

RELACIÓN DE LA EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA, CARACTERÍSTICAS ESTOMÁTICAS Y PRODUCCIÓN FORRAJERA EN POBLACIONES DE PASTO BANDERITA

RELATIONSHIP OF PHOTOSYNTHETIC EFFICIENCY, STOMATAL CHARACTERIZATION AND FORAGE PRODUCTION IN POPULATIONS OF SIDEOATS GRAMA

Cindy Y. Molina-Salazar, Carlos R. Morales-Nieto*, Alan Álvarez-Holguín, Raúl Corrales-Lerma y Eduardo Santellano-Estrada

Universidad Autónoma de Chihuahua, Facultad de Zootecnia y Ecología, Chihuahua, Chihuahua, México.

*Autor de correspondencia (cnieto@uach.mx)

RESUMEN

El pasto banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] cuenta con gran variabilidad morfológica y genética en los pastizales del norte de México, lo cual sugiere que existe la posibilidad de selección de genotipos resistentes a condiciones de zonas áridas; sin embargo, la información sobre su eficiencia fotosintética y características estomáticas es escasa. El objetivo del presente estudio fue relacionar la eficiencia fotosintética, características estomáticas y producción forrajera en poblaciones de pasto banderita. Se utilizó un diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. Se establecieron 216 macetas en invernadero donde se evaluaron como tratamientos 51 poblaciones de pasto banderita del estado de Chihuahua, México y tres variedades comerciales como testigos. Se evaluó la eficiencia fotosintética y las propiedades estomáticas; además, se cuantificó la acumulación de forraje. Se realizaron análisis estadísticos descriptivos, análisis de correlación, componentes principales, análisis de agrupamiento y análisis multivariado de la varianza. Las medias para disipación de calor no regulada (YNO, 0.223) y disipación de calor regulada (YNPQ, 0.447) indicaron que estas variables son proporcionales a la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (YII, 0.330). Los valores máximos y mínimos en producción de forraje fueron 9.8 y 17.92 g por planta y altura de planta de 7.3 y 23 cm, respectivamente. Existe correlación positiva entre área estomática (AE) y disipación de calor regulada con altura de planta y producción de forraje. En el análisis de componentes principales los dos primeros explicaron el 58.8 % de la variación total. Se encontraron 11 poblaciones sobresalientes en disipación de la energía regulada controlando la fotoinhibición, sin poner en riesgo la producción de la planta.

Palabras clave: *Bouteloua curtipendula*, adaptación, aridez, diversidad, gramínea nativa.

SUMMARY

Sideoats grama [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] has great morphological and genetic variability present in the grassland of Northern Mexico, suggesting the possibility of selection of genotypes resistant to arid zone conditions; however, information on its photosynthetic efficiency and stomatal characteristics is scarce. The objective of this study was to relate photosynthetic efficiency, stomatal characteristics and forage production in sideoats grama populations. A randomized complete block design with four replications was used. Two hundred and sixteen pots were established in a greenhouse where 51 populations of sideoats grama from the state of Chihuahua, Mexico were evaluated as treatments along with three commercial varieties as controls. Photosynthetic efficiency and stomatal properties were evaluated, and forage accumulation was quantified. Descriptive statistical

analyses, correlation analysis, principal component, cluster and multivariate analysis of variance were performed. Means for unregulated heat dissipation (YNO, 0.223) and regulated heat dissipation (YNPQ, 0.447) indicated that those variables are proportional to the photochemical efficiency of photosystem II (YII, 0.330). The maximum and minimum values in forage production were 9.8 and 17.92 g per plant, and those values for plant height were 7.3 and 23 cm, respectively. Positive correlation exists between stomatal area and regulated heat dissipation with plant height and forage production. In the principal component analysis the first two principal components explained 58.8 % of the total variation. Eleven outstanding populations were found in regulated energy dissipation, controlling photoinhibition without jeopardizing plant production.

Index words: *Bouteloua curtipendula*, adaptation, aridity, diversity, native grass.

INTRODUCCIÓN

El ecosistema pastizal cubre cerca de una tercera parte de la superficie terrestre, contribuyendo a los servicios ambientales, al suministro alimentario y a las economías nacionales (Onyango *et al.*, 2022; Reinermann *et al.*, 2020); sin embargo, gran parte de los pastizales se encuentran degradados por cambio de uso de suelo o sobrepastoreo, aunado a la sequía y altas temperaturas (Ji *et al.*, 2022). En México, el 39 % de los pastizales se encuentra con algún grado de deterioro, favoreciendo la fragmentación del ecosistema, desplazamiento de especies nativas e invasión de especies exóticas, reducción de la calidad del hábitat y alteración en la composición de los suelos, además de gran impacto en la producción agropecuaria (De la Maza *et al.*, 2018; Zaragoza-Quintana *et al.*, 2022). Por esta razón, la implementación de programas de restauración de pastizales se ha intensificado durante la última década a nivel mundial (Lewandowski *et al.*, 2017); no obstante, las especies disponibles aptas para la rehabilitación de pastizales aún son pocas, debido a la pobre capacidad de establecimiento que presenta la mayoría de las especies utilizadas (Jurado-Guerra *et al.*, 2021).

El pasto banderita es una gramínea que se distribuye en el norte de México (Martínez *et al.*, 2020), es considerada una de las mejores especies forrajeras por su valor nutritivo y tolerancia a la variabilidad climática, por lo que esta especie es utilizada para restauración de pastizales y remediación de suelo (Álvarez-Holguín *et al.*, 2021). En México se han utilizado variedades comerciales como Niner, Diana y Vaughn; sin embargo, diversos estudios señalan la necesidad de probar nuevas variedades, con mejor adaptación y desarrollo en regiones de zonas áridas, debido a que las variedades utilizadas fueron generadas en los Estados Unidos de Norteamérica, con variables climáticas distintas a la región de interés (Álvarez-Holguín *et al.*, 2017); por ello, es importante realizar investigación sobre la eficiencia fotosintética y características estomáticas, la cual es escasa hasta el momento.

La efectividad del fotosistema II (PS II) depende de la regulación del flujo de energía en el sistema de transferencia de electrones y es un factor crítico en el equilibrio entre la conversión de energía y la prevención del fotodaño (Luna-Flores *et al.*, 2021). Por otro lado, el control estomático está fuertemente relacionado con las respuestas adaptativas de cada especie, ya que el incremento de temperatura y las variaciones climáticas modifican e inducen cambios en la cantidad y tamaño de los estomas, evitando así la transpiración excesiva sin poner en riesgo la asimilación de CO₂ y la producción de materia seca (Ramírez *et al.*, 2021; Tsai *et al.*, 2022). Por lo anterior, el objetivo de la presente investigación fue relacionar la eficiencia fotosintética, las características estomáticas y la producción de forraje en pasto banderita. Los resultados de este estudio contribuirán en la generación de indicadores para la selección de genotipos más resistentes y productivos, lo que beneficiaría la industria ganadera y la conservación de los pastizales en las zonas áridas del norte de México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio experimental

El experimento se llevó a cabo bajo condiciones de invernadero durante los meses de junio a septiembre de 2022 en la Facultad de Zootecnia y Ecología (FZyE) de la Universidad Autónoma de Chihuahua (UACH), México. Se realizó el monitoreo de variables ambientales de temperatura (21.2 ± 6.2 °C) y humedad relativa (53.46%) con una sonda (HMP60, Vaisala, Logan, Utah, EUA). Se midió la radiación neta (98 W m^{-2}) con ayuda de un piranómetro (Li-2x, Utah, EUA) y la radiación fotosintéticamente activa ($226.11 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) utilizando un sensor (Quantum CS310, Campbell Scientific Inc., Logan, Utah, EUA). La obtención de los datos se logró a través de un datalogger (CR200, Campbell Scientific Inc., Logan, Utah, EUA).

Material genético y diseño experimental

Se utilizaron como tratamientos 51 poblaciones de pasto banderita cuyas semillas fueron recolectadas en el año 2016 en 29 municipios del estado de Chihuahua, además de tres variedades comerciales de esta especie como testigos: Niner (Nuevo Mexico, EUA), Vaughn (Nuevo Mexico, EUA) y Diana (San Luis Potosí, México) (Cuadro 1). Se establecieron 216 macetas de plástico con una capacidad de 6.6 L (unidad experimental) con 30 semillas cada una. La siembra se realizó el 14 de junio de 2022 utilizando un diseño en bloques completos al azar con cuatro repeticiones, esto para evitar el efecto de radiación. Los riegos se realizaron cada cuatro días a capacidad de campo. A los siete días después de la siembra (dds) se realizó un aclareo dejando el individuo más vigoroso de cada maceta.

Variables evaluadas

La eficiencia fotosintética se determinó mediante la fluorescencia de la clorofila del fotosistema II. Esta evaluación se llevó a cabo 95 dds entre las 11:00 y 14:00 h en tres hojas sanas por planta con un analizador de rendimiento de fotosíntesis (MINI-PAM, Heinz Walz, Effeltrich, Alemania) y un clip foliar 2035-B. Las hojas se sometieron a un pulso de luz de fotones de $0.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con una frecuencia de 600 Hz para determinar el nivel de fluorescencia (Ft) y un pulso de saturación de fotones de $6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante 0.8 s para definir el nivel máximo de fluorescencia (F'm, Álvarez-Holguín *et al.*, 2022).

A partir de estos parámetros se calcularon los valores de eficiencia fotoquímica en el fotosistema II (YII), se cuantificó la proporción de luz absorbida por la clorofila del PSII que es usada en procesos fotoquímicos, disipación de calor regulada (YNPQ), energía que se convierte en calor que indica capacidad fotoprotectora, y disipación de calor no regulada (YNO) que refleja las pérdidas de energía no fotoquímica (Bilger y Björkman, 1990; Genty *et al.* 1989; Krall y Edwards, 1992). El rendimiento de la conversión de energía se muestra en estas tres vías fundamentales, cuya suma siempre será equivalente a la unidad.

$$YII = (F'm - Ft) / F'm$$

$$YNPQ = (Ft / F'm) - (Ft / Fm)$$

$$YNO = Ft / Fm$$

También, se estimó la tasa de transferencia de electrones (ETR), factor crítico entre la conversión de energía y la prevención del fotodaño.

Cuadro 1. Datos de origen de las 51 poblaciones de pasto banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] del estado de Chihuahua, México.

Población	Municipio	TMA (°C)	PMA (mm)	Población	Municipio	TMA (°C)	PMA (mm)
B-1	Chihuahua	16.5	447	B-29	Buenaventura	16.6	305
B-2	Chihuahua	17.2	439	B-30	Buenaventura	16.4	300
B-3	Satevó	17.6	439	B-31	Chihuahua	16.3	360
B-4	Valle de Zaragoza	17.5	424	B-32	Chihuahua	15.8	368
B-5	Hidalgo del Parral	17.5	488	B-33	Jiménez	19.5	354
B-6	Matamoros	16.5	490	B-34	Jiménez	19.6	329
B-7	Valle de Allende	17.5	466	B-35	Camargo	19.0	344
B-8	Santa Bárbara	15.6	519	B-36	Chihuahua	17.0	414
B-9	Ocampo	14.4	648	B-37	Chihuahua	16.4	403
B-10	Balleza	17.9	533	B-38	Chihuahua	16.4	382
B-11	Balleza	15.5	766	B-39	Aldama	18.5	355
B-12	Guerrero	13.2	512	B-40	Aldama	18.8	325
B-13	Bachiniva	13.9	433	B-41	Aldama	18.1	302
B-14	Namiquipa	14.4	440	B-42	Aldama	18.1	297
B-15	Cuauhtémoc	14.1	452	B-43	Aldama	17.6	322
B-16	Gran Morelos	15.6	455	B-44	Ojinaga	19.4	297
B-17	Santa Isabel	16.8	440	B-45	Ojinaga	19.4	292
B-18	Chihuahua	16	353	B-46	Coyame del Sotol	19.1	290
B-19	Chihuahua	13.9	513	B-47	Aldama	18.8	326
B-20	Ahumada	14.8	345	B-48	Aldama	18.6	290
B-21	Ahumada	15.8	399	B-49	Chihuahua	18.6	360
B-22	Ahumada	16.9	276	B-50	Chihuahua	15.8	476
B-23	Janos	16.8	300	B-51	Chihuahua	17.3	413
B-25	Janos	16.2	354	B-52	Chihuahua	13.1	548
B-26	Nuevo Casas Grandes	16.3	307	B-53	Chihuahua	16.0	413
B-27	Buenaventura	16.4	338				

TMA: temperatura media anual; PPM: precipitación media anual.

$$ETR = Y(PSII) \text{ (radiación PAR recibida) } (0.84)$$

Donde: radiación PAR recibida, radiación fotosintéticamente activa (fracción solar comprendida entre 400 y 700 nm); 0.84: fracción de luz promedio que es absorbida por la planta.

Este mismo procedimiento se realizó en hojas en total reposo (entre las 22:00 y 0.00 h), donde se encontraron los valores para fluorescencia mínima (F_0) y fluorescencia máxima en oscuridad (F_m).

La caracterización estomática se llevó a cabo a los 100 dds. Se seleccionaron tres hojas de cada planta sin daño aparente, decoloración o curvaturas. Con ayuda de un portaobjetos y cianoacrilato se obtuvieron 2916 impresiones que se analizaron en un microscopio (Carl Zeiss modelo Axio Imager 2, Baden-Württemberg, Alemania) a 400X y con el software Zen 2 Core se cuantificó el número de estomas por campo para obtener la densidad estomática en haz (D_{Haz} , estomas mm^{-2}) y en envés ($D_{\text{Envés}}$; estomas mm^{-2}). Luego, se midió el área estomática en haz (A_{Haz} ; μm^2) y en envés ($A_{\text{Envés}}$, μm^2)

de tres estomas y se promediaron para obtener el área estomática total de cada campo.

La altura de planta se midió a los 126 dds desde la base del suelo hasta el ápice de la hoja. Para determinar la acumulación de materia seca (MS: rendimiento), inmediatamente después se cortaron tallos y hojas a 5 cm de altura. La muestra se colocó dentro de bolsas de papel debidamente identificadas; posteriormente, se llevaron a laboratorio a estufa de aire forzado a temperatura constante de 65 °C por 72 h. Cuando el peso de la muestra fue constante se pesó en balanza analítica (capacidad 220 g sensibilidad 0.1 mg). Los valores obtenidos de las cuatro repeticiones se promediaron por población para su posterior análisis.

Análisis estadístico

Se realizaron análisis estadísticos descriptivos e inferenciales. Se estimó el coeficiente de correlación de Pearson ($P \leq 0.05$) para identificar tipo y grado de asociación entre variables. A partir de la matriz de correlaciones se realizó un análisis de componentes principales con el objetivo de reducir la dimensión de la variabilidad. Para observar si existían semejanzas al interior de los grupos y contrastes entre ellos se utilizó el método de agrupamiento k-means y el número óptimo de grupos se determinó con base en el método Elbow (Yuan y Yang, 2019). Para establecer diferencias multivariadas ($P \leq 0.05$) entre grupos se realizó un análisis multivariado de la varianza (MANOVA) y un análisis de varianza (ANOVA) y comparación de medias con la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$). El procesamiento de datos se realizó con el paquete estadístico R versión 4.3.0. (R Core Team, 2020).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los valores de eficiencia fotoquímica del fotosistema II fueron en promedio de 0.33, siendo más bajos que los reportados para plantas tropicales como *Brachypodium pinnatum*, donde se encontraron medias de 0.75 y *Theobroma cacao* L. con 0.74, debido a las condiciones húmedas en las que se desarrollan y menor exposición a la radiación solar (Osorio *et al.*, 2023). Estos resultados refuerzan el supuesto de que el estrés en la planta induce una baja en la actividad de transferencia de electrones, provocando reducción de eficiencia fotoquímica, pero aumentando el rendimiento de disipación de calor regulada (Huang *et al.*, 2019; Luo *et al.*, 2023). Los resultados en las medias para disipación de calor regulada (0.44) y disipación de calor no regulada (0.22) indican que estas variables son proporcionales a la eficiencia fotoquímica. Bajo este supuesto, el 50 % de las poblaciones presentaron

propiedades protectoras contra el exceso de radiación (Cuadro 2).

El pasto banderita mostró presencia de estomas en ambos lados de la hoja, con amplia variación en cuanto a densidad y área, características que son determinadas por las condiciones en las que se desarrollan las plantas y las de su sitio de origen (Bushey *et al.*, 2023). Los estomas influyen en el rendimiento del forraje, lo que llevó a las poblaciones a tener un coeficiente de variación (CV) del 14 y 24 % para producción y altura de forraje, lo que se atribuye mayormente a la amplia variación altitudinal y a la amplitud de temperatura del origen geográfico de cada población (Morales *et al.*, 2007).

Las variables mostraron una asociación significativa ($P \leq 0.05$) (Cuadro 3). La eficiencia fotoquímica y la tasa de transferencia de electrones mostraron correlación positiva ($r_{xy} = 0.65$), esta última es importante debido a la capacidad de aumentar el rendimiento fotosintético de la planta, si existe excedente de energía, éste conduce a la acumulación desequilibrada de electrones induciendo daño en los fotosistemas. La eficiencia fotosintética y tasa de transferencia de electrones mostraron una asociación negativa con disipación de calor regulada ($r_{xy} = -0.68$, $r_{xy} = -0.46$) siendo también inverso a las tasas de disipación de calor no regulado ($r_{xy} = -0.81$) protegiendo a la planta de un daño celular permanente (du Toit *et al.*, 2021).

Por otro lado, Kromdijk *et al.* (2016) obtuvieron un aumento de productividad del 15 % en *Nicotiana* sp. al incrementar las tasas de disipación de calor regulada y disminuir la eficiencia fotoquímica, atribuido al menor desperdicio de energía, mejor protección contra el daño de la radiación y al uso eficiente del agua; por lo tanto, la optimización en disipación de calor regulada supone contrarrestar la probabilidad de daño fotoquímico, dando como resultado plantas tolerantes al estrés y con buen potencial productivo. La relación negativa entre densidad y área estomática del haz y envés ($r_{xy} = -0.43$, $r_{xy} = -0.37$) indica mayor proporción de pequeños estomas, estos resultados difieren de lo reportado por Monzón-Burgos *et al.* (2022), quienes reportaron mayor tasa de supervivencia en poblaciones de pasto banderita con estomas de mayor área y menor presencia, lo cual regula la cantidad de agua. Los estomas grandes con baja densidad mostraron relación positiva con respecto a la altura de planta y producción de forraje; sin embargo, se encontró relación negativa entre área estomática y eficiencia fotoquímica ($r_{xy} = -0.30$), lo que sugiere que la disminución de la fotosíntesis es causada por la limitación estomática al contrarrestar el estrés por radiación, pero sin poner en riesgo la producción de la planta (Zárate-Martínez *et al.*, 2021).

Cuadro 2. Estadísticos descriptivos y coeficiente de variación de 10 variables registradas en 54 poblaciones de pasto banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] del estado de Chihuahua, México.

Variable	Mínimo	Máximo	Media	Mediana	CV (%)
D_Haz	149.72	255.54	181.59	173.82	11.93
D_Envés	151.28	265.73	195.91	192.63	11.60
A_Haz	150.46	287.80	232.23	229.05	12.16
A_Envés	168.07	291.24	233.87	234.33	11.18
YII	0.06	0.49	0.33	0.32	23.37
ETR	10.02	123.65	54.10	51.55	54.23
YNPQ	0.05	0.76	0.44	0.45	29.19
YNO	0.10	0.44	0.22	0.20	43.41
Altura	7.37	23.00	14.01	13.12	24.75
P. Forraje	9.82	17.92	13.72	13.33	14.60

D_Haz: densidad estomática en el haz (estomas por mm²), D_Envés: densidad estomática en el envés (estomas por mm²), A_Haz: área estomática en el haz (µm² por estoma), A_Envés: área estomática en el envés (µm² por estoma), YII: eficiencia fotoquímica del fotosistema II, ETR: tasa de transferencia de electrones, YNPQ: disipación de calor regulada, YNO: disipación de calor no regulada, Altura (cm); P. Forraje: producción de forraje (g por planta).

Cuadro 3. Coeficientes de correlación entre variables de 54 poblaciones de pasto banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] del estado de Chihuahua, México.

	D_Envés	A_Haz	A_Envés	ETR	YII	YNPQ	YNO	Altura	Producción de forraje
D_Haz	0.893**	-0.428*	-0.516**	0.154	0.099	-0.319*	0.308*	-0.523**	-0.243
D_Envés		-0.372*	-0.524**	0.088	0.065	-0.259	0.279*	-0.492	-0.188
A_Haz			0.892**	-0.300*	-0.209	0.094	0.113	0.205	0.401*
A_Envés				-0.293*	-0.265*	0.170	0.005	0.319*	0.393*
YII					0.646**	-0.677**	0.116	-0.096	-0.327*
ETR						-0.455*	0.098	-0.097	-0.253
YNPQ							-0.809**	0.375*	0.202
YNO								-0.430*	-0.013
Altura									0.548**

D_Haz: densidad de estomática en el haz, D_Envés: densidad de estomática en el envés, A_Haz: área estomática en el haz, A_Envés: área estomática en el envés, YII: eficiencia fotoquímica, ETR: tasa de transferencia de electrones, YNPQ: disipación de calor regulada, YNO: disipación de calor no regulada, *: P ≤ 0.05, **: P ≤ 0.0001.

En el análisis de componentes principales (ACP) la proporción acumulada mostró que los primeros dos componentes explicaron el 58.8 % de la variabilidad total de las variables (CP1: 39.5 % y CP2: 19.3 %). Las variables de mayor importancia en el CP1 ordenarían de mayor a menor las poblaciones con menor proporción de estomas de mayor tamaño, mayor disipación de calor regulada, de mayor altura y producción de forraje, por lo que podría utilizarse como un índice de eficiencia en la protección contra el estrés y el alto potencial de producción forrajera. En el CP2 la disipación de calor regulada se relacionó de

forma indirecta y eficiencia fotoquímica del fotosistema II de forma directa, así como tasa de transferencia de electrones y disipación de calor no regulada; por lo tanto, este componente contrasta las poblaciones con menor capacidad de adaptación.

La Figura 1 muestra la dispersión multivariada de las poblaciones de pasto banderita considerando los dos primeros componentes principales. Se observa que en el cuadrante I están posicionadas las poblaciones con mayor eficiencia fotoquímica, tasa de transferencia de electrones y

disipación de calor no regulada. Las poblaciones presentes en el cuadrante II se caracterizan por tener mayor número de estomas. Las poblaciones ubicadas en el cuadrante III se caracterizan por tener mayor disipación de calor regulada y mayor altura; finalmente, en el cuadrante IV se localizaron las poblaciones con mayor área estomática, así como aquellas que contienen mayores valores de producción forrajera.

Análisis de agrupamiento

Las poblaciones fueron clasificadas en cinco grupos (Figura 2). El MANOVA ratificó lo anterior, mostrando diferencia estadística multivariada entre los grupos (Lambda de Wilks = 0.099, $P \leq 0.0001$).

El grupo I integró a 11 poblaciones originarias de cuatro municipios. Estos materiales se caracterizaron por tener mayor área estomática con menor presencia, así como mayor rendimiento forrajero y altura. Estos resultados coinciden con los reportados por Álvarez-Holguín *et al.* (2018), quienes estudiaron tres variedades comerciales y dos genotipos nativos de pasto bandera, donde identificaron que variedades con menor densidad y mayor área estomática benefician el rendimiento de

forraje relacionado con mayor ingesta de CO₂ y menores tasas de transpiración. También, presentó uno de los valores más altos para disipación de calor regulada (0.55) y valores promedio para eficiencia fotoquímica (0.26), tasa de transferencia de electrones (36.23) y disipación de calor no regulada (0.18), indicando que las poblaciones en este grupo no solo cuentan con buena capacidad de producción forrajera, también disponen de mecanismos necesarios para su fotoprotección.

El grupo II estuvo formado por ocho poblaciones de ocho municipios y, en comparación con el grupo I, éste presentó densidad estomática alta, así como valores bajos en área estomática y producción forrajera, asociado tal vez al alza en los valores de eficiencia fotoquímica y disipación de calor no regulada por falta de control en el flujo de electrones. La fotoinhibición puede ser considerada como dañina para la planta, pero en circunstancias de exceso de radiación es una estrategia para controlar la energía para evitar daños permanentes (Ali *et al.*, 2022; Nan *et al.*, 2018). La disipación de calor no regulada presentó la media más alta (0.32), lo que refleja la incapacidad de la planta para protegerse. Esto sugiere que las plantas del grupo II no cuentan con buenos mecanismos de defensa, por lo que fueron las menos productivas (Cuadro 5).

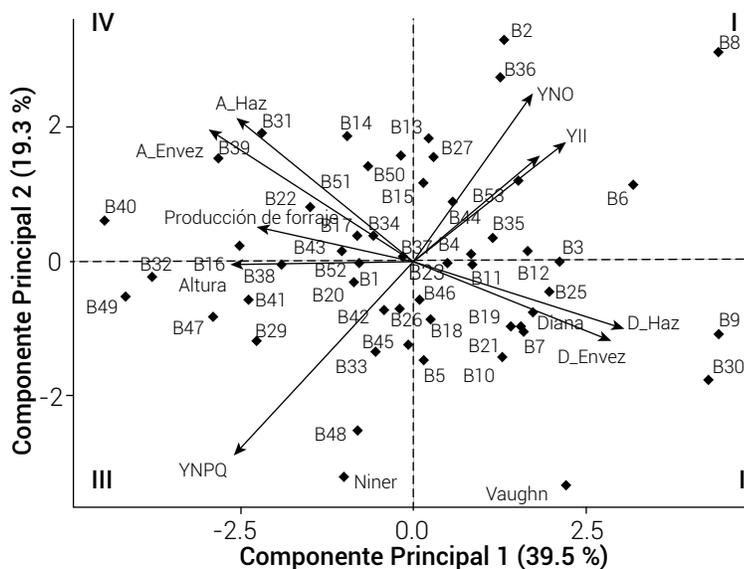


Figura 1. Dispersión de la diversidad de 54 poblaciones de pasto bandera [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] en función de los dos primeros componentes principales. D_Haz: densidad estomática en el haz, D_Envés: densidad estomática en el envés, A_Haz: área estomática en el haz, A_Envés: área estomática en el envés, YII: eficiencia fotoquímica del fotosistema II, ETR: tasa de transferencia de electrones, YNPQ: disipación de calor regulada, YNO: disipación de calor no regulada.

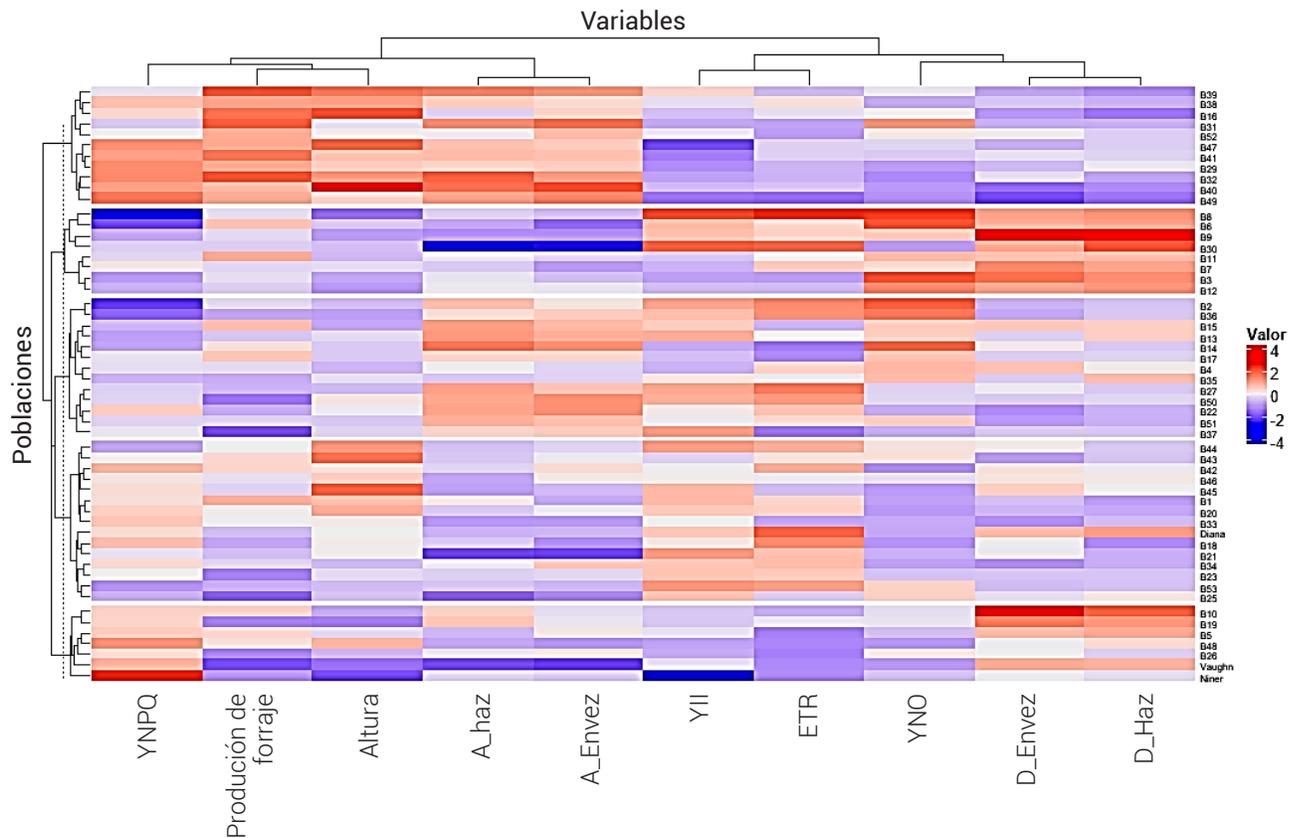


Figura 2. Dendrograma del análisis de 10 variables para las 54 poblaciones de pasto banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.]. Recuadros en color rojo indican valores entre 1 y 4, con mayor grado de presencia de la variante. Recuadros en color blanco indican valor de 0. Recuadros en color azul indican valores entre -1 y -4; es decir, con menor grado de presencia para la variante.

El grupo III agrupó a 13 poblaciones de nueve municipios. Este grupo presentó valores similares a los del grupo II en cuanto a mecanismos protectores; sin embargo, mostró valores altos en área estomática, tanto en haz como en envés, con medias de 253.25 y 250.29 μm^2 por estoma, respectivamente y una densidad estomática baja, con una media de 177.05 estomas mm^{-2} en el haz y 187.94 estomas mm^{-2} en el envés. Estos datos sugieren que las características estomáticas confirieron a las plantas la capacidad de tener un rendimiento forrajero promedio de 12.75 g por planta, pero con falta de reacción suficiente por parte de los mecanismos de defensa, lo que a largo plazo podría generar daños irreparables e implicar un descenso en la producción (Sawicki et al., 2017).

El grupo IV integró a 15 poblaciones originarias de ocho municipios, dentro de los que estuvo presente la variedad Diana. El área y la densidad estomática del haz tuvieron una media de 212.91 μm^2 por estoma y 173.07 estomas mm^{-2} , mientras que el área y densidad estomática en el

envés fueron de 220.04 μm^2 por estoma y 189.5 estomas mm^{-2} , respectivamente. Los promedios de eficiencia fotosintética y tasa de transferencia de electrones fueron 0.37 y 68.93, respectivamente, siendo los valores más altos entre los grupos. Este grupo presentó uno de los promedios más bajo en disipación de calor no regulada (0.17) y la disipación de calor regulada tuvo una media de 0.36. Este grupo también presentó rendimiento con un promedio de producción de forraje de 13.06 g por planta y una media en altura de planta de 15.32 cm.

El grupo V incluyó cinco poblaciones de cinco municipios y dos variedades comerciales (Vaughn y Niner). Contrastando con el grupo I, área estomática en haz y envés tuvieron promedios bajos y densidades estomáticas altas, con valores más bajos en producción forrajera (12.45 g por planta) y crecimiento (11.14 cm). Estos resultados muestran que estomas pequeños y numerosos disminuyeron la tasa de crecimiento y de producción, pero cuentan con mecanismos protectores

Cuadro 5. Valores \pm error estándar y agrupamiento de Tukey de cinco grupos de poblaciones obtenidos con 10 variables evaluadas 54 poblaciones de pasto banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.].

Variables	Grupo I	Grupo II	Grupo III	Grupo IV	Grupo V
D_Haz	163.89 \pm 0.28b	216.00 \pm 0.60a	177.05 \pm 0.28b	173.07 \pm 0.31b	196.68 \pm 0.64a
D_Envés	178.04 \pm 0.37b	228.34 \pm 0.56a	187.94 \pm 0.34b	189.58 \pm 0.32b	215.28 \pm 0.82a
A_Haz	257.07 \pm 6.34a	210.51 \pm 9.47b	253.25 \pm 4.65a	212.91 \pm 3.85b	220.36 \pm 9.00b
A_Envés	260.56 \pm 4.83a	207.25 \pm 7.08b	250.29 \pm 4.16a	220.04 \pm 4.60b	221.49 \pm 8.07b
YII	0.26 \pm 0.30b	0.35 \pm 0.30a	0.35 \pm 0.40a	0.37 \pm 0.30a	0.25 \pm 0.70b
ETR	36.23 \pm 4.00bc	68.7 \pm 11.80ab	59.58 \pm 8.8ab	68.93 \pm 5.90a	23.52 \pm 4.80c
YNPQ	0.55 \pm 0.02a	0.31 \pm 0.04c	0.36 \pm 0.02bc	0.45 \pm 0.01ab	0.56 \pm 0.03a
YNO	0.18 \pm 0.02c	0.32 \pm 0.03a	0.27 \pm 0.02ab	0.17 \pm 0.01c	0.17 \pm 0.01bc
Altura	17.90 \pm 0.02a	11.23 \pm 0.03b	12.47 \pm 0.02b	15.32 \pm 0.01a	11.14 \pm 0.01b
P. forraje	16.59 \pm 0.30a	13.71 \pm 0.37b	12.75 \pm 0.41b	13.06 \pm 0.34b	12.45 \pm 0.73b

D_Haz: densidad de estomática en el haz (estomas por mm²), D_Envés: densidad de estomática en el envés (estomas por mm²), A_Haz: área estomática en el haz (μm^2 por estoma), A_Envés: área estomática en el envés (μm^2 por estoma), YII: eficiencia fotoquímica, ETR: tasa de transferencia de electrones, YNPQ: disipación de calor regulada, YNO: disipación de calor no regulada, Altura (cm), Producción de forraje (g por planta). Literales diferentes en las columnas indican diferencia significativa univariada entre grupos ($P \leq 0.05$).

eficientes con capacidad de reacción rápida a condiciones estresantes, ya que la disipación de calor regulada (0.56) fue la más elevada entre los grupos, (Durand *et al.*, 2019). Corrales *et al.* (2016) evaluaron variedades comerciales de pasto banderita (Diana, Reno y Vaughn) en condiciones de invernadero, donde la producción de forraje resultó en un intervalo de 5.0 a 5.7 g por planta y altura de 2.2 a 13.3 cm. Con estos resultados se puede catalogar a las variedades comerciales como opción en resiembras para rehabilitación de suelos de zonas áridas con el propósito de la regulación de servicios.

CONCLUSIONES

Las poblaciones de pasto banderita cuentan con mecanismos de protección para minimizar los daños por exceso de radiación, atendiendo la forma y magnitud de la disipación de calor. La eficiencia fotoquímica del fotosistema II es un factor importante para la regulación de energía, controlando la desactivación de los fotosistemas y provocando el descenso de la tasa de transferencia de electrones, dando lugar a la estrategia más rápida para el control del fotodaño: la disipación de calor regulada. Por esto, las poblaciones con mayor disipación de calor regulada y menores tasas de eficiencia fotoquímica, tasa de transferencia de electrones y disipación de calor no regulada mostraron mayor capacidad de tolerar estímulos adversos. La presencia de pocos estomas de mayor tamaño y buena respuesta de los mecanismos de protección dio a las plantas la capacidad de mayor producción y desarrollo, así como adaptación a los crecientes factores estresantes

en zonas áridas. Se identificaron las poblaciones del grupo I con procedencia de Aldama, Chihuahua, Gran Morelos y Buenaventura como sobresalientes.

BIBLIOGRAFÍA

- Ali S., Y. Y. Xu, X. C. Ma, Q. M. Jia and Z. K. Jia (2022) Improvement in winter wheat productivity through regulating PSII photochemistry, photosynthesis and chlorophyll fluorescence under deficit irrigation conditions. *Journal of Integrative Agriculture* 21:654-665, [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(20\)63409-8](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(20)63409-8)
- Álvarez-Holguín A., C. R. Morales-Nieto, R. Corrales-Lerma, J. S. Sierra-Tristán y F. Villarreal-Guerrero (2017) Análisis del crecimiento de cinco genotipos de pasto banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] bajo condiciones de invernadero. *Tecnociencia Chihuahua* 11:25-32, <https://doi.org/10.54167/tch.v11i1.167>
- Álvarez-Holguín A., C. R. Morales-Nieto, R. Corrales-Lerma, C. H. Avendaño-Arrazate, H. O. Rubio-Arias and F. Villarreal-Guerrero (2018) Stomatal characterization, chlorophyll concentration and their relation with biomass production of *Bouteloua curtipendula*. *Agronomía Mesoamericana* 29:251-261, <https://doi.org/10.15517/MA.V29I2.29900>
- Álvarez-Holguín A., C. R. Morales-Nieto, R. Corrales-Lerma, J. A. Prieto-Amparán, F. Villarreal-Guerrero and R. A. Sánchez-Gutiérrez (2021) Genetic structure and temporal environmental niche dynamics of sideoats grama [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] populations in Mexico. *PLoS ONE* 16:e0254566, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0254566>
- Álvarez-Holguín A., G. Sosa-Pérez, O. C. Ponce-García, C. R. Lara-Macias, F. Villarreal-Guerrero, C. G. Monzón-Burgos and J. M. Ochoa-Rivero (2022) The impact of treated wastewater irrigation on the metabolism of barley grown in arid and semi-arid regions. *International Journal of Environmental Research and Public Health* 19:2345, <https://doi.org/10.3390/ijerph19042345>
- Bilger W. and O. Björkman (1990) Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research* 25:173-185, <https://doi.org/10.1007/BF00033159>
- Bushey J. A., A. M. Hoffman, S. M. Gleason, M. D. Smith and T. W. Ocheltree

- (2023) Water limitation reveals local adaptation and plasticity in the drought tolerance strategies of *Bouteloua gracilis*. *Ecosphere* 14:e4335, <https://doi.org/10.1002/ecs2.4335>
- Corrales L. R., C. R. Morales N., A. Melgoza C., J. S. Sierra T., J. A. Ortega G. y G. Méndez Z. (2016) Caracterización de variedades de pasto banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] recomendadas para rehabilitación de pastizales. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias* 7:201-211, <https://doi.org/10.22319/rmcp.v7i2.4174>
- De la Maza B. M., I. Banda V., G. Mendoza G., O. A. Leal N. y G. Rendón H. (2018) Reporte del Estado de los Pastizales del Desierto Chihuahuense. Una Perspectiva sobre Gestión. Pronatura Noreste A. C. Monterrey, Nuevo León, México. 58 p.
- du Toit S. F., J. M. Farrant, L. Faigon, I. Neta-Sharir and Z. Reich (2021) Physiological characterisation of tissue differentiation in response to desiccation in the homoiochlorophyllous dicot resurrection plant *Craterostigma pumilum* Hochst. *Environmental and Experimental Botany* 192:104650, <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104650>
- Durand M., O. Brendel, C. Buré and D. Le Thiec (2019) Altered stomatal dynamics induced by changes in irradiance and vapour-pressure deficit under drought impacts on the whole-plant transpiration efficiency of poplar genotypes. *New Phytologist* 222:1789-1802, <https://doi.org/10.1111/NPH.15710>
- Genty B., J. M. Briantais and N. R. Baker (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – General Subjects* 990:87-92, [https://doi.org/10.1016/S0304-4165\(89\)80016-9](https://doi.org/10.1016/S0304-4165(89)80016-9)
- Huang H., F. Ullah, D. X. Zhou, M. Yi and Y. Zhao (2019) Mechanisms of ROS regulation of plant development and stress responses. *Frontiers in Plant Science* 10:800, <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00800>
- Ji T., Q. Jiang, Z. J. Wang and B. Ji (2022) An evaluation of drought resistance of seven Poaceous forages. *Acta Prataculturae Sinica* 31:144-156, <https://doi.org/10.11686/cyxb2021017>
- Jurado-Guerra P., M. Velázquez-Martínez, R. A. Sánchez-Gutiérrez, A. Álvarez-Holguín, P. A. Domínguez-Martínez, R. Gutiérrez-Luna, ... y M. G. Chávez-Ruiz (2021) Los pastizales y matorrales de zonas áridas y semiáridas de México: estatus actual, retos y perspectivas. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias* 12:261-285, <https://doi.org/10.22319/rmcp.v12s3.5875>
- Krall J. P. and G. E. Edwards (1992) Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiologia Plantarum* 86:180-187, <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1992.tb01328.x>
- Kromdijk J., K. Głowacka, L. Leonelli, S. T. Gabilly, M. Iwai, K. N. Niyogi and S. P. Long (2016) Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science* 354:857-861, <https://doi.org/10.1126/science.aai8878>
- Lewandowski I., M. Lippe, J. Castro-Montoya, U. Dickhöfer, G. Langenberger, J. Pucher, ... and C. Lippert (2017) Primary production. In: *Bioeconomy*. I. Lewandowski (ed.). Springer. Cham, Switzerland. pp:97-178, https://doi.org/10.1007/978-3-319-68152-8_6
- Luna-Flores W., H. Estrada-Medina, J. J. M. Jiménez-Osornio y L. L. Pinzón-López (2021) Efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento y eficiencia del uso del agua en plántulas de tres especies arbóreas caducifolias. *Terra Latinoamericana* 30:343-353.
- Luo Y., M. Sun, Y. Gao, S. P. Lang and Y. Wan (2023) Exogenous trehalose protects photosystem II in heat-stressed wheat. *Botanical Sciences* 101:186-196, <https://doi.org/10.17129/botsci.3038>
- Martínez S. J. Á., N. Durán P., J. A. Ruiz C., D. R. González E. y S. Mena M. (2020) Áreas con aptitud ambiental para [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] en México por efecto del cambio climático. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias* 11(Supl. 2):49-62, <https://doi.org/10.22319/rmcp.v11s2.4693>
- Monzón-Burgos C. G., C. R. Morales-Nieto, P. A. Domínguez-Martínez, R. Corrales-Lerma, J. M. Ochoa-Rivera, G. N. Aguilar-Palma and A. Álvarez-Holguín (2022) Relationship between germination under osmotic stress and development in *Bouteloua curtipendula* genotypes: implications for restoration management. *Arid Land Research and Management* 37:92-114, <https://doi.org/10.1080/15324982.2022.2086507>
- Morales N. C. R., A. R. Quero C. y C. H. Avendaño A. (2007) Caracterización de la diversidad nativa del zacate banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.], mediante su nivel de ploidía. *Técnica Pecuaria en México* 45:263-278.
- Nan X., Z. Huihui, Z. Haixiu, W. Yining, L. Jinbo, X. Li, ... and S. Guangyu (2018) The response of photosynthetic functions of F₁ cutting seedlings from *Physocarpus amurensis* Maxim (♀) × *Physocarpus opulifolius* "Diabolo" (♂) and the parental seedlings to salt stress. *Frontiers in Plant Science* 9:714, <https://doi.org/10.3389/FPLS.2018.00714>
- Onyango V., B. Masumbuko, J. Somda, A. Nianogo y J. Davies (2022) Gestión Sostenible de la Tierra en Pastizales y Praderas. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. Roma, Italia; Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. Gland, Suiza. 51 p, <https://doi.org/10.4060/cc0852es>
- Osorio Z. M. A., L. Rodríguez P., R. Sierra R. y W. Terán (2023) Curvas de respuesta fotosintética a la luz: elucidando la capacidad fotosintética de plantas de cacao (*Theobroma cacao* L.) aclimatadas a luz solar plena en Cundinamarca, Colombia. *Botanical Sciences* 101:435-448, <https://doi.org/10.17129/botsci.3118>
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing (Version 4.3.0) [Software]. R Core Team. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org> (May 2024).
- Ramírez P. L. O., V. M. Zamora V., M. Colín R. y H. de León C. (2021) Interacción genotipo ambiente en fracciones de forraje de trigos en tres muestreos. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 12:485-498, <https://doi.org/10.29312/remexca.v12i3.2621>
- Reinermann S., S. Asam and C. Kuenzer (2020) Remote sensing of grassland production and management—A review. *Remote Sensing* 12:1949, <https://doi.org/10.3390/rs12121949>
- Sawicki M., B. Courteaux, F. Rabenoelina, F. Baillieul, C. Clement, E. Ait Barka, ... and N. Vaillant-Gaveau (2017) Leaf vs. inflorescence: differences in photosynthetic activity of grapevine. *Photosynthetica* 55:58-68, <https://doi.org/10.1007/S11099-016-0230-x>
- Tsai M. Y., C. Kuan, Z. L. Guo, H. A. Yang, K. F. Chung and C. M. K. Ho (2022) Stomatal clustering in *Begonia* improves water use efficiency by modulating stomatal movement and leaf structure. *Plant-Environment Interactions* 3:141-154, <https://doi.org/10.1002/pe13.10086>
- Yuan C. and H. Yang (2019) Reserch on k-value selection method of k-means clustering algorithm. *J* 2:226-235, <https://doi.org/10.3390/j2020016>
- Zaragoza-Quintana E. P., M. Cotera-Correa, L. M. Scott-Morales, M. Pando-Moreno, A. E. Estarda-Castillón y H. González-Rodríguez (2022) Salud del ecosistema de pastizal y biomasa en áreas naturales protegidas para el perrito llanero mexicano (*Cynomys mexicanus*) en Nuevo León, México. *Acta Universitaria* 32:e3495, <https://doi.org/10.15174/AU.2022.3495>
- Zárate-Martínez W., M. A. Arellano-García, F. Ramírez-Godina, K. Moreno-León y D. C. González-Sandoval (2021) Evaluación de diferentes niveles de radiación sobre la densidad estomática de tomate (*Solanum lycopersicum* L.). *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios* 8: e3009, <https://doi.org/10.19136/ERA.A8N3.3009>