahl, J. R. Goodin, D. N. Hyder, W. T. McDonough, R. T. Moore, L. E. Moser y M. J. Trlica. 1977. *Rangeland plant physiology.* 1a ed. Society for Range Management. Denver, CO., USA.
- UCM. 2006. El ciclo de Agua. Universidad Complutense de Madrid. Facultad de Educación - Dpto. Didáctica de las Ciencias Experimentales. Disponible en: <https://webs.ucm.es/info/diciex/proyectos/agua/> Consultado 03 Marzo 2018.
- Urrutia-Morales, J., S. Beltrán-López, C. Loredó-Osti, M. O. Díaz-Gómez y H. G. Gámez-Vázquez. 2007. Chamizo; Forraje de Calidad en Zonas Semiáridas. Instituto Nacional de investigaciones forestales. Agropecuarias y Pecuarias. SAGARPA. Folleto técnico 30. San Luis Potosí, Mexico.
- Vásquez, M. S., C. H. Domínguez y R. J. Figueroa. 2012 Nutritional quality of native forage shrubs of south central Chihuahua. En 17th. Wildland Shrub Symposium: Humans in changing landscapes. Las Cruces, New Mexico, U.S.A

- Valdez, A., L. Arce, e I. Cevallos. 2003. Eliminación de latencia de costilla de vaca (*Atriplex canescens*), bajo condiciones de laboratorio e invernadero, utilizando tratamientos físicos, químicos y mecánicos. UAAAN 464-470.
- Walz, H. G. 2014. MINI-PAM-II Photosynthesis Yield Analyzer. Heinz Walz GMBH. Alemania.
- Wei, C., M. Wang, Q. Fu, C. Dai, R. huang y Q. Bao. 2020. Temporal characteristics of greenhouse gases (CO₂ and CH₄) in the megacity Shanghai, China: association with air pollutants and meteorological conditions. Atmos. Res. 235:104759.
- Zhang, Y., B. Duan, Y. Qiao, K. Wang, H. Korpelainen y C. Li. 2008. Leaf photosynthesis of *Betula albosinensis* seedlings as affected by elevated CO₂ and planting density. Forest Ecol. Manag. 1937-1944.

