

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

SUBDIRECCIÓN DE POSTGRADO



DINÁMICA DE CARBOHIDRATOS EN ÁRBOLES DE MEZQUITE
(*Prosopis laevigata*) BAJO PASTOREO BOVINO

Tesis

Que presenta MARTHA GABRIELA ARMIJO NÁJERA

como requisito parcial para obtener el Grado de
DOCTOR EN CIENCIAS EN PRODUCCIÓN AGROPECUARIA

Torreón, Coahuila

Junio 2023

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

SUBDIRECCIÓN DE POSTGRADO



DINÁMICA DE CARBOHIDRATOS EN ÁRBOLES DE MEZQUITE
(*Prosopis laevigata*) BAJO PASTOREO BOVINO

Tesis

Que presenta MARTHA GABRIELA ARMIJO NÁJERA

como requisito parcial para obtener el Grado de
DOCTOR EN CIENCIAS EN PRODUCCIÓN AGROPECUARIA


Dra. Dalia Ivette Carrillo Moreno
Director


PhD. Luis Manuel Valenzuela Núñez
Director externo

Torreón, Coahuila

Junio 2023

DINÁMICA DE CARBOHIDRATOS EN ÁRBOLES DE MEZQUITE
(*Prosopis laevigata*) BAJO PASTOREO BOVINO

Tesis

Que presenta MARTHA GABRIELA ARMIJO NÁJERA como requisito parcial para
obtener el Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN PRODUCCIÓN AGROPECUARIA

1500

Dra. Dalia Ivette Carrillo Moreno
Asesor principal



PhD. Luis Manuel Valenzuela Núñez
Co-asesor



Dra. María Cristina García de la Peña
Asesor



Dra. Victoria Jared Borroel García
Asesor



Dr. Francisco Gerardo Véliz Deras
Asesor



Dra. Leticia Romana Gaytán Alemán
Asesor

1500

Dra. Dalia Ivette Carrillo Moreno
Jefa del Departamento de Postgrado



Dr. Antonio Flores Naveda
Subdirector de Postgrado

Torreón, Coahuila

Junio 2023

Agradecimientos

A mi Alma Mater, **Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro**, por haberme cobijado por tercera vez y darme la oportunidad de trascender en mi formación académica, por las experiencias vividas durante mi estancia en ella.

Al Programa de **Posgrado en Ciencias en Producción Agropecuaria** y quienes participan en éste, por confiar en mí y permitirme continuar con mi formación académica bajo sus preceptos.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (**CONACyT**), por el apoyo económico dispuesto para la realización de los estudios de Doctorado.

A mi Comité de Asesoría que me acompañó durante las actividades respecto de los estudios de Doctorado:

A la **Dra. Dalia Ivette Carillo Moreno**, por la disponibilidad de apoyo, por el acompañamiento durante mi formación y participación en las actividades durante el proceso, por tomarse el tiempo de leer mi trabajo y proporcionar sus valiosos comentarios.

Al **Dr. Luis Manuel Valenzuela Núñez**, gran mentor y mejor persona, por la disponibilidad de ser parte de mi comité como asesor externo, por las facilidades brindadas para realizar el trabajo de campo y abrirme las puertas de su casa y del laboratorio a su cargo para llevar a cabo los trabajos experimentales, y por su valiosa orientación y sugerencias durante el proceso de investigación y redacción. Su incansable apoyo y entusiasmo me impulsaron a seguir adelante, incluso en los momentos más difíciles. Sin su guía, este trabajo no habría sido posible.

A la **Dra. Cristina García de la Peña**, por la disponibilidad de apoyo, por el acompañamiento durante mi formación y participación en las actividades durante el proceso.

A la **Dra. Victoria Jared Borroel García**, por la confianza, apoyo y amistad brindada durante toda mi formación académica. Agradezco sus instrucciones y consejos a lo largo de todo el proceso de investigación y redacción de mi trabajo, pero sobre todo gracias por creer en mí. Aprendí mucho de usted durante toda mi formación académica, y estoy muy agradecida por su guía y apoyo.

Al **Dr. Francisco Gerardo Véliz Deras**, por la comprensión, confianza y el gran apoyo emocional y financiero brindado durante la etapa de mis estudios de Doctorado, por su amistad.

A la **Dra. Leticia Romana Gaytán Alemán**, por sus valiosos aportes a mi trabajo y formación académica.

De manera especial al **Dr. José Antonio Hernández Herrera**, compañero y amigo por sus aportaciones para la culminación de este trabajo. **Gracias Toño.**

Al **MC Jesús Guillermo Armijo Nájera** y a **Jorge Luis Carrillo Castro** por su disponibilidad para ayudarme de manera desinteresada durante todo el trabajo de campo. Por su apoyo moral, su amistad, compartir conmigo sus conocimientos y por hacer de ésta una experiencia divertida e inolvidable. A Jorge le agradezco también su apoyo con todas sus habilidades y herramientas en el laboratorio que facilitaron este trabajo.

A mis compañeros y amigos, **Filiberto Anzures, Aimir Hidalgo, Josué De la Cruz**, por compartirme su conocimiento y todos los momentos en qué me hicieron sentir feliz y acompañada, gracias por su amistad.

Dedicatoria

A mi madre, **Aurelia Nájera Cruz**. Nunca perdiste la fe en mí ni la esperanza de que solo fueran tiempos raros. Te amo.

A mis hermanos, **Alejandra, Jesús y Fernanda** por ser calor y abrigo, aconsejarme cuando busco un buen amigo, por perdonarme cuando no sé lo que digo y por estar siempre conmigo como el sol está en el trigo.

Carta de aceptación y envío de los Artículos



COLEGIO DE POSTGRADUADOS
INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS
CAMPECHE · CORDOBA · MONTECILLO · PUÉBLA · SAN LUIS POTOSÍ · TABASCO · VERACRUZ



AGRICULTURA
SECRETARÍA DE AGRICULTURA Y DESARROLLO RURAL

"2023, Año de Francisco Villa, el revolucionario del pueblo"

San Luis Huexotla, Texcoco, Estado de México a 11 de mayo del 2023

AGRO: 56-B/2023

Asunto: aceptación

Dra. Carrillo Moreno, Dalia I.;

Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Unidad Laguna, Posgrado Ciencias en Producción Agropecuaria, Periférico Raúl López Sánchez, Col. Valle Verde, C.P. 27054 Torreón, Coahuila

PRESENTE

Estimada Dra. Carrillo Moreno, Dalia I.;

Por este medio, confirmo que el artículo: **El pastoreo extensivo en el comportamiento de los azúcares solubles en árboles de Prosopis laevigata (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C.Johnst.**; de los autores: **Armijo-Nájera, Gabriela; Valenzuela-Núñez, Luis M.; García-De la Peña, Cristina; Veliz Deras, Francisco G.; Hernández-Herrera, José A.; Carrillo Moreno, Dalia I. 1*.**; fue sometido a arbitraje doble ciego, y es aceptado para su publicación en el **Año 16, Vol. 16, Núm. 6 del año 2023 en la Revista Agro Productividad**. La revista sigue desarrollando cambios de forma gradual, con el fin de aumentar la visibilidad nacional e internacional, y se viene ajustando a partir de septiembre 2018 a los estándares del CRMICYT-Conacyt. Está incorporada a los índices Conacyt, EBSCO, CENGAGE LEARNING, INC., Google Académico además de Zoological Records en Master Journal List de Clarivate Analytcs (antes ISI), PERIODICA-Biblat, CABI y CAB Abstracts, Latindex (Directorio y Catálogo), REDIB, SIBDI, MIAR, I2OR, DIMENSIONS, CORE, Scilit, CiteFactor, AgEconSEARCH, BASE, BAC, EBSCO host (Fuente Académica Plus), AURA, Electronic Journals Library (EZB), Refseek, OpenAire, ZEITSCHRIFT DATENBANK, Scite, Jisc y recientemente LENS.ORG.

Atentamente

DR. JORGE CADENA ÑÍGUEZ
Director *AGRO Productividad*
Editorial Colegio de Postgraduados

C.c.p. expediente

Km 36.5 Carretera Federal México-Texcoco, Montecillo, Texcoco, Estado de México C.P. 56264,
Tel. Vía Texcoco 595 95 2 02 00 - Tel. Vía Ciudad de México 55 58 04 59 00, Ext: 595) 9284427
Correo electrónico: agroproductividadesitor@gmail.com

Borradores (217) - heheja@... heheja@yahoo.com - Yahoo... Insectos conquistadores de... (1) Facebook... PNP Armijo-Nájera et al.#com... vinfo insecto - Buscar con...
https://era.ugat.mx/index.php/era/authorDashboard/submission/3751

Ecosistemas y Recursos Agropecuarios

3751 / Armijo-Nájera et al. / ¿EL PASTOREO AFECTA LA ACUMULACIÓN Y ASIMILACIÓN DEL ALMIDÓN EN Prosopis laevig. [Biblioteca de envío](#)

Flujo de trabajo **Publicación**

Envío **Revisión** Editorial Producción

Archivos de envío [Buscar](#)

23424	Articulo_ERA_Impacto del pastoreo en la fisiología del almidón en plantas de mezquite.docx	Abril 24, 2023	Texto del art?culo
23635	3751 SA.docx	May 11, 2023	Texto del art?culo

[Descargar todos los archivos](#)

Discusiones previas a la revisión [Añadir discusión](#)

Nombre	De	Última respuesta	Respuestas	Cerrado
Comentarios para el editor/a	luisvn70	2023-04-24 08:22	0	<input type="checkbox"/>

Escribe aquí para buscar

Índice General

Resumen	X
Abstract.....	xi
I. INTRODUCCIÓN	1
1.2. Objetivo general.....	3
1.2.1 Objetivos específicos	3
1.3. Hipótesis.....	3
II. REVISIÓN DE LITERATURA	4
2.1. Mezquite	4
2.1.1. Generalidades	4
2.1.2 Distribución en México	5
2.1.3. Descripción del género <i>Prosopis</i>	6
2.1.4. Taxonomía	6
2.1.5. Descripción botánica	7
2.2. Reservas vegetativas	8
2.2.1. Reservas nitrogenadas	8
2.2.2. Azúcares totales solubles.....	9
2.2.3. Carbohidratos.....	10
2.2.4. Almidón	10
2.2.5. Importancia de las reservas vegetativas	11
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
3.1 Área de estudio	12
3.2 Muestreo de árboles.....	12
3.3 Determinación de la concentración de almidón.....	15
3.4 Determinación de azúcares solubles.....	15
3.5 Análisis estadístico.....	16
IV. CONCLUSIONES GENERALES	34
V. REFERENCIAS	35

Resumen

Dinámica de carbohidratos en árboles de mezquite (*Prosopis laevigata*) bajo pastoreo bovino

Martha Gabriela Armijo Nájera
Doctor en Ciencias en Producción Agropecuaria

Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro

Dra. Dalia Ivette Carrillo Moreno
Director de tesis

Las plantas de mezquite han sido utilizadas como alimento desde tiempos ancestrales y tiene un gran potencial para la industria alimentaria. Los carbohidratos son importantes reservas que permiten la supervivencia y la resiliencia de los árboles, su disminución puede afectar la germinación y supervivencia a largo plazo. Este estudio evaluó la variación temporal de los niveles de carbohidratos en árboles de mezquite sometidos a pastoreo bovino en el ejido Emiliano Zapata, Cuencamé, Durango. Se eligieron dos rodales con características distintivas: El Saladillo, donde se permitía el pastoreo libre de ganado, y Los Peñoles, donde no había ganado en pastoreo. Se realizó un muestreo completamente al azar en periodos mensuales para evaluar la concentración de almidón y de azúcares solubles. El análisis estadístico mostró que el pastoreo bovino afecta negativamente los niveles de carbohidratos en árboles de mezquite, lo que sugiere un mayor uso de las reservas de energía almacenadas en el árbol para la recuperación de hojas y ramas dañadas por la actividad del ganado. Esta reducción en los niveles de carbohidratos puede tener efectos negativos en el crecimiento y la supervivencia del árbol. Finalmente, este estudio destaca la importancia de gestionar adecuadamente el pastoreo en áreas donde se encuentran árboles de mezquite para asegurar su supervivencia y resiliencia a largo plazo.

Palabras clave: Azúcares, Carbohidratos no estructurales, *Prosopis*, Pastoreo, Conservación.

Abstract

Dinámica de carbohidratos en árboles de mezquite (*Prosopis laevigata*) bajo pastoreo bovino

Martha Gabriela Armijo Nájera
Doctor of Science in Agricultural Production

Autonomous Agrarian University Antonio Narro

Dra. Dalia Ivette Carrillo Moreno
Thesis's director

Mesquite plants have been used as food since ancient times and have great potential for the food industry. Carbohydrates are important reserves that allow the survival and resilience of trees, and their decrease can affect their long-term germination and survival. This study evaluated the temporal variation of carbohydrate levels in mesquite trees subjected to cattle grazing in the Ejido Emiliano Zapata, Cuencamé, Durango. Two stands with distinctive characteristics were chosen: El Saladillo, where free grazing was allowed, and Los Peñoles, where there was no grazing. A completely random sampling was carried out monthly to evaluate the concentration of starch and soluble sugars. The statistical analysis showed that cattle grazing negatively affects carbohydrate levels in mesquite trees, suggesting a greater use of the energy reserves stored in the tree for the recovery of leaves and branches damaged by cattle activity. This reduction in carbohydrate levels can have negative effects on tree growth and survival. Finally, this study highlights the importance of properly managing grazing in areas where mesquite trees are found to ensure their long-term survival and resilience.

Keyword: Sugars, Non-structural carbohydrates, *Prosopis*, Grazing, Conservation.

I. INTRODUCCIÓN

Las plantas del género *Prosopis* son recursos usados como alimento para los humanos desde tiempos ancestrales y actualmente tienen un alto potencial para utilizarse en la industria alimentaria como jarabes, concentrados y pulpa de los frutos de esta especie (Bravo, *et al.*, 1998). El uso de los frutos o vainas tiene actividad antioxidante en las harinas y semillas que contiene, las harinas contienen altos contenidos de sacarosa, fibra dietética y potasio, lo que indica que pueden usarse como producto sin gluten para la alimentación y la industria (Sciammaro *et al.*, 2016).

Los carbohidratos en los árboles tienen una función de reserva y se acumulan en las hojas, ramas y la corteza, estas reservas permiten la supervivencia de los árboles al iniciar el crecimiento de brotes, hojas y frutos. Las raíces presentan menores concentraciones de carbohidratos, pero tienen una influencia en la distribución de los azúcares y generalmente no se agotan en esta estructura aún y cuando la planta los demande para las actividades metabólicas como la fructificación (Bustan *et al.*, 2011).

Estos azúcares son de vital importancia ya que permiten la permanencia o resiliencia de los árboles, se ha investigado que una disminución de las concentraciones de carbohidratos en las estructuras de las plantas leñosas están en función de la presencia de fenómenos como la sequía, los incendios o el consumo de los herbívoros, si estas reservas se ven afectadas, existe el riesgo de afectar tanto la habilidad de las plantas para germinar y crecer, como la supervivencia a largo plazo de los ejemplares (Piper & Paula, 2020).

Las reservas conocidas como carbohidratos no estructurales son fundamentales para la fisiología y el metabolismo de las plantas, donde la cantidad de estas reservas varía según la temporada del año y en función de los tejidos como tallos, raíz u hoja del árbol. Se pueden movilizar de las hojas hacia las estructuras del tallo donde se pueden ir acumulando y pueden apoyar para reactivar el metabolismo o enfrentar situaciones ambientales adversas (Fermaniuk *et al.*, 2021).

Las plantas y árboles tienen respuestas, elementos de defensa y tolerancia a la presencia de ganado, donde las concentraciones de carbohidratos como azúcares y almidones tienen cambios de acuerdo con la intensidad de pastoreo, pero este factor no se considera que afecta significativamente las reservas de carbohidratos en las plantas herbáceas (Benot *et al.*, 2019).

Recientemente el mezquite tiene muchos usos y aplicaciones en la industria alimenticia, como forraje y en distintas funciones potenciales en la industria (Marichelvam *et al.*, 2022). Ante ello es necesario conocer las reservas energéticas que tiene los ejemplares de *P. laevigata*, donde existen diversos estudios de reservas vegetativas, principalmente en árboles frutales. En el caso del mezquite no existen estudio de las reservas energéticas y su posible afectación por las actividades humanas y animales, que pueda vislumbrar las mejores técnicas de manejo de las poblaciones naturales.

1.2. Objetivo general

Evaluar la variación temporal de los niveles de carbohidratos en árboles de mezquite sometidos a pastoreo bovino.

1.2.1 Objetivos específicos

Comparar la concentración de almidón (mg almidón/g MS) en las raíces y los troncos de árboles de mezquite en áreas con y sin presencia de ganado.

Determinar la concentración de carbohidratos totales (mg azúcares totales solubles/g MS) en las raíces y los troncos de árboles de mezquite en áreas con y sin presencia de ganado.

1.3. Hipótesis

La presencia de ganado en áreas donde crecen árboles de *Prosopis laevigata* no afecta significativamente la concentración de almidón y azúcares totales solubles en las raíces y los troncos de estos árboles.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Mezquite

2.1.1. Generalidades

En México, se estima que existen cuatro millones de hectáreas de tierra que albergan 44 especies de mezquite. Estas especies se encuentran en regiones áridas y semiáridas, siendo las más comunes el *Prosopis leavigata* y *Prosopis glandulosa* (Rzedowski, 1988; Andrade-Montemayor *et al.*, 2011; Chaturvedi y Sahoo, 2013). Los ejemplares de este género son de gran utilidad para los habitantes de estas regiones, lo que los convierte en uno de los recursos de mayor valor social, ambiental y económico (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2007).

El mezquite es importante desde el punto de vista ecológico ya que actúa como fijador de nitrógeno, que enriquece el suelo y promueve el crecimiento de matorrales cercanos a ella, previniendo así la erosión del suelo, su sistema radicular ayuda a retener la humedad en el suelo (Villegas-Espinoza, 2014). Tiene un impacto positivo en el ecosistema debido a los servicios ambientales que proporciona, actúa como una cerca viva en su propio hábitat y proporciona sombra, refugio y alimento para la fauna silvestre y doméstica (Rodríguez *et al.*, 2014).

En las zonas rurales, el mezquite es utilizado debido a que proporciona madera para la construcción de cercas, la producción de objetos decorativos, utensilios domésticos, además se utiliza como leña y carbón, lo que resulta en un combustible asequible para la comunidad local (Villegas-Espinoza, 2014).

El ganado doméstico, en particular el bovino y caprino, se alimenta de las vainas y hojas del mezquite por su alto valor proteico. Además, las flores del mezquite son una fuente importante de polen y néctar utilizados para producir una miel de excelente calidad, finalmente la resina que exuda en los tallos se aprovecha en la industria (Ríos-Saucedo *et al.*, 2012). También es reconocido

como planta medicinal (Camargo-Ricalde *et al.*, 2001), entre las especies que destacan son: *P. glandulosa*, *P. glandulosa* var. *torreyana*, *P. juliflora*, *P. cineria* y *P. laevigata* (Galán *et al.*, 2008; Valenzuela-Nuñez *et al.*, 2011; García *et al.*, 2014).

2.1.2 Distribución en México

A nivel mundial, el género *Prosopis* tiene 44 especies, de las cuales en el continente americano se encuentran el 95.45 % de las especies, divididas en dos grandes centros: el norteamericano que abarca Estados Unidos y México, y el Sudamericano que incluye Argentina, Chile y Paraguay (Rzedowski, 1988). El primero de acuerdo con Rzedowski (1988), tiene nueve especies y una variedad con dos subespecies dominando *Prosopis laevigata* (Humboldt et Barpland ex Willd) y *Prosopis glandulosa* (Benson) (Andrade-Montemayor *et al.*, 2011). Se puede observar en la Figura 1 que la distribución de *P. laevigata* en México abarca desde el norte hasta el sur del país.

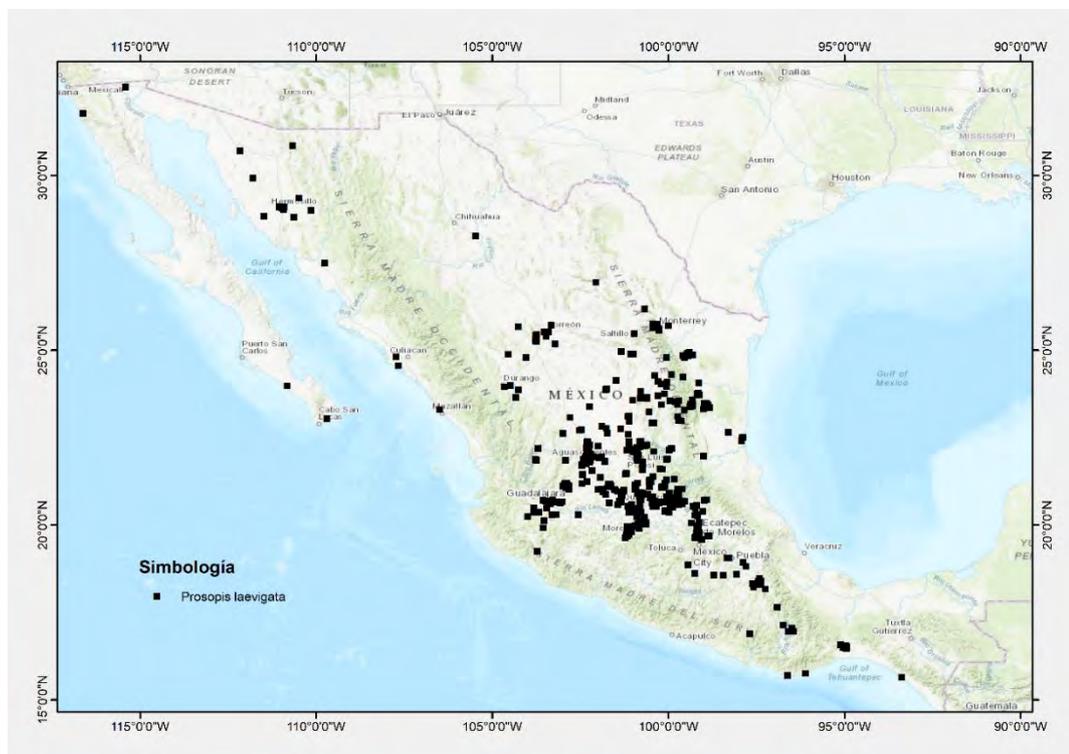


Figura 1. Distribución de *Prosopis laevigata* en México. (Fuente: Elaboración propia).

2.1.3. Descripción del género *Prosopis*

La mayoría de las especies de mezquite tienen su origen en América, donde existe una gran variedad genética para diversas especies del género *Prosopis* (Trenchard *et al.*, 2008). Existen trabajos completos sobre el género *Prosopis* (Burkart, 1976) y a pesar de ello, la taxonomía de esta especie es compleja y en varios aspectos está inconclusa y sujeta a revisión (Pasiiecznik *et al.*, 2001; Burghardt y Espert, 2007). En la diferenciación de especies, poblaciones e individuos de mezquite es posible utilizar marcadores morfológicos, bioquímicos y moleculares (Juárez *et al.*, 2006; Burghardt y Espert, 2007; Foroughbakhch *et al.*, 2010; Valenzuela *et al.*, 2011). Los atributos morfológicos muestran mayor facilidad de utilización en un alto número de sitios de evaluación debido a que su implementación requiere de equipo sencillo e insumos y capacitación de bajo costo. A pesar de lo anterior, la caracterización basada únicamente en atributos morfológicos puede ocasionar errores debido a la fuerte variación de la respuesta del género *Prosopis* a los ambientes ecológicos donde crece y se desarrolla (Ibrahim, 1992).

Las especies más comunes en el norte son *Prosopis laevigata* y *P. glandulosa* (Valenzuela *et al.*, 2011). Algunos reportes establecen que estas especies pueden diferenciarse fácilmente con base en la longitud del folíolo, el cual es más largo en *P. glandulosa* que *P. laevigata* (Johnston, 1962). Debido a la complejidad en la diferenciación de especies de mezquite y a la falta de actualización, se menciona muy a menudo la existencia de poblaciones de *P. juliflora*, la cual fue reclasificada como *P. laevigata* (López-Franco *et al.*, 2006). Además, es posible que se omita la existencia de algunas especies debido al desconocimiento de los caracteres propios de cada una de ellas.

2.1.4. Taxonomía

Reino Plantae

División Magnoliophyta

Clase Magnoliopsida

Orden Fabales

Familia Fabaceae

Género *Prosopis* L

Especies: *laevigata*.

(Folliott y Thames, 1983)

2.1.5. Descripción botánica

Sinónimo: *Prosopis dulcis* Kunth. Familia: Mimosaceae (Leguminosae: Mimosoideae). Variedades: En México existe *P. laevigata* var. *torreyana*= *P. glandulosa* var. *torreyana* (Flores y Yeaton, 2000; López-Franco *et al.*, 2006) y en Sudamérica se pueden observar poblaciones de *P. laevigata* var. *andicola* (Lieberman y Pedrotti, 2006).

Tallo y raíz: Es de tipo arbustiva pero también puede crecer como un árbol hasta 14 metros de altura. Sus ramas jóvenes son lisas al tacto y tienen espinas laterales en las axilas (Cedillo y Mayoral, 1997). Su raíz se extiende profundamente en el suelo, mientras que el tallo se ramifica cerca del suelo. La madera es resistente y robusta, con una densidad alta y una tonalidad oscura, lo que le confiere una gran durabilidad

Hojas: Bipinnadas, es posible encontrar de una a dos pares de pinnas por hoja. La estructura foliar tiene una longitud de 2.5 a 12 cm y puede contener entre 20 y 40 pares de folíolos, estos son glabros, oblongos y miden de 5 a 10 mm de largo. Los racimos, que tienen un tamaño de 4 a 10 cm, contienen flores pequeñas y blancas con pétalos de 3 a 4 mm de largo y un agradable aroma y néctar para los polinizadores.

Vaina y semilla: Las vainas de la planta son lineales, aplanadas, glabras y rectas, miden de 9 a 17 cm de largo, 0.7 a 1.4 cm de ancho y 6 a 8 mm de espesor, y contienen entre 14 y 18 semillas por fruto dispuestas longitudinalmente. Los segmentos son rectangulares y tienen bordes redondeados. El color de las vainas es amarillo puro y su forma permite

contener y proteger las semillas (Ríos *et al.*, 2010). En Durango, se ha reportado daños ocasionados por gorgojos de la especie *Algarobius prosopis* (Merlín *et al.*, 2009).

2.2. Reservas vegetativas

Las plantas necesitan nutrientes y energía para funciones esenciales como crecer, respirar, reproducirse y defenderse. Una gran parte de estos recursos es obtenida del suelo y la atmósfera. Sin embargo, muy a menudo estas fuentes no se encuentran a demanda de planta porque los recursos se han reducido por la competencia (Malik y Timmer, 1996) o factores abióticos limitan su disponibilidad en el medio ambiente, como el suelo, extremas temperaturas o sequía (Millard y Grelet, 2010).

Las plantas almacenan compuestos que complementan recursos externos para mantener sus funciones. Además, las funciones principales de la planta frecuentemente ocurren simultáneamente (por ejemplo, crecimiento y reproducción o concomitantemente crecimiento de los órganos de las plantas), imponiendo una fuerte demanda de recursos que las plantas usualmente no pueden cumplir con la absorción actual de nutrientes externos (Villar-Salvador *et al.*, 2015). En estos casos, las plantas dependen de los compuestos almacenados, que se movilizan para complementar los recursos externos y cumplir demanda de planta.

Las reservas vegetativas se refieren a los carbohidratos que los árboles utilizan y pueden movilizar para proporcionar los nutrientes necesarios para la biosíntesis, lo que a su vez promueve el crecimiento y desarrollo de la planta (Chapin *et al.*, 1990).

2.2.1. Reservas nitrogenadas

Las reservas de nitrógeno se encuentran acumuladas para ser utilizadas en diversos procesos, principalmente de crecimiento. Por ejemplo, varias leguminosas acumulan grandes cantidades de nitrógeno (N) en las raíces durante el otoño que se utilizan posteriormente para el crecimiento de brotes

en primavera y volver a crecer después de la defoliación verano. Sin embargo, son utilizadas también en procesos de defensa de los árboles (Millard y Grelet, 2010; Dierking *et al.*, 2017).

Las proteínas son una parte integral de todas las plantas, jugando un rol estructural y están presentes también en funciones metabólicas en una gran variedad de tipos celulares. Algunas de las proteínas metabólicas están presentes en cantidades apreciables en toda la planta, además de estas, hay proteínas especializadas que llevan a cabo funciones que no están involucradas en el mantenimiento de la actividad metabólica o integridad estructural (Staswick, 1994; Bewley, 2002). Estas proteínas no se almacenan en todo el árbol, han sido observadas principalmente en el tronco y la raíz de los árboles (Bazot *et al.*, 2013).

2.2.2. Azúcares totales solubles

Los azúcares totales solubles son carbohidratos no estructurales dentro de los cuales están el almidón y lípidos. Estos carbohidratos son producto de la fotosíntesis y se distribuyen preferentemente a tejidos no fotosintéticos como los tallos y raíces donde desarrollan funciones de almacenamiento, además de tener una función hidráulica cuando hay déficit de agua que le permite a la planta sobrellevar esta etapa sin morir (O'Brien *et al.*, 2020).

En el follaje se considera que hay un antagonismo entre los azúcares solubles, debido a que un aumento de estos carbohidratos genera una disminución del almidón. La acumulación de los azúcares es mayor en los árboles sometidos a una sequía moderada, pero en caso de sequía severa y prolongada se genera una pérdida de los carbohidratos y un agotamiento de las reservas de azúcares (He *et al.*, 2020).

En los árboles la concentración y almacenamiento de los azúcares totales solubles disminuye fuertemente por las heladas, hecho relacionado con la época de defoliación y bajas temperaturas. Al inicio de la primavera se movilizan las reservas de carbono para que los ejemplares puedan sobrevivir a los daños generados durante el invierno, lo que implica que las reservas de

azúcares totales solubles son vitales para la resiliencia de los árboles (D'Andrea *et al.*, 2019).

2.2.3. Carbohidratos

Los carbohidratos son cruciales para impulsar funciones clave en los árboles como la reproducción, defensa, mantenimiento, almacenamiento y crecimiento, además de ser la fuente principal de energía almacenada en ellos. El almidón, es el carbohidrato de reserva más común en las plantas, es un indicador fiable del estado fisiológico y potencial productivo de los árboles debido a su alta presencia en los tejidos vegetales (Gamboa-Porras y Marín-Méndez, 2012; Martínez-Trinidad *et al.*, 2013; Villar-Salvador *et al.*, 2015).

2.2.4. Almidón

El almidón es un compuesto químico obtenido por un proceso de polimerización, generalmente son polisacáridos o glucosa que son insolubles en agua, donde dos componentes son los más importantes, el primero es la Amilopectina seguida de Amilosa, además de otros componentes en menor cantidad como lípidos, minerales y proteínas en pequeñas proporciones (Tetlow & Bertoft, 2020).

La fotosíntesis es un proceso que tiene lugar en las hojas y es indispensable para los procesos metabólicos de los árboles (De Roo *et al.*, 2020). Los seres vivos que realizan fotosíntesis asimilan el bióxido de carbono que les permite realizar sus actividades de crecimiento, en los árboles el almidón es la principal reserva de carbono, además en especies con ciclo estacional las reservas de carbono son indispensables para el crecimiento y aún más durante la latencia (Wang *et al.*, 2022).

Se ha descrito que la actividad fotosintética en los tallos es una fuente de carbono importante para que los ejemplares vegetales puedan enfrentar factores como la sequía, donde se ha reportado que el almidón es uno de los

carbohidratos no estructurales que se almacene en los tejidos vasculares de tallos y ramas (De Roo *et al.*, 2020).

2.2.5. Importancia de las reservas vegetativas

En las poblaciones de árboles en la naturaleza las reservas vegetativas son fuente de energía que permite a los ejemplares sobrevivir a las condiciones ambientales adversas, enfrentar las heladas y además movilizar los carbohidratos a los nuevos crecimientos en los brotes y hojas para los crecimientos de primavera (Fermaniuk *et al.*, 2021).

Cada especie tiene órganos de almacenamiento especializados, como son las ramas en los ejemplares de ecosistemas boreales o templados (Fermaniuk *et al.*, 2021). Estas reservas son esenciales para la dormancia o latencia de las plantas, donde los carbohidratos no estructurales se transportan a través del floema y cumplen tres funciones principales: 1) almacenamiento, 2) transporte y suministro de energía, y 3) regulación y señalización osmótica. Estas funciones varían según la estación del año (Faldón *et al.*, 2020).

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Área de estudio

El estudio se realizó en dos rodales naturales de *Prosopis* spp., ubicados en el ejido Emiliano Zapata, Cuencamé, Durango. Localizado geográficamente en los 24°25'53.09" LN y 103°50'41.28" LW a una altitud de 2,020 m dentro de la provincia fisiográfica Mesa del Centro constituida por llanuras formadas por depósitos aluviales interrumpidas por conjuntos montañosos y elevaciones aisladas, la mayoría de naturaleza volcánica. Los suelos predominantes son redzina y castañozem. Se encuentra en la 36 RH en la Subcuenca del Río del Peñón donde se encuentra el arroyo permanente El Saladillo. El clima en esta región es semiseco templado BS1kw(w) con inviernos frescos y lluvias en verano, donde la lluvia invernal es menor al 5 %, con temperatura media anual de 16.5 °C y precipitación anual acumulada de 526.6 mm. La vegetación predominante es pastizal natural y pastizal inducido con presencia en su mayoría de especies de la familia Fabaceae (INEGI, 2021).

Se eligieron dos rodales con características distintivas: El Saladillo, donde se permitía el pastoreo libre de ganado y Los Peñoles, donde no había ganado en pastoreo.

3.2 Muestreo de árboles

El muestreo que se realizó fue completamente al azar, en periodos mensuales durante un ciclo vegetativo anual. Se utilizó el proceso descrito por Valenzuela *et al.* (2010) para el muestreo, la cual establece los valores máximos y mínimos de concentración de reservas vegetativas en árboles caducifolios.

Se muestrearon 4 árboles adultos, seleccionados al azar y marcados (Figura 2) en dos diferentes rodales.



Figura 2. Ejemplo de árbol seleccionado y marcado.

Los árboles fueron seleccionados de manera intercalada y aleatoria en la zona central de cada rodal para evitar el efecto de borde (Figura 3).

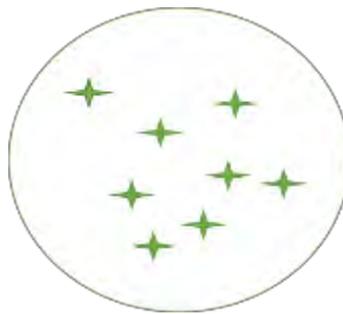


Figura 3. Muestreo sistematizado de árboles de mezquite completamente al azar.

Las muestras de los distintos órganos de los árboles se obtuvieron rápidamente, utilizando un hacha para extraer virutas del tronco (Figura 4) y un pico para las raíces (Figura 5). Las muestras fueron envueltas en papel canela, etiquetadas y colocadas en una hielera con geles refrigerantes para mantener una temperatura de 5-10 °C y evitar que la temperatura ambiente afecte la reacción enzimática de los tejidos vegetales.



Figura 4.- Toma de muestra del tronco.



Figura 5.- Toma de muestra de la raíz.

Las muestras recolectadas fueron llevadas al Laboratorio de Biología y Ecología Forestal de la Universidad Juárez del Estado de Durango para su procesamiento y análisis. Se limpiaron y etiquetaron antes de ser colocadas en bolsas de aluminio perforadas y en una hielera para su congelación con nitrógeno líquido, lo que permitió detener los procesos bioquímicos en las muestras. Las muestras fueron ultracongeladas a $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$ durante una semana y luego liofilizadas durante 7 días a $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ para deshidratarlas y detener la actividad enzimática. Una vez liofilizadas, las muestras fueron trituradas en un molino especial y se obtuvo un polvo fino que se pesó en microtubos para su análisis bioquímico en una balanza analítica

3.3 Determinación de la concentración de almidón

Se utilizó la técnica de Ebell (1969) y Haising y Dickson (1982) para determinar la concentración de almidón en muestras de 10 mg de materia seca de raíz y tronco. Se agregó 1 ml de agua destilada a los microtubos y se distribuyeron mediante un vortex durante 1 minuto. Luego, las muestras se hirvieron a $100\text{ }^{\circ}\text{C}$ durante 10 minutos en una plancha eléctrica para gelatinizar el almidón.

Las muestras de extractos de almidón fueron centrifugadas y se agregó alcohol etílico absoluto y se centrifugaron nuevamente para precipitar el almidón en el microtubo. Después se añadió agua destilada y solución de yodo a los microtubos y se colocaron en un espectrofotómetro a 595 nm para leer la absorbancia. Se utilizó 1 ml de agua destilada y 50 μl de yodo como testigo.

3.4 Determinación de azúcares solubles

Se utilizó la metodología de Van Handel (1968) para determinar la concentración de azúcares solubles. Se pesaron 10 mg de la biomasa liofilizada en un tubo Eppendorf de 2 mL (MCT-200-C Clear Axygen Scientific® Schwerte, Alemania) en una balanza analítica (PW 250 Adam® Oxford, Estados Unidos). Se agregó un balín de acero inoxidable y 500 μL de una solución de extracción (metanol/agua 70/30). Posteriormente, se agitó durante 5 minutos en un agitador (Vortex Mixer® Scilogex® Rocky Hill, Estados Unidos). Las muestras se centrifugaron (Spectrafuge 16M® Labnet

International, Edison, Estados Unidos) a 10,000 rpm a una temperatura de 4 °C durante 15 minutos. La extracción se transfirió a un tubo Eppendorf limpio de 2 mL (MCT-200-C Clear Axygen Scientific® Schwerte, Alemania). La extracción se realizó por triplicado.

Los tres extractos crudos fueron combinados en un único microtubo y se tomaron 100 µL de esta mezcla y se mezclaron con 1 mL de una solución compuesta por 70 mL de H₂SO₄, 30 mL de H₂O y 200 mg de antrona. Luego, se hirvieron durante 10 minutos y se enfriaron a temperatura ambiente. Después de enfriar, se midió la absorbancia a 625 nm. Todos los análisis se realizaron en triplicado.

3.5 Análisis estadístico

Se realizó una prueba de ANOVA factorial, diseñado para el muestreo sistematizado, utilizando el programa estadístico SSPS 15.0, con una significancia de $p \leq 0.05$

Artículos

The impact of extensive grazing in the behavior of soluble sugars in *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst. trees

Armijo-Nájera, Gabriela¹; Valenzuela-Núñez, Luis M.²; García-De la Peña, Cristina²; Veliz Deras, Francisco G.¹; Hernández-Herrera, José A.¹; Carrillo Moreno, Dalia I.^{1*}

¹ Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Unidad Laguna, Posgrado Ciencias en Producción Agropecuaria, Periférico Raúl López Sánchez, Col. Valle Verde, C.P. 27054 Torreón, Coahuila.

² Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez del Estado de Durango, Av. Universidad S/N., Fracc. Filadelfia, C.P. 35010, Gómez Palacio, Durango.

* Correspondence: dalia.ivettecm@gmail.com

ABSTRACT

Objective: To evaluate the impact of extensive grazing in the accumulation of soluble sugars in *Prosopis laevigata* trees, whose leaves and fruits are directly consumed by cattle.

Design/Methodology/Approach: The ejido Emiliano Zapata in Durango was the study area. Stem and root samples were collected from a stand of extensive grazing and a stand without cattle. The sampling was carried out in three growth stages: March (flowering), June (fruiting), and October (leaf fall). The samples were frozen in liquid nitrogen and were lyophilized. Afterwards, they were ground and 10 mg of dry matter were weighted in microtubes. The total soluble sugars (TSS) concentration was determined following the Van Handel methodology, using a spectrophotometer at 625 nm. The statistical analysis was carried out using an ANOVA and the Tukey's test.

Results: In March, the grazing area had lower TSS concentrations during regrowth than the area without grazing, both at root and stem levels.

Study Limitations/Implications: The intensity of grazing and the pasture rotation should be regulated to favor carbohydrate accumulation in trees, which is required for the formation of the meristematic tissues.

Finding/Conclusions: Extensive grazing has an impact on the synthesis and accumulation of TSS in mesquite trees. Therefore, the consumption of branches, leaves, and fruits decreases TSS concentrations in the stem and the root.

Keywords: vegetative storage, carbohydrates, mesquite tree, herbivory.

Citation: Armijo-Nájera, G., Valenzuela-Núñez, L. M., García-De la Peña, C., Veliz Deras, F. G., Hernández-Herrera, J. A., Carrillo Moreno, D. I. (2023). *Agro Productividad*. <https://doi.org/10.32854/agrop.v15i4.2512>

Academic Editors: Jorge Cadena Iniguez and Lucero del Mar Ruiz Posadas

Received: September 29, 2022.

Accepted: February 13, 2023.

Published on-line: July 03, 2023.

Agro Productividad, 16(6), June, 2023, pp. 19-23.

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-Non-Commercial 4.0 International License.



INTRODUCTION

The survival of trees is linked to the ordered and periodical accumulation of photosynthetic products and their related compounds (e.g., carbohydrates, fats, and nitrogen compounds). These elements are accumulated during favorable periods and are mainly stored in winter. Subsequently, they are transported inside the plant to generate growth and reproduction



during the flowering and fruition stages (Kramer and Kozłowski, 1979; Magel *et al.*, 1997). Carbohydrates are essential for the survival of vegetables. They regulate the physiology of trees in the face of droughts, grazing, or other environmental stress factors (Liu *et al.*, 2019; Pinkard 2018; Tixier *et al.*, 2019; Furze *et al.*, 2019). Therefore, TSS are non-structural carbohydrates, whose function is to provide the carbon and the energy that trees require to maintain their metabolism during winter. They are also needed after the defoliation of the dormant season, because in early spring they form meristematic tissues, which in their turn form new tissues. Consequently, they are responsible for vegetative growth (Hennion *et al.*, 2019; Valenzuela-Núñez *et al.*, 2019). The objective of this study was to evaluate the impact of intensive grazing in the accumulation of total soluble sugars in *P. laevigata* trees, whose leaves and stems have been directly consumed by cattle.

MATERIALS AND METHODS

The study was carried out in the ejido Emiliano Zapata, Cuencamé, Durango, located at 24° 25' 53.09" N and 103° 50' 41.28" W, at 2,020 m.a.s.l. Stem and root samples were obtained from four trees per pasture. The places chosen for the sampling were El Saladillo (extensive grazing) and Los Peñoles (without grazing). The sampling was carried out in three growth stages of *P. laevigata* trees (March=flowering; June=fruition; and October=leaf fall). The samples were frozen with liquid nitrogen and were lyophilized (Labconco Freezone Triad Freeze Dry Systems®). Afterwards, they were ground (Pulverisette 15 Fritsch®) and 10 mg of dry matter were weighted in microtubes. The total soluble sugars (TSS) concentration was determined following the Van Handel methodology (1968), using a spectrophotometer at 625 nm (Thermo scientific® Genesys 20) and taking sucrose as standard. The statistical analysis consisted of a mean comparison test (Tukey's test with a significance level of $P \leq 0.05$), using the SSPS® Statistics 20.0 package (IBM®, 2018).

RESULTS AND DISCUSSION

The TSS concentration in the root of *P. laevigata* showed that the area subjected to grazing had differences in TSS concentrations during March and June ($F=11.741$; $g.l.=11$; $p \leq 0.001$), while, in the area without grazing, the TSS concentrations were different during the three months under study: March had the highest TSS concentration ($F=179.86$; $g.l.=11$; $p \leq 0.001$). This difference in the behavior of the accumulation of TSS—both in the phenological stage (Figure 1) and between areas (Table 1)—can be the result of direct grazing, because the shoots of the tree have less time to produce new photosynthetic structures (*e.g.*, branches and leaves). This situation causes a decrease in the synthesis and accumulation of TSS that guarantees regrowth at the beginning of next year's sprouting (Piper and Fajardo 2014; Klein *et al.*, 2016). Additionally, they supply the demand of TSS for the development of new tissues during March, at the moment of regrowth and flowering (Hoch 2015). The grazing area had lower TSS concentrations (both in root and stem) than the area without grazing, at the moment of regrowth (March). These results match the findings of Kossola *et al.* (2001) and Endrulat *et al.* (2016), who reported that browsing and herbivory decrease the carbohydrates concentration in trees without chlorophyll functions.

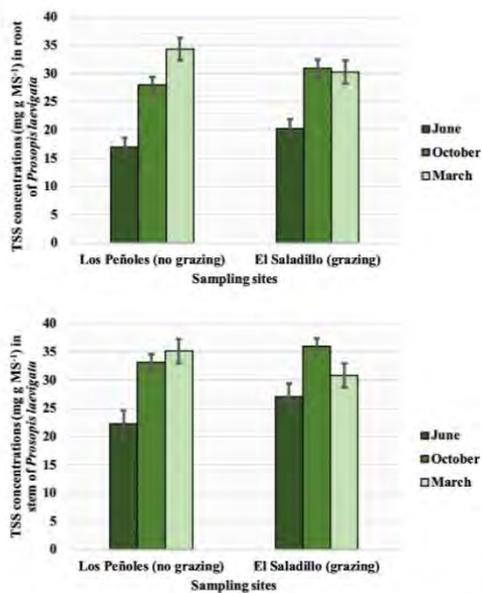


Figure 1. Total soluble sugars (TSS) concentrations in root (first image) and stem (second image) of *P. laevigata* from two areas of Durango, Mexico. One of the areas was used for extensive grazing (El Saladillo), while the other (Los Peñoles) was not used for grazing during the three months of the study. a,b,c: different letters indicate significant monthly differences between organs in each area (Tukey $p \leq 0.05$).

Table 1. Total soluble sugars (TSS) concentration in the root and stem of *P. laevigata* trees, in two areas of Durango, Mexico. One of the areas was used for extensive grazing (El Saladillo), while the other (Los Peñoles) was not used for grazing during the three months of the study.

Phenological stage	Los Peñoles (no grazing)	El Saladillo (grazing)
Root		
March (flowering)	34.28 ± 3.40 ^{a,A}	30.28 ± 3.34 ^{b,B}
June (fructification)	16.98 ± 4.93 ^{a,A}	20.25 ± 4.62 ^{b,B}
October (leaf fall)	27.95 ± 7.15 ^{a,A}	30.95 ± 5.39 ^{a,B}
Stem		
March (flowering)	35.11 ± 2.78 ^{a,A}	30.80 ± 3.81 ^{b,B}
June (fructification)	22.27 ± 6.19 ^{a,A}	27.04 ± 6.73 ^{b,B}
October (leaf fall)	33.11 ± 4.22 ^{a,A}	35.97 ± 2.40 ^{a,B}

a, b: Different low-case letters indicate significant monthly differences between organs.

A, B Different capital letters indicate significant monthly differences between areas ($p \leq 0.05$).

However, in June (the maximum vegetative growth season), the grazing area had higher TSS concentrations, both in root and stem, than the area without grazing. This behavior is the response of trees whose branches, leaves, and fruits are consumed and matches the results of Palacio *et al.* (2012), Piper *et al.* (2015), and Puri *et al.* (2015). Additionally, Piper *et al.* (2015), Puri *et al.* (2015), and Schmid *et al.* (2017) pointed out that, during the maximum vegetative growth season, trees subjected to herbivory tend to store carbohydrate in the reserve organs as a priority. This behavior was also observed in this study for *P. laevigata*, during the maximum vegetative growth season (June).

Analyzing which sugars are transported from the stem and the root is important. Additionally, in the case of the fruits and seeds of mesquite, sucrose is the sugar that is transported inside young plants and functions as a reserve for the growing of seedlings (Gallão *et al.*, 2017).

CONCLUSIONS

Extensive grazing has an impact on the synthesis and accumulation of TSS in mesquite trees. Therefore, the consumption of branches, leaves, and fruits decreases TSS concentrations both in the stem and the root. Consequently, regulating the intensity of grazing and pasture rotation is fundamental to favor the accumulation of carbohydrates required for the formation of meristematic tissues.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank the CONACyT, for the support provided to Mrs. Gabriela Armijo Nájera (MSc) for her ScD studies. They would also like to thank the authorities of the ejido Emiliano Zapata, Durango, Mexico and Julia Núñez Contreras, who facilitated the field sampling.

REFERENCES

- Endrulat T, Buchmann N, Brunner IB. 2016. Carbon allocation into different fine-root classes of young *Abies alba* trees is affected more by phenology than by simulated browsing. *PLoS One* 11:e0154687.
- Furze ME, Huggett BA, Aubrecht DM, Stolz CD, Carbone MS y Richardson AD. 2019. Whole-tree nonstructural carbohydrate storage and seasonal dynamics in five temperate species. *New Phytol.* 221, 1466-1477.
- Gallão, M. I., Vieira, I. G., Mendes, F. N., de Souza, A. S., & de Brito, E. S. (2007). Reserve mobilisation in mesquite (*Prosopis juliflora*) seed (Leguminosae). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 87(11), 2012-2018.
- Hemion N, Durand M, Vriet C, Doidy J, Maurouset L, Lemoine R, Pourtau N. 2019. Sugars en route to the roots. Transport, metabolism and storage within plant roots and towards microorganisms of the rhizosphere. *Physiol Plant*, 165, 44-57.
- Hoch G. 2015. Carbon reserves as indicators for carbon limitation in trees. In: Lüttge U, Beyschlag W (eds) *Progress in botany*, vol 76. Springer International Publishing, Cham
- Klein T, Vitasse Y, Hoch G. 2016. Coordination between growth, phenology and carbon storage in three coexisting deciduous tree species in a temperate forest. *Tree Physiol.* <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw030>
- Kosola KR, Dickmann DI, Paul EA, Parry D. 2001. Repeated insect defoliation effects on growth, nitrogen acquisition, carbohydrates, and root demography of poplars. *Oecologia* 129:65–74.
- Kramer PJ, Kozlowski TT. 1979. *Physiology of woody plants*. Academic Press Inc. New York, NY, USA. 811 p.
- Liu M, Gong J, Li Y, Li X, Yang B, Zhang Z, Yang L, Hou X. 2019. Growth-defense trade off regulated by hormones in grass plants growing under different grazing intensities. *Physiologia plantarum*, 166(2), 553-569.

- Magel E, Hillinger C, Höll W, Ziegler H. 1997. Biochemistry and physiology of heartwood formation: role of reserve substances. In: Rennenberg H., W. Eschrich, H. Ziegler (Eds.). *Trees, Contributions to Modern Tree Physiology*. Backhuys Publishers, Leyden, The Netherlands. pp. 477 - 506
- Palacio S, Hernández R, Maestro-Martínez M, Camarero JJ. 2012. Fast replenishment of initial carbon stores after defoliation by the pine processionary moth and its relationship to the re-growth ability of trees. *Trees Struct Funct* 26:1627-1640.
- Pinkard EA. 2018. Doing the best we can: the realities of measuring non-structural carbohydrates in trees. *Tree Physiol*, 38, 1761-1763.
- Piper FI, Fajardo A. 2014. Foliar habit, tolerance to defoliation and their link to carbon and nitrogen storage. *J Ecol* 102:1101-1111
- Piper FI, Gundale MJ, Fajardo A. 2015. Extreme defoliation reduces tree growth but not C and N storage in a winter-deciduous species. *Ann Bot* 115:1093-1103.
- Puri E, Hoch G, Körner C. 2015. Defoliation reduces growth but not carbon reserves in Mediterranean *Pinus pinaster* trees. *Trees Struct Funct* 29:1187-1196.
- Tixier A, Gambetta GA, Godfrey J, Orozco J y Zwieniecki MA. 2019. Non-structural Carbohydrates in Dormant Woody Perennials: The Tale of Winter Survival and Spring Arrival. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2. doi:10.3389/ffgc.2019.00018
- Valenzuela-Núñez LM, Briceno-Contreras EA, Esparza-Rivera JR, García-de-la-Peña C, Rodríguez-Bautista G y Núñez-Colima JA. 2019. Cambios estacionales en la concentración de azúcares solubles en órganos perennes de nogal [*Carya illinoensis* (Wagenh.) Koch]. *Acta Universitaria*, 29, 1-13.

Efectos del pastoreo en los carbohidratos

¿EL PASTOREO AFECTA LA ACUMULACIÓN Y ASIMILACIÓN DEL ALMIDÓN EN *Prosopis laevigata*
(FABALES: FABACEAE)?

DOES GRAZING AFFECT STARCH ACCUMULATION AND ASSIMILATION IN *Prosopis laevigata*
(FABALES: FABACEAE)?

Martha Gabriela Armijo-Nájera¹, Luis Manuel Valenzuela-Nuñez²,

Dalia Ivette Carrillo Moreno^{1*}, José Antonio Hernández Herrera¹, Edwin Amir Briceño Contreras³,

José Luis Reyes Carrillo¹

¹Postgrado en Ciencias en Producción Agropecuaria. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro Unidad Laguna. Periférico Raúl López Sánchez, Col. Valle Verde, Torreón, Coah. C.P. 27054. [ORCID ID GAN: 0000-0002-1153-4732; DICM: 0000-0002-6343-9497; JAHH: 0000-0002-4052-5050; JLRC: 0000-0001-6696-6981]

*Autor para correspondencia: dalia.ivettecm@gmail.com

²Laboratorio de Biología y Ecología Forestal. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Juárez del Estado de Durango. Av. Universidad S/N. Fracc. Filadelfia. Gómez Palacio, Dgo. C.P. 35010. ORCID ID: 0000-0002-3385-3005

³Universidades Para el Bienestar Benito Juárez García. Sede Educativa Francisco I. Madero, Coah. C. P. 27900 ORCID ID: 0000-0002-9712-2164

RESUMEN

El pastoreo disminuye el área fotosintética de los árboles, afectando su vigor, concentraciones de nutrientes, metabolitos secundarios y contenido de carbohidratos, incluyendo el almidón. En zonas áridas y semiáridas,

25 el mezquite es una importante fuente de forraje para el ganado. El objetivo es investigar si los rodales de
26 mezquite se ven afectados en la acumulación de almidón debido al pastoreo extensivo. El estudio se realizó
27 en Durango, México, en dos rodales, uno con pastoreo extensivo. Las muestras se recolectaron en tres
28 etapas fenológicas y se procesaron en el laboratorio para determinar la concentración de almidón. Se utilizó
29 una prueba ANOVA. Los resultados muestran que el pastoreo disminuye la concentración en floración y
30 fructificación, y aumenta en la caída de hojas. El pastoreo tiene un efecto positivo en la concentración de
31 almidón en el tallo de la planta en diferentes etapas fenológicas, acentuada en la caída de hojas.

32 Palabras clave: carbohidratos, almidón, fisiología, caducifolios, letargo.

33

34 **ABSTRACT**

35 Grazing decreases the photosynthetic area of trees, affecting their vigour, nutrient concentrations, secondary
36 metabolites, and carbohydrate content, including starch. In arid and semi-arid zones, mesquite is an important
37 source of fodder for cattle. The objective is to investigate if the mesquite stands are affected in the
38 accumulation of starch due to extensive grazing. The study was carried out in Durango, Mexico, in two stands,
39 one with extensive grazing. The samples were collected in three phenological stages and processed in the
40 laboratory to determine the starch concentration. An ANOVA test was used. The results show that grazing
41 decreases the concentration in flowering and fruiting, and increases in leaf fall. Grazing has a positive effect
42 on the concentration of starch in the stem of the plant in different phenological stages, accentuated in leaf
43 fall.

44 Keywords: carbohydrates, starch, physiology, deciduous, dormancy.

45

46 **INTRODUCCIÓN**

47 La eliminación del follaje por el pastoreo disminuye el área fotosintética de los árboles y afecta tanto el vigor
48 de la raíz, las concentraciones de nutrientes, metabolitos secundarios y el contenido de carbohidratos (Eyles

49 *et al.* 2013^a, 2013b, Wiley *et al.* 2013) como el almidón (Valenzuela-Núñez *et al.* 2014). El almidón es un
50 compuesto químico que se forma a través de una reacción de polimerización, y se compone principalmente
51 de polisacáridos como la amilopectina y la amilosa, mientras que otros componentes, como lípidos, minerales
52 y proteínas, se presentan en cantidades menores (Tetlow y Bertoft 2020). Los árboles almacenan el carbono
53 en forma de almidón, especialmente aquellos con ciclos estacionales de crecimiento y periodos de latencia,
54 esto es crítico para su supervivencia (Wang *et al.* 2022). El proceso de recuperación y la fisiología de los
55 carbohidratos en árboles sometidos a defoliación por ramoneo son temas de investigación importantes en el
56 estudio de la ecología vegetal para desarrollar mejores estrategias de manejo de los ecosistemas sometidos
57 a pastoreo (Wiley *et al.* 2017). En zonas áridas y semiáridas, el mezquite es una fuente de forraje para el
58 ganado que consume hojas y frutos (Ruiz-Nieto *et al.* 2020). Es crucial adquirir conocimientos sobre cómo la
59 acumulación de almidón puede afectar la supervivencia y resiliencia de los árboles de esta especie tan
60 importante para el campo mexicano. El objetivo es investigar si los rodales de mezquite se ven afectados en
61 la acumulación de almidón debido al pastoreo extensivo.

62

63 **MATERIALES Y MÉTODOS**

64 **Área de estudio.** Se realizó en el ejido Emiliano Zapata, ubicado en Durango, México, donde se recolectaron
65 muestras de tallo y raíz de ocho árboles pertenecientes a dos rodales naturales de mezquite. Dos de estos
66 árboles se encontraban en el rodal conocido como El Saladillo, el cual estaba sometido a pastoreo extensivo,
67 mientras que los otros seis árboles pertenecían al rodal denominado Los Peñoles, donde sin presencia de
68 ganado bovino.

69 **Muestreo.** El muestreo de *P. laevigata* se realizó en tres etapas fenológicas: durante la floración en marzo,
70 el fructificación en junio y la caída de hojas en octubre. Se recolectaron las muestras de la raíz mediante el
71 uso de un pico convencional y del tallo mediante cortes realizados con hacha como se observa en las Figuras
72 1 y 2.

73 Figura 1.

74

75 Figura 2

76 Las muestras obtenidas se envolvieron en papel canela y se etiquetaron para su identificación.

77 Posteriormente, para prevenir la posible alteración de la actividad enzimática de los tejidos vegetales por la

78 temperatura ambiente, las muestras se colocaron en una hielera y se congelaron en nitrógeno líquido. En el

79 Laboratorio de Biología y Ecología Forestal de la Universidad Juárez del Estado de Durango, se realizó el

80 procesamiento de las muestras de manera meticulosa. Primero, las muestras fueron liofilizadas y

81 posteriormente molidas. Se seleccionaron 10 mg de materia seca y se depositaron en microtubos. Para

82 determinar la concentración de almidón, se utilizó la metodología de Van Handel (1968), empleando almidón

83 de arroz como patrón de referencia. La absorbancia se midió a 625 nm por medio de espectrofotometría.

84

85 **Análisis estadístico.** Consistió en una prueba de comparación de medias ANOVA (Tukey $P \leq 0.05$)

86 utilizando el paquete estadístico IBM-SSPS 20.0 (2018).

87

88 **RESULTADOS Y DISCUSION**

89 Los resultados obtenidos en concentración de almidón en la raíz y tallo mostraron diferencias significativas

90 en las tres etapas de desarrollo en el caso del sitio con pastoreo presente, sin embargo en el sitio sin pastoreo

91 no presentó diferencia en las etapas de floración y caída de hojas para ambos órganos, presentando

92 diferencias con respecto a la etapa de floración, siendo la etapa de caída de hojas (octubre) en la que se

93 presentaron las mayores concentraciones de acuerdo a lo reportado por Valenzuela-Nuñez *et al.* (2011),

94 Janeček *et al.* (2015), Briceño-Contreras *et al.* (2021), como se observa en las Figuras 3 y 4.

95 Figura 3.

96

97 Figura 4

98 La raíz fue la parte del árbol que tuvo la concentración mayor de almidón de acuerdo con Valenzuela-Nuñez
99 *et al.* (2011) y Briceño-Contreras *et al.* (2021) en ambos sitios. En la etapa de mayor crecimiento vegetativo
100 (junio=floración) en los dos sitios se presentó la menor concentración de almidón en raíz y tallo (Janeček y
101 Klimešová 2014, Briceño-Contreras *et al.* 2021). En el caso del tallo, el sitio sometido a pastoreo presentó
102 concentraciones de almidón mayores en comparación con el sitio sin pastoreo, presentándose un
103 comportamiento opuesto en la raíz (Tabla 1).

104 Tabla 1.

105 Los resultados de la Tabla 1 concuerdan con lo observado por Ward (2016), quien concluyó que la herbivoría
106 resultó disminuyó la concentración de carbohidratos en la raíz, mientras que hubo un aumento en el tallo. En
107 el sitio libre de pastoreo se observó una acumulación mayor en el tallo y la raíz en octubre al momento de la
108 caída de las hojas, lo que coincide con lo observado por Valenzuela-Nuñez *et al.* (2011) y Baptist *et al.*
109 (2013), sin embargo, se observó una disminución en la concentración de almidón entre la etapa de caída de
110 hojas y la floración en el sitio con pastoreo presente (Figuras 3 y 4), lo que coincide con los resultados
111 obtenidos por Kirschbaum (2021), quienes concluyeron que la particularidad de sobrevivencia de los árboles
112 en sitios con pastoreo presente no se basa únicamente en la producción de follaje nuevo, sino también en la
113 re movilización de reservas de carbohidratos, principalmente almidón para la formación de yemas vegetativas
114 y florales en primavera.

115 La presencia de almidón en la raíz sugiere que el pastoreo puede disminuir la concentración de la planta en
116 las etapas de floración y fructificación, pero aumentarla en la etapa de caída de hojas como se observa en
117 la Tabla 1. Estos efectos podrían estar relacionados con la remoción de tejidos de la planta y la estimulación
118 del crecimiento de nuevas hojas.

119 Los resultados indican que el pastoreo puede tener un efecto positivo en la concentración de almidón medida
120 en el tallo de la planta en diferentes etapas fenológicas, con una diferencia más notoria en la etapa de caída

121 de hojas. No obstante, es importante tener en cuenta que estos resultados son específicos para las
122 condiciones de la investigación y no se pueden generalizar sin considerar otras variables y contextos.

123 El pastoreo puede tener diferentes efectos según la etapa fenológica de la planta. En general, se observó
124 que el pastoreo puede disminuir la concentración de la raíz en las etapas de floración y fructificación, pero
125 aumentarla en la etapa de caída de hojas. El pastoreo tuvo un efecto positivo en la concentración de almidón
126 en el tallo de la planta.

127 En general, estos hallazgos contribuyen a una mejor comprensión de los efectos del pastoreo en la fisiología
128 de las plantas y pueden ser útiles para el manejo y la conservación de los ecosistemas.

129

130 **AGRADECIMIENTOS**

131 Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología(CONACYT), México, por la beca de apoyo a Marta Gabriela
132 Amijo Nájera. Los autores agradecen el apoyo recibido por parte las autoridades ejidales de Emiliano
133 Zapata, Dgo. así como de Julia Núñez Contreras para el desarrollo de la presente investigación.

134

135 **LITERATURA CITADA**

136 Briceño-Contreras EA, Moreno-Reséndez A, Valenzuela-Núñez LM, García-De la Peña C, Rodríguez-
137 Martínez R, Esparza-Rivera JR (2021) Starch balance in perennial organs of *Carya illinoensis* Koch
138 in a production cycle. Revista Brasileira de Fruticultura. 43(5): e017. DOI: 10.1590/0100-
139 29452021017

140 Eyles A, Barry KM, Quentin AG, Pinkard EA (2013a) Impact of defoliation in temperate eucalypt plantations:
141 physiological perspectives and management implications. Forest Ecol. Manag. 304: 49–64. DOI:
142 10.1016/j.foreco.2013.04.033

- 143 Eyles A, Pinkard EA, Davies NW, Corkrey R, Churchill K, O'Grady AP, Sands P, Mohammed C (2013b)
144 Whole-plant versus leaf-level regulation of photosynthetic responses after partial defoliation in
145 *Eucalyptus globulus* saplings. J. Exp. Bot. 64: 1625–1636. DOI: 10.1093/jxb/ert017
- 146 Janeček Š, Klimešová J (2014) Carbohydrate storage in meadow plants and its depletion after disturbance:
147 do roots and stem-derived organs differ in their roles?. Oecologia. 175, 51–61. DOI: 10.1007/s00442-
148 014-2900-3
- 149 Janeček Š, Bartušková A, Bartoš M, Altman J, De Bello F, Doležal J, Latzel V, Lanta V, Lepš J, Klimešová J
150 (2015) Effects of disturbance regime on carbohydrate reserves in meadow plants. AoB Plants.
151 7(2015): plv123. DOI: 10.1093/aobpla/plv123
- 152 Kirschbaum A, Hoch G, Bossdorf O, Scheepens JF (2021) Genetic variation in non-structural carbohydrates
153 in *Plantago lanceolata* is related to mowing intensity but not to regrowth ability. EcoEvoRxiv. DOI:
154 10.32942/osf.io/2q9aj
- 155 Ruiz-Nieto JE, Hernández-Ruiz J, Hernández-Marín J, Mendoza-Carrillo J, Abraham-Juárez M, Isirdia-
156 Lachica PM, Mireles-Arriaga AI (2020) Mesquite (*Prosopis spp*) tree as a feed resource for animal
157 growth. Agroforestry Systems, 94(4): 1139-1149
- 158 Tetlow IJ, Bertoft E (2020) A review of starch biosynthesis in relation to the building block-backbone model.
159 International Journal of Molecular Sciences, 21(19): 7011.
- 160 Valenzuela-Núñez LM, Gérant D, Maillard P, Bréda N, González-Cervantes G., Sánchez-Cohen I (2011)
161 Evidence for a 26kDA vegetative storage protein in the stem sapwood of mature pedunculate oak.
162 Interciencia, 36(2): 142-147. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=33917765009>
- 163 Valenzuela-Núñez LM, González-Barrios JL, González-Cervantes G, Maillard P (2014) Balance de
164 carbohidratos en diferentes compartimentos vegetales de encino (*Quercus petraea*) y haya (*Fagus*
165 *sylvatica*), sometidos a defoliación y sombra. Revista Chapingo Serie Zonas Áridas, 13(1): 33-38.
166 <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=455545054006>

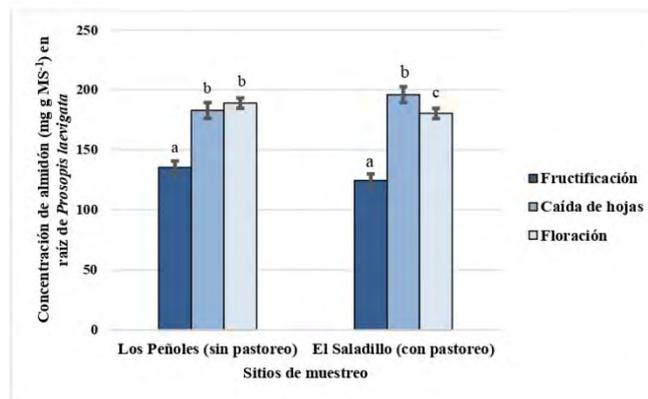
- 167 Wang W, Talide L, Vijamaa S, Niittylä T (2022) Aspen growth is not limited by starch reserves. *Current*
168 *Biology*, 32(16): 3619-3627
- 169 Ward D (2016) Clipping frequency but not nutrients affect the architecture and non-structural carbohydrates
170 of a browsing lawn. *Plant. Ecol.* 217: 21–29. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0555-8>
- 171 Wiley E, Huepenbecker S, Casper BB, Helliker BR (2013) The effects of defoliation on carbon allocation: can
172 carbon limitation reduce growth in favour of storage? *Tree Physiol.* 33: 1216–1228. DOI:
173 10.1093/treephys/tpt093
- 174 Wiley E, Casper BB, Helliker BR, Bonser S (2017) Recovery following defoliation involves shifts in allocation
175 that favour storage and reproduction over radial growth in black oak. *J. Ecol.* 105: 412–424. DOI:
176 10.1111/1365-2745.12672
- 177



178 Figura 1. Muestreo de tallos de los individuos de mezquite.

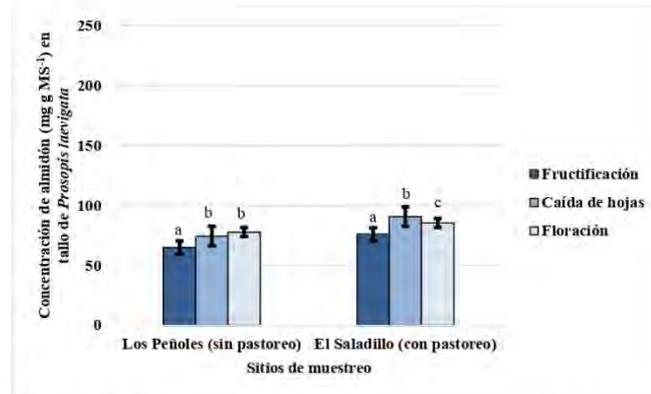


179
180 Figura 2. Muestreo de raíz de los individuos de mezquite.
181
182



183

184 Figura 3. Concentración de almidón en raíz de *P. laevigata* en dos sitios en Durango, México, uno en
 185 condiciones de pastoreo (El Saladillo) y otro libre de pastoreo (Los Peñoles) en tres meses de estudio. a,b,c
 186 Literales diferentes indican diferencia significativa entre meses por órgano en cada sitio (Tukey $p \leq 0.05$).
 187



188
 189 Figura 4. Concentración de almidón en tallo de *P. laevigata* en dos sitios en Durango, México, uno en
 190 condiciones de pastoreo (El Saladillo) y otro libre de pastoreo (Los Peñoles) en tres meses de estudio. a,b,c
 191 Literales diferentes indican diferencia significativa entre meses por órgano en cada sitio (Tukey $p \leq 0.05$).
 192

193 Tabla 1. Concentración de almidón en raíz y tallo de *P. laevigata* en dos sitios en Durango, México, uno en
 194 condiciones de pastoreo (El Saladillo) y otro libre de pastoreo (Los Peñoles) en raíz y tallo.

Etapa fenológica	Sin pastoreo	Con pastoreo
Raíz		
Floración	188.98 ± 4.68 ^{a,A}	180.42 ± 6.49 ^{b,A}
Fructificación	135.32 ± 4.03 ^{a,A}	124.49 ± 5.71 ^{b,A}

Caída de hojas	$182.93 \pm 3.69^{a,A}$	$196.11 \pm 4.78^{b,A}$
	Tallo	
Floración	$77.87 \pm 5.04^{a,B}$	$85.37 \pm 6.67^{b,B}$
Fructificación	$64.95 \pm 4.27^{a,B}$	$75.95 \pm 6.75^{b,B}$
Caída de hojas	$74.39 \pm 5.76^{a,B}$	$90.76 \pm 5.56^{b,B}$

195 a,b Literales minúsculas diferentes indican diferencia significativa entre meses por órgano.

196 A, B Literales mayúsculas diferentes indican diferencia significativa entre meses por sitio ($p \leq 0.05$).

IV. CONCLUSIONES GENERALES

El pastoreo bovino afecta negativamente los niveles de carbohidratos en árboles de mezquite, lo que sugiere un mayor uso de las reservas de energía almacenadas en el árbol para la recuperación de hojas y ramas dañadas por la actividad del ganado. Esta reducción en los niveles de carbohidratos puede tener efectos negativos en el crecimiento y la supervivencia del árbol, lo que a su vez puede tener consecuencias para el ecosistema en el que se encuentra.

Además, se observó una variación temporal en los niveles de carbohidratos a lo largo del ciclo vegetativo anual, lo que sugiere que es importante considerar la época del año en que se realizan las mediciones. Este hallazgo puede tener implicaciones importantes para la gestión y conservación de los bosques de mezquite y otros sistemas de pastoreo, ya que es posible que se requieran medidas de manejo específicas en diferentes momentos del año para proteger la salud y el crecimiento de los árboles. En general, este estudio destaca la importancia de considerar los efectos del pastoreo en los árboles y los ecosistemas en los que se encuentran, y la necesidad de abordar estos problemas a través de prácticas de gestión y conservación más sostenibles.

V. REFERENCIAS

- Agriculture & Resource Management Council of Australia & New Zealand Environment & Conservation Council and Forestry Ministers (ARMC). 2001. Weeds of national significance: Mesquite (*Prosopis* species). Strategic plan. National Weeds Strategy Executive Committee. Launceston, Australia. 25 p.
- Aguilar-Rodríguez, S., Terrazas, T., Aguirre-Leñon, E., & Huidobro-Salas, M. E. (2007). Modificaciones en la corteza de *Prosopis laevigata* por el establecimiento de *Tillandsia recurvata*. *Botanical Sciences*, (81), 27-35.
- Andrade-Montemayor, H. M., Cordova-Torres, A. V., García-Gasca, T., & Kawas, J. R. (2011). Alternative foods for small ruminants in semiarid zones, the case of Mesquite (*Prosopis laevigata* spp.) and Nopal (*Opuntia* spp.). *Small Ruminant Research*, 98(1-3), 83-92.
- Benot, M. L., Morvan-Bertrand, A., Mony, C., Huet, J., Sulmon, C., Decau, M. L., ... & Bonis, A. (2019). Grazing intensity modulates carbohydrate storage pattern in five grass species from temperate grasslands. *Acta Oecologica*, 95, 108-115.
- Bollmark, L., Sennerby-Forsse, L., & Ericsson, T. (1999). Seasonal dynamics and effects of nitrogen supply rate on nitrogen and carbohydrate reserves in cutting-derived *Salix viminalis* plants. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(1), 85-94.
- Bradford, K. J., & Hsiao, T. C. (1982). Physiological responses to moderate water stress. *Physiological plant ecology II: water relations and carbon assimilation*, 263-324.
- Bravo, L., Grados, N., & Saura-Calixto, F. (1998). Characterization of syrups and dietary fiber obtained from mesquite pods (*Prosopis pallida* L). *Journal of agricultural and food chemistry*, 46(5), 1727-1733.
- Burghardt, A. D., & Espert, S. M. (2007). Phylogeny of *Prosopis* (Leguminosae) as shown by morphological and biochemical evidence. *Australian Systematic Botany*, 20(4), 332-339.

- Burkart, A. (1976). A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). *Journal of the Arnold arboretum*, 450-525.
- Bustan, A., Avni, A., Lavee, S., Zipori, I., Yeselson, Y., Schaffer, A. A., ... & Dag, A. (2011). Role of carbohydrate reserves in yield production of intensively cultivated oil olive (*Olea europaea* L.) trees. *Tree physiology*, 31(5), 519-530.
- Camargo-Ricalde, S. L., Greter, R., Martínez-Bernal, A., García-García, V., & Barrios-del-Rosal, S. (2001). Useful species of the genus *Mimosa*
- Cañas, R., de la Torre, F., Pascual, M., Avila, C., & Cánovas, F. (2016). Nitrogen Economy and Nitrogen Environmental Interactions in Conifers. *Agronomy*, 6(2), 26.
- Cedillo, V. & P. Mayoral. (1997). "*Prosopis laevigata*". FAO. RLC. Agroforestería en zonas áridas. México. 5.
- Chapin III, F. S., Schulze, E. D., & Mooney, H. A. (1990). The ecology and economics of storage in plants. *Annual review of ecology and systematics*, 21(1), 423-447.
- Chaturvedi, O. H., & Sahoo, A. (2013). Nutrient utilization and rumen metabolism in sheep fed *Prosopis juliflora* pods and *Cenchrus grass*. *SpringerPlus*, 2, 1-7.
- Choi, S. T., Park, D. S., Kang, S. M., & Kang, S. K. (2012). Influence of leaf-fruit ratio and nitrogen rate on fruit characteristics, nitrogenous compounds, and nonstructural carbohydrates in young persimmon trees. *HortScience*, 47(3), 410-413.
- Chomba, B. M., Guy, R. D., & Weger, H. G. (1993). Carbohydrate reserve accumulation and depletion in Engelmann spruce (*Picea engelmannii* Parry): effects of cold storage and pre-storage CO₂ enrichment. *Tree Physiology*, 13(4), 351-364
- D'Andrea, E., Rezaie, N., Battistelli, A., Gavrichkova, O., Kuhlmann, I., Matteucci, G., ... & Muhr, J. (2019). Winter's bite: beech trees survive complete defoliation due to spring late-frost damage by mobilizing old C reserves. *New Phytologist*, 224(2), 625-631.
- De Roo, L., Salomón, R. L., Oleksyn, J., & Steppe, K. (2020). Woody tissue photosynthesis delays drought stress in *Populus tremula* trees and

- maintains starch reserves in branch xylem tissues. *New Phytologist*, 228(1), 70-81.
- Fadón, E., Fernandez, E., Behn, H., & Luedeling, E. (2020). A conceptual framework for winter dormancy in deciduous trees. *Agronomy*, 10(2), 241.
- Fermaniuk, C., Fleurial, K. G., Wiley, E., & Landhäusser, S. M. (2021). Large seasonal fluctuations in whole-tree carbohydrate reserves: is storage more dynamic in boreal ecosystems?. *Annals of Botany*, 128(7), 943-957.
- Ffolliott P. F. & Thames J. L. (1983). Manual sobre taxonomía de *Prosopis* en México, Perú y Chile. FAO. Roma. 41 p.
- Flores, J. L. F., & Yeaton, R. I. (2000). La importancia de la competencia en la organización de las comunidades vegetales en el Altiplano Mexicano. *Interciencia*, 25(8), 365-371.
- Foroughbakhch, P., Castillo E. A. G., Alvarado M. A. & Hernández J. L. (2010). Estudio sistemático de la morfología foliar del género *Prosopis* spp. en el estado de Nuevo León, México. In: VII Simposio Internacional sobre la Flora Silvestre en Zonas Áridas. Florística y Etnobotánica. pp. 770-795
- González Galán, A., Corrêa, A. D., & Piccolo Barcelos, M. D. F. (2008). Caracterización química de la harina del fruto de *Prosopis* spp. procedente de Bolivia y Brasil. *Archivos Latinoamericanos de Nutrición*, 58(3), 309-315.
- García, D. E., & Medina, M. G. (2006). Composición química, metabolitos secundarios, valor nutritivo y aceptabilidad relativa de diez árboles forrajeros. *Zootecnia Tropical*, 24(3), 233-250.
- Gifford, R. M., & Evans, L. T. (1981). Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Annual Review of Plant Physiology*, 32(1), 485-509.
- Gucci, R., Flore, J. A., & Petracek, P. D. (1991). The effect of fruit harvest on photosynthetic rate, starch content, and chloroplast ultrastructure in leaves of *Prunus avium* L. *The effect of fruit harvest on photosynthetic rate, starch content, and chloroplast ultrastructure in leaves of Prunus avium L.*, 1000-1004.

- He, W., Liu, H., Qi, Y., Liu, F., & Zhu, X. (2020). Patterns in nonstructural carbohydrate contents at the tree organ level in response to drought duration. *Global change biology*, 26(6), 3627-3638.
- Hill-Cottingham, D. G., & Lloyd-Jones, C. P. (1975). Nitrogen-15 in apple nutrition investigations. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 26(2), 165-173.
- Ibrahim, K. M. 1992. Prosopis species in the south-western United States, their utilization and research. In: R. W. Dutton; M. Powell; R. J. Ridley (eds.). Prosopis species-Aspects of their value, research and development. Proceedings of Prosopis Symposium. CORD. University of Durham, U. K. pp. 83-115.
- Ichiki, S., & Yamaya, H. (1982). Sorbitol in tracheal sap of dormant apple (*Malus domestica* Borkh) shoots as related to cold hardiness. In *Plant cold hardiness and freezing stress* (pp. 181-187). Academic Press
- Johnston, M. C. (1962). The North American Mesquites Prosopis Sect. *Algarobia* (Leguminosae). *Brittonia*, 72-90.
- Juárez-Muñoz, J., Carrillo-Castañeda, G., & Rubluo, A. (2006). Polymorphism determination in two natural mezquite (*Prosopis laevigata*) populations using RAPD. *Biotechnología Aplicada*, 23(3), 229-235.
- Kappel, F. (1991). Partitioning of above-ground dry matter in Lambert's sweet cherry trees with or without fruit. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 116(2), 201-205.
- Liberman, C., & Pedrotti, F. (2006). Woody formations in a mesothermic valley of Tarija province, Bolivia. In: D. Gafta and J. Akeroyd (eds.). Nature conservation: Concepts and practice. *Springer-Verlag*. Berlin-Heidelberg. pp. 75-86.
- Loescher, W. H., Mccamant, T. & Keller, J. D. (1990). Carbohydrate reserves, translocation, and storage in woody plant-roots. *Hortscience* 25: 274-281.
- López-Franco, Yolanda L, Goycoolea, Francisco M., Valdez, Miguel A, & Calderón de la Barca, Ana María. (2006). Goma de mezquite: una alternativa de uso industrial. *Interciencia*, 31(3), 183-189.
- Malik, Vinita & Timmer, V.R.. (2011). Growth, nutrient dynamics, and interspecific competition of nutrient-loaded black spruce seedlings on a

- boreal mixedwood site. *Canadian Journal of Forest Research*. 26. 1651-1659.
- Marichelvam, M. K., Manimaran, P., Sanjay, M. R., Siengchin, S., Geetha, M., Kandakodeeswaran, K., ... & Gorbatyuk, S. (2022). Extraction and development of starch-based bioplastics from *Prosopis Juliflora* Plant: Eco-friendly and sustainability aspects. *Current Research in Green and Sustainable Chemistry*, 5, 100296
- Millard, Peter & Grelet, Gwen-Aelle. (2010). Nitrogen storage and remobilization by trees: Ecophysiological relevance in a changing world. *Tree physiology*. 30. 1083-95.
- O'Brien, M. J., Valtat, A., Abiven, S., Studer, M. S., Ong, R., & Schmid, B. (2020). The role of soluble sugars during drought in tropical tree seedlings with contrasting tolerances. *Journal of Plant Ecology*, 13(4), 389-397.
- Pallardy, S. G. (2010). *Physiology of woody plants*. Academic press. 199-208.
- Patrick, J. W. (1988). Assimilate partitioning in relation to crop productivity. *HortScience*, 23(1), 33-40.
- Patrick, J. W. (1988). Assimilate partitioning in relation to crop productivity. *HortScience*, 23(1), 33-40.
- Piper, F. I., & Paula, S. (2020). The role of nonstructural carbohydrates storage in forest resilience under climate change. *Current Forestry Reports*, 6(1), 1-13.
- Raese, J. T., Williams, M. W., & Billingsley, H. D. (1978). Cold Hardiness, Sorbitol, and Sugar Levels of Apple Shoots as Influenced by Controlled Temperature and Season. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 103(6), 796-801.
- Ríos-Saucedo, J. C., Valenzuela-Núñez, L. M., Rivera-González, M., & Trucíos-Caciano, R. (2012). Diseño de un sistema silvopastoril en zonas degradadas con mezquite en Chihuahua, México. *Tecnociencia Chihuahua*, 6(3), 174-180.
- Sauceda, E. N. R., Martínez, G. E. R., Valverde, B. R., Ruiz, R. M., Hermida, M. D. L. C. C., Torres, S. M. M., & Ruiz, H. H. P. (2014). Análisis técnico del árbol del mezquite (*Prosopis laevigata* Humb. & Bonpl. ex Willd.) en México. *Ra Ximhai*, 10(3), 173-193.

- Roper, T. R., Keller, J. D., Loescher, W. H., & Rom, C. R. (1988). Photosynthesis and carbohydrate partitioning in sweet cherry: Fruiting effects. *Physiologia Plantarum*, 72(1), 42-47.
- Ryugo, K., & Davis, L. D. (1959). The effect of the time of ripening on the starch content of bearing peach branches. In *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* (Vol. 74, pp. 130-133). American Society for Horticultural Science.
- Rzedowski, J. (1988). Análisis de la distribución geográfica del complejo *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae) en Norteamérica. *Acta Botánica Mexicana*, (3), 7-19.
- Sauter, J. J., & Neumann, U. (1994). The Accumulation of Storage Materials in Ray Cells of Poplar Wood (*Populus x canadensis* <robusta>): Effect of Ringing and Defoliation. *Journal of Plant Physiology*, 143(1), 21–26.
- Sciammaro, L., Ferrero, C., & Puppo, M. C. (2016). Chemical and nutritional properties of different fractions of *Prosopis alba* pods and seeds. *Journal of Food Measurement and Characterization*, 10(1), 103-112.
- Sosebee, R. E., & Wan, C. (1989, February). Plant ecophysiology: a case study of honey mesquite. In *Proceedings of the Symposium of Shrub Ecophysiology and Biotechnology* (pp. 103-118)
- Steinberg, P. (2001). *Prosopis glandulosa*. In: Fire effects information system. U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. Fire Sciences Laboratory. Documento en línea consultado el 12 de noviembre de 2021 <https://www.fs.usda.gov/>
- Stepien, V., & Sauter, J. J. (1994). Ringing induces the accumulation of vegetative storage proteins in poplar bark. *Trees*, 9(2), 88–92.
- Tagliavini, M., Millard, P., & Quartieri, M. (1998). Storage of foliar-absorbed nitrogen and remobilization for spring growth in young nectarine (*Prunus persica* var. nectarina) trees. *Tree physiology*, 18(3), 203-207.
- Tetlow, I. J., & Bertoft, E. (2020). A review of starch biosynthesis in relation to the building block-backbone model. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(19), 7011.
- Tromp, J., & Ova, J. C. (1973). Spring mobilization of protein nitrogen in apple bark. *Physiologia plantarum*, 29(1), 1-5.

- Villar-Salvador, P., Uscola, M., & Jacobs, D. F. (2015). The role of stored carbohydrates and nitrogen in the growth and stress tolerance of planted forest trees. *New Forests*, *46*, 813-839.
- Villegas-Espinoza, J. A., Rueda-Puente, E. O., Murillo-Amador, B., Puente, M. E., Ruiz-Espinoza, F. H., Zamora-Salgado, S., & Beltran Morales, F. A. (2014). Bacterias promotoras de crecimiento de plantas autóctonas y su efecto en *Prosopis chilensis* (Molina) Stunz. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, *5*(6), 1041-1053.
- Wang, W., Talide, L., Viljamaa, S., & Niittyä, T. (2022). Aspen growth is not limited by starch reserves. *Current Biology*, *32*(16), 3619-3627.