

DETERMINACION DE LA PRODUCTIVIDAD DEL MATORRAL MICROFILO EN PASAJE, MUNICIPIO DE CUENCAME, DURANGO

G. Castellanos Pérez¹, E. Castellanos Pérez², J. L. Blando Navarrete¹

¹Universidad Autónoma Chapingo, Unidad Regional Universitaria de Zonas Áridas;

Apdo. Postal No. 8 C.P. 35230. Bermejillo, Dgo.

²FAZ-UJED. Gómez Palacio, Dgo.

RESUMEN. El estudio se llevó a cabo en el Ejido Pasaje, Mpio. de Cuencamé, Dgo., en un matorral dominado por largoncillo (*Acacia neovernicosa*) y hojásén (*Flourensia cernua*). El objetivo fue determinar la tasa de fluorescencia variable sobre fluorescencia máxima Fv/Fm en zacate liendrilla (*Muhlenbergia porteri*), hojásén y mezquite (*Prosopis glandulosa*) ya que éste es indicador de la actividad fotosintética de las plantas. Durante el verano de 2000, se realizaron muestreos de fluorescencia clorofílica en hojas adaptadas a la oscuridad, temperatura de hoja, radiación fotosintéticamente activa (RFA). Los datos se tomaron a las 7 de la mañana, a las 3 y 7 de la tarde para zacate liendrilla y hojásén. Los resultados obtenidos indican baja Fv/Fm al medio día, lo que indica una fotoinactivación para zacate liendrilla y hojásén debido a la combinación alta intensidad de luz y alta temperaturas. Para mezquite solo se midió en la mañana la fluorescencia por lo que no fue posible detectar fotoinhibición a las temperaturas altas del medio día y/o a la luz intensa. Una tasa alta de Fv/Fm en mezquite en las temperaturas más altas de la mañana, alrededor de 20 °C, indica que el mezquite regula su actividad fotosintética a la baja cuando las temperaturas son bajas en la mañana.

Palabras clave: *Flourensia cernua*, *Muhlenbergia porteri*, *Prosopis glandulosa*, fluorescencia clorofílica, fotoinactivación.

SUMMARY. This study was conducted in a microphyllous desertic shrub association of white-thorn (*Acacia neovernicosa*) and tarbush (*Flourensia cernua*) in the Ejido Pasaje that belongs to the Cuencame County of the State of Durango, Mexico. The objective was to measure the Fv/Fm ratio of *Muhlenbergia porteri*, tarbush, and mesquite (*Prosopis glandulosa*) because this fluorescence ratio is an indicator of the photosynthetic activity in the leaves. During the summer of 2000, sampling of chlorophyll fluorescence in dark-adapted leaves, temperature of leaves, and photosynthetic active radiation (PAR), were measured at 7 AM, 3 PM, and 7 PM in *Muhlenbergia porteri* and tarbush. The results indicated a low Fv/Fm around noon. This low ratio means a photoinactivation in *Muhlenbergia porteri* and tarbush due to a combination of high temperatures and high light intensities. In mesquite, Fv/Fm was only measured in the morning, therefore photoinhibition was not detected due to high temperatures or high light radiation at noon. The highest Fv/Fm values were observed in mesquite around 20° C, the highest temperatures measured in the morning. This means that mesquite down-regulates its photosynthetic activity when temperatures are lower than 20° C, early in the morning.

Key words: *Flourensia cernua*, *Muhlenbergia porteri*, *Prosopis glandulosa* chlorophyll fluorescence, photoinactivation.

INTRODUCCION

La invasión de arbustivas en áreas donde antes dominaban gramíneas en el desierto Chihuahuense es un tema de controversia. Entre los arbustos dominantes en este desierto están el mezquite (*Prosopis glandulosa*) y el hojásén (*Flourensia cernua*), y la gramínea que puede coexistir con estos arbustos es *Muhlenbergia porteri* debido a su hábito de propagación y a crecer bajo la cubierta de los arbustos. Diversos estudios se han realizado para medir la actividad fotosintética de las especies arbustivas, pero muy pocos en gramíneas bajo condiciones naturales.

Pocos estudios también se han realizado donde se midan al mismo tiempo la actividad fotosintética de arbustos y gramíneas en competencia o coexistencia en el área del Bolsón de Mapimí. Los estudios indican como posibles causas el efecto de sequías, sobrepastoreo, del incremento de roedores y supresión del fuego, lo que ha incrementado las islas de fertilidad bajo de los arbustos y áreas de suelo desnudo fuera del arbusto, las que están sujetas a erosión hídrica y eólica (Schlesinger *et al.* 1990).

La actividad del aparato fotosintético es medida a través del intercambio de gases, y el uso de fluorescencia clorofílica y solo se ha usado en cultivos

agronómicos, la cual es una herramienta práctica para detectar estrés bajo diversos factores ambientales. Estos factores ambientales a los cuales las plantas del desierto enfrentan día a día es el estrés hídrico, altas temperaturas y alta intensidad de luz solar sobre todo alrededor del mediodía, causando que las plantas presenten una fotoinhibición al mediodía debido a estos factores ambientales.

Dentro de los métodos para medir la dinámica de las poblaciones vegetales muchos de estos estudios han tenido como variables la medición de producción y/o productividad con métodos destructivos que por son laboriosos, o con otras técnicas de muestreo que indican los cambios en la vegetación. Por otro lado, a pesar de la evolución del equipo para conocer el aparato fotosintético de las plantas *in situ*, la utilización de este equipo para medir cambios en el aparato fotosintético de las plantas solo se ha enfocado a medir el intercambio de gases particularmente en arbustos y muy pocos estudios han sido en gramíneas bajo condiciones naturales (Senock *et al.* 1994). Por otra parte el uso de la medición de la fluorescencia clorofílica para detectar estrés debido a factores climáticos en estas plantas, arbustos y gramíneas, no ha sido usado, aún cuando la medición de esta variable es muy común en plantas de uso agronómico (Ribas-Carbo *et al.*, 2000). Para algunos investigadores, la fotoinhibición implica hablar de un daño causado en los fotosistemas (Krause, 1988). Sin embargo, esta fotoinhibición puede ser reversible (Aro *et al.* 1993b). Otros investigadores mencionan dos clases de fotoinhibición, la primera es la fotoinhibición dinámica donde el aparato detiene la fijación de CO₂ debido a un exceso de luz, especialmente al mediodía, pero no hay una lesión y la actividad regresa después de que el exceso de luz ha disminuido; la segunda es donde hay alguna destrucción del aparato fotosintético que puede o no ser reparada (Leitsch *et al.* 1994, Taiz y Zeiger 1998). Para Gray *et al.* (1996), la fotoinhibición debe ser considerada como un mecanismo para proteger el fotosistema II (FSII) de la sobre-excitación a través de la regulación a la baja de las reacciones fotoquímicas del FSII.

Powles (1984) y Krause (1988), mencionan que la evidencia implica al FSII como el sitio primario de fotoinhibición, donde el transporte de electrones a través del éste es inhibido cuando la fotoinhibición es inducida por un excesivo flujo de fotones. Powles (1984) menciona que lesiones específicas en el FSII habían permanecido sin aclararse. Krause (1988) dice que hay una reparación asumida por re-síntesis de la proteína Q_B del FSII que ocurre continuamente también durante alta aplicación de luz, y la fotoinhibición llega a ser manifiesta cuando

la tasa de inactivación o degradación de la proteína Q_B excede la tasa de reparación. Aro *et al.* (1993a), mencionan que la proteína D1 del centro de reacción del FSII es el blanco del daño por luz al FSII. Aro *et al.* (1993b), dicen que el proceso de fotoinhibición conduce a la destrucción del centro de reacción FSII, y no debe ser confundido con la regulación reversible de éste, la cual es debido a la extinción de la excitación de energía en el centro de reacción y/o en las células antena. Russell *et al.* (1995) dicen que más investigación es necesaria para clarificar los mecanismos envueltos durante una exposición a un exceso de fotones en los procesos de regulación a la baja de los centros del FSII y la recuperación de la proteína D1 dentro de una cadena de eventos ranqueando de fotoprotección dinámica a la fotoinhibición.

La fluorescencia clorofílica es un proceso que ocurre en el aparato fotosintético y que es utilizada para evaluarse. La energía de excitación de las moléculas pigmento en los sistemas fotosintéticos antena es utilizada en reacciones fotoquímicas, o es disipada como calor, o parcialmente es emitida como fluorescencia (Pospisil 1997, Masojídek *et al.* 1999, He *et al.* 2001, Müller *et al.* 2001). Entonces, la fluorescencia es un proceso de emisión de luz, por el cual los pigmentos clorofílicos en el estado excitado regresan a su estado no-excitado cuando su exceso de energía no es conducido a un proceso fotoquímico (Prezelin y Nelson 1997) y, donde a temperatura templada, la mayor parte de la fluorescencia es emanada del FSII y en menor contribución del fotosistema I (FSI) (Krause y Weis 1991, Lambers *et al.* 1998).

MATERIALES Y METODOS

La Presente investigación se llevó a cabo a 3 km del poblado Pasaje, del municipio de Cuencamé, Dgo.

En los sitios de muestreo se realizó un reconocimiento general, procediendo a la determinación de las características del paisaje como son: situación topográfica, exposición, porcentaje de pendiente, superficie de cubierta del suelo (vegetación, hojarasca, material fino, gravas y piedras), y tipo de erosión.

Para estimar la productividad del matorral micrófilo, se realizaron muestreos, en los que se midió la tasa de Fv/Fm, para determinar el funcionamiento del aparato fotosintético que presentan las plantas bajo diferentes condiciones climáticas, como son temperatura, radiación fotosintéticamente activa y la

humedad, específicamente del zacate liendrilla, mezquite y hojásén.

La fluorescencia clorofílica del zacate liendrilla y el hojásén fue medida en tres tiempos con un fluorómetro OS-30 (Opti-Science), a las 7:00, 15:00 y 19:00 horas. Se escogieron aleatoriamente 10 plantas diferentes, a las que se les colocó en las hojas superiores cámaras de obscuridad por 5 a 10 minutos. Luego se midió la fluorescencia clorofílica.

Para el muestreo de la fluorescencia del mezquite se escogieron aleatoriamente sólo cinco plantas debido a que la población de mezquite en esta área de estudio era menor de 10. En cada planta de mezquite se colocaron dos cámaras de obscuridad, donde en cada cámara se midió la fluorescencia.

Después de medir fluorescencia se midió la temperatura de las hojas adyacentes, la temperatura del suelo desnudo y la temperatura bajo la planta con un termómetro de sensor remoto marca Raytex. Se tomaron medidas de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) con un Quantrum (Spectrum Technologies, Inc). La humedad relativa se midió con un higrómetro Hygrocheck colocando a un centímetro sobre el nivel del suelo en áreas no cubiertas con vegetación. Se tomaron dos muestras de suelo a 30 cm de profundidad y se determinó el porcentaje de humedad que contenía. La precipitación se midió con un pluviómetro de 14 cm de diámetro colocado a 1.5 m de distancia del suelo.

RESULTADOS Y DISCUSION

El tipo de vegetación de mayor amplitud encontrado, es el matorral desértico micrófilo. La composición florística y elementos de análisis de la misma densidad, cobertura, y valor de importancia se presentan en el Cuadro 1.

La Figura 2 muestra las fechas con los valores de Fv/Fm donde se encontraron las máximas y mínimas tasas de Fv/Fm en zacate liendrilla. En la Figura 3 se presentan las temperaturas de las hojas de estas fechas. Se encontró la tendencia esperada de menor Fv/Fm al medio día (Cuadro 2), lo cual indica una reducción en la tasa de la fotosíntesis. El 14 de octubre la Fv/Fm se incrementó conforme avanzaba el día, por lo que la fluorescencia mayor se observó a las 19:00 h (Cuadro 2). Este resultado puede ser debido a que las temperaturas fueron menores en los tres tiempos de muestreo, por lo tanto, aunque la RFA fue alta ya no se fotoinactivó la gramínea por lo que la temperatura tiene un papel importante en la respuesta fotosintética de la planta a este factor ambiental.

Los resultados de Fv/Fm menor al medio día está relacionada con las temperaturas mayores a esta hora. El mayor contenido de humedad en el suelo efecto la fluorescencia clorofílica ya que se tuvo una mayor tasa de Fv/Fm con altos contenidos de humedad.

Cuadro 1. Composición florística y valor de importancia del matorral micrófilo inerme.

| Especie | Densidad rel. % | Dominancia rel % | Importancia % |
|-------------------------|-----------------|------------------|---------------|
| Larrea tridentata | 46.25 | 50.25 | 142.75 |
| Cordia greggii | 12.5 | 24.91 | 49.91 |
| Flourensia cernua | 11.25 | 9.81 | 32.31 |
| Opuntia leptocaulis | 8.75 | 0.86 | 18.36 |
| Krameria grayi | 6.25 | 4.02 | 16.52 |
| Opuntia rufida | 5 | 1.88 | 11.88 |
| Prosopis glandulosa | 1.25 | 4.86 | 7.36 |
| Mammillaria spp. | 2.5 | 0.02 | 5.02 |
| Acacia vernicosa | 1.25 | 1.93 | 4.43 |
| Celltis pallida | 1.25 | 0.72 | 3.22 |
| Echinocereus pectinatus | 1.25 | 0.65 | 3.15 |
| Jatropha dioica | 1.25 | 0.08 | 2.58 |
| Muhlenbergia porteri | 1.25 | 0.01 | 2.51 |
| TOTALES | 100 | 100 | 300 |

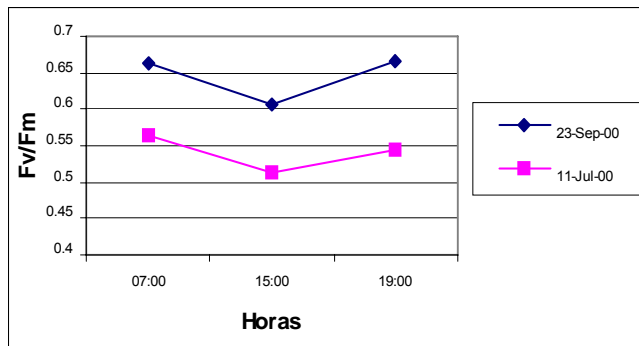


Figura 2. Fechas donde se encontraron las máximas y mínimas tasas de Fv/Fm en Zacate liendrilla durante el período de estudio

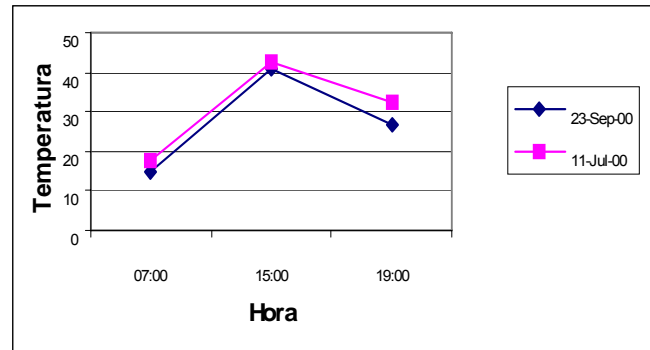


Figura 3. Temperatura de las hojas de zacate liendrilla durante las fechas de muestreo donde se detectaron las tasas máximas y mínimas de Fv/Fm .

Cuadro 2. Tasa de Fluorescencia variable y fluorescencia máxima (Fv/Fm) durante el periodo de estudio en zacate liendrilla en el Ejido Pasaje, Municipio de Cuencamé, Dgo.

| Fecha | Hora | | | | | |
|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 7:00 | | 15:00 | | 19:00 | |
| | x | D. E. | x | D. E. | x | D. E. |
| 11-Jul-00 | 0.564 | 0.089 | 0.514 | 0.111 | 0.544 | 0.072 |
| 15-Jul-00 | 0.583 | 0.044 | 0.564 | 0.082 | 0.591 | 0.033 |
| 19-Jul-00 | 0.594 | 0.024 | 0.591 | 0.032 | 0.599 | 0.054 |
| 23-Jul-00 | 0.599 | 0.044 | 0.542 | 0.123 | 0.601 | 0.032 |
| 05-Ago-00 | 0.625 | 0.029 | 0.559 | 0.059 | 0.599 | 0.079 |
| 13-Ago-00 | 0.594 | 0.068 | 0.565 | 0.031 | 0.608 | 0.077 |
| 19-Ago-00 | 0.629 | 0.039 | 0.583 | 0.085 | 0.625 | 0.029 |
| 26-Ago-00 | 0.645 | 0.014 | 0.581 | 0.113 | 0.624 | 0.029 |
| 02-Sep-00 | 0.646 | 0.024 | 0.628 | 0.084 | 0.613 | 0.042 |
| 23-Sep-00 | 0.662 | 0.018 | 0.607 | 0.089 | 0.667 | 0.029 |
| 30-Sep-00 | 0.615 | 0.032 | 0.537 | 0.098 | 0.599 | 0.049 |
| 07-Oct-00 | 0.627 | 0.037 | 0.551 | 0.048 | 0.585 | 0.033 |
| 14-Oct-00 | 0.541 | 0.107 | 0.561 | 0.081 | 0.621 | 0.049 |

D. E. Desviación estándar

Cuadro 3. Temperatura foliar (° C) al momento de medir fluorescencia durante el periodo de estudio de del zacate liendrilla en el Ejido Pasaje Municipio de Cuencamé, Dgo.

| Fecha | Hora | | | | | |
|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 7:00 | | 15:00 | | 19:00 | |
| | X | D. E. | x | D. E. | x | D. E. |
| 11-Jul-00 | 17.55 | 0.877 | 42.47 | 4.727 | 32.18 | 1.805 |
| 15-Jul-00 | 14.01 | 0.547 | 47.03 | 5.799 | 34.26 | 3.144 |
| 19-Jul-00 | 20.46 | 2.849 | 47.72 | 4.704 | 33.82 | 2.174 |
| 23-Jul-00 | 15.28 | 0.643 | 47.85 | 3.397 | 31.74 | 1.459 |
| 05-Ago-00 | 16.47 | 0.408 | 31.90 | 2.997 | 20.81 | 0.595 |
| 13-Ago-00 | 14.52 | 0.509 | 39.82 | 3.679 | 26.92 | 0.687 |
| 19-Ago-00 | 10.82 | 0.534 | 44.86 | 6.899 | 30.07 | 1.831 |
| 26-Ago-00 | 12.85 | 0.579 | 37.47 | 3.117 | 31.52 | 2.478 |
| 02-Sep-00 | 13.94 | 0.29 | 43.73 | 5.273 | 28.98 | 1.367 |
| 23-Sep-00 | 14.51 | 0.587 | 41.08 | 5.671 | 26.82 | 2.431 |
| 30-Sep-00 | 6.41 | 0.741 | 36.34 | 7.698 | 23.82 | 2.286 |
| 07-Oct-00 | 14.71 | 0.403 | 29.63 | 1.976 | 17.93 | 0.914 |
| 14-Oct-00 | 9.36 | 0.529 | 32.07 | 4.498 | 20.32 | 1.521 |

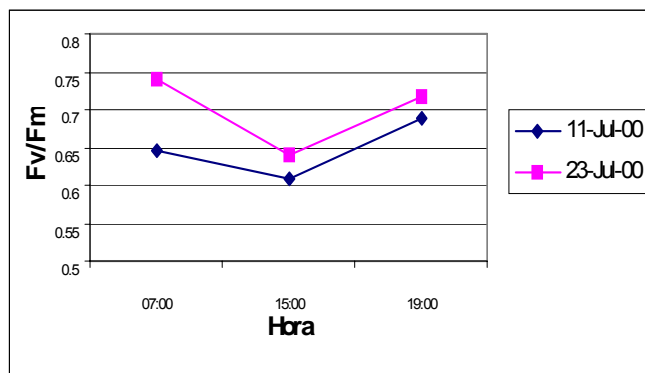


Figura 4. Fechas donde se encontraron las máximas y mínimas tasas de Fv/Fm del hojaseén durante el período de estudio.

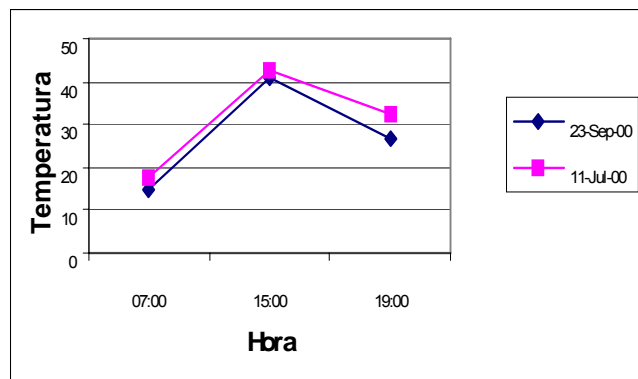


Figura 5. Temperatura foliar del hojaseén durante las fechas de muestreo donde se detectaron las tasas máximas y mínimas de Fv/Fm .

La radiación fotosintéticamente activa (RFA) esta relacionada con la tasa de Fv/Fm, debido a que al medio día es cuando se presenta la menor tasa de Fv/Fm y la mayor RFA. En la humedad relativa la tendencia que se observó fue mayor en la mañana, y en la tarde y menor al medio día. La temperatura del suelo sin cubierta vegetal alcanzó temperaturas mayores de 60 ° C al medio día lo que hace imposible que germinen gramíneas u otra clase de vegetación fuera del microhábitat que genera la cubierta de los arbustos.

En al Figura 4 se observan las dos fechas que tuvieron los valores máximos y mínimos de Fv/Fm en el hojaseén, y en la Figura 5 las temperaturas de las hojas en estas dos fechas de muestreo. Se observó al igual que la gramínea la tendencia esperada de menor Fv/Fm al medio día. La temperatura está relacionada con la fluorescencia, ya que a mayor temperatura la tasa de Fv/Fm decreció. Se presentó una mayor tasa de Fv/Fm cuando se presentó una mayor humedad en el suelo.

Los resultados encontrados están de acuerdo con los de Thiele *et al.* (1998), quienes reportan que durante períodos de alta radiación alrededor del mediodía (máxima densidad de flujo de fotones 1900 mmol m⁻² s⁻¹) las hojas experimentaron la fotoinhibición esperada, por un decline en Fv/Fm. Ya que la luz, agua, y temperatura son los factores más determinantes en el crecimiento de las plantas (Jagtap *et al.* 1998), y que altos niveles de energía solar en conjunción con déficit de agua y otros factores causan fotoinhibición (Lovelock y Winter, 1996, Jagtap *et al.* 1998). La reducción de Fv/Fm fue causada debido a una combinación de los siguientes factores : la influencia de la alta RFA, las altas temperaturas, y también del estrés hídrico si se considera que esta área recibe en promedio 300 mm anuales, ocurriendo la mayor parte en el verano, y que

en el período e estudio solo se recibieron 136 mm. La precipitación fue muy baja durante el periodo de estudio, la mayor se presentó el 2 de agosto con 31.83 mm y la menor fue el 6 de Julio con 0.06 mm.

Es importante mencionar que de acuerdo a Lambers *et al.* (1998), el 98% de la radiación emitida por el sol es de una longitud de onda de 300-3000nm, donde la radiación ultravioleta (UV 300-400 nm) es alrededor del 7% y es dañina para las plantas; alrededor de la mitad de la radiación solar es RFA (400-700 nm) absorbiendo las hojas verdes el 85% de esta radiación, además de que la radiación infrarroja (IR) es de 700-3000 nm donde IR de 700-1200 nm es reflejada o transmitida por la hoja y que IR de 1200-3000 nm es en gran medida absorbida por el agua de la hoja, resultando que el 50% de la IR es absorbida por la hoja. Todo esto indica que la temperatura de la hoja medida en este estudio es una combinación de todas estas longitudes de onda que se manifiestan en las hojas muestreadas. También parece que el aumento de la temperatura de la hoja se puede deber a causas como el cierre parcial o total de los estomas para evitar la transpiración por las altas demandas de agua del medio ambiente, entonces así, el agua se queda en la hoja y absorbe IR de la longitud de onda ya mencionado provocando un calentamiento de la hoja aunado a la RFA que no fue usada como reacción fotoquímica y que se disipa como calor (Pospisil, 1997, Masojídek *et al.* 1999, He *et al.* 2001, Müller *et al.* 2001).

En el mezquite, la fluorescencia solo se midió por la mañana, por lo cual no fue posible detectar fotoinhibición al mediodía. La tasa Fv/Fm se mantuvo constante durante el periodo de estudio. La temperatura también se mantuvo constante a excepción del 11 y 19 de Julio, que es cuando fue mayor (19.11°C y 20.1°C) (Cuadro 4), lo cual indica que hay una posible fotoinhibición debido a bajas temperaturas en la mañana (Krivosheeva *et al.* 1996).

Cuadro 4. Temperatura foliar del Mezquite durante el período de estudio Ejido Pasaje Municipio Cuencamé, Dgo.

| Fecha | x | D. E. |
|-----------|-------|-------|
| 11-Jul-00 | 19.11 | 0.528 |
| 15-Jul-00 | 16.31 | 0.166 |
| 19-Jul-00 | 20.1 | 0.071 |
| 23-Jul-00 | 15.28 | 0.658 |
| 05-Ago-00 | 17.36 | 0.647 |
| 13-Ago-00 | 15.96 | 0.267 |
| 19-Ago-00 | 12.65 | 0.638 |
| 26-Ago-00 | 16.91 | 0.633 |
| 2-Sep-00 | 13.21 | 0.897 |
| 09-sep-00 | 14.12 | 0.423 |
| 23-Sep-00 | 14.23 | 0.469 |
| 30-Sep-00 | 14.69 | 3.021 |
| 07-Oct-00 | 16.36 | 0.733 |
| 14-Oct-00 | 12.62 | 0.513 |

D. E. Desviación estándar

CONCLUSIONES

La combinación alta temperatura y alta intensidad de luz provoca fotoinhibición en el aparato fotosintético del zacate liendrilla y el hojásén, la cual fue detectada con una disminución en la tasa Fv/Fm alrededor del medio día en hojas adaptadas a la oscuridad.

En mezquite la tasa Fv/Fm fue más alta cuando la temperatura foliar fue alrededor de 20° C en la mañana, bajando la tasa cuando decrece la temperatura de las hojas, lo que indica que bajas temperaturas fotoinhiben la actividad fotosintética del mezquite.

LITERATURA CITADA

- Aro E. M.; McCaffery, S. and Anderson J.M. 1993a. Photoinhibition and D1 protein degradation in peas acclimated to different growth irradiances. *Plant Physiol.* 103:835-843.
- Aro E. M.; Virgin, I. and Anderson, B. 1993b. Photoinhibition of photosystem II. inactivation, protein damage and turnover. *Biochimica et Biophysica Acta* 1143:113-134.
- Gray G. R.; Savitch, L.V.; Ivanov, A.G. and Huner N., P.A.. 1996. Photosystem II . excitation pressure and development of resistance to photoinhibition. II. Adjustment of photosynthetic capacity in winter wheat and winter rye. *Plant Physiol.* 110:61-71.
- He Q.; Dolganov, N.; Björkman, O. and Grossman, R. 2001. The high light- inducible polypeptides in *Synechocystis* PCC6803. *The Journal of Biological Chemistry* 276:306-314.
- Jagtap V.; Bhargava, S.; Streb, P. and Feierabend, J. 1998. Comparative effect of water, heat and light stresses on photosynthetic reactions in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Journal of Experimental Botany* 49: 1715-1721.
- Krause G. H. 1988. Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiologia Plantarum* 74:566-574.
- Krause G. H., and Weis, E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42:313-349.
- Krivosheeva A., Tao D., L.; Ottander, C.; Wingsle, G.; Dube, S. L. and Öquist, G. 1996. Cold acclimation and photoinhibition of photosynthesis in Scots pine. *Planta* 200:296-305.
- Lambers H., Chapin III, F. S. and Pons, T. L. 1998. *Plant Physiological Ecology.* Springer-Verlag. New York.
- Leitsch J.; Schenettger, B; Critchley, C. and Krause, G.H. 1994. Two mechanisms of recovery from photoinhibition in vivo: Reactivation of photosystem II related and unrelated to D-protein turnover. *Planta* 194:15-21.
- Lovelock C. E., and Winter, K. 1996. Oxygen-dependent electron transport and protection from photooinhibition in leaves of tropical tree species. *Planta* 198:580-587.
- Masojídek J.; Torzillo, G.; Koblík, M.; Kopecký, J.; Bernardini, P.; Sacchi, A. and Komenda, J. 1999. photoadaptation of two members of the Chlorophyta (*Scenedesmus* and *Chlorella*) in laboratory and outdoor cultures: changes in chlorophyll fluorescence quenching and the xanthophyll cycle. *Planta* 209:126-135.
- Müller P. X.; Li., P. and Niyogi, K. K. 2001. Non Photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiology* 125:1558-1566
- Pospisil, P. 1997. Mechanisms of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching in higher plants. *Photosynthetica* 34:343-355.
- Powles S.B. 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35:15-44.
- Prezelin B. B., and Nelson, N. B. 1997. The formation of ATP and reducing power in the light. *In: Plant Metabolism.* DT Dennis, DH Turpin, DD Lefebvre, and DB Layzell (eds). 2nd edition. Longman . Singapore. pp. 274-285.
- Ribas-Carbo M.; Aroca, R.; Gonzalez-Meler, M. A.; Irigoyen, J. J. and Sanchez-Diaz, M.. 2000. The electron partitioning between the cytochrome and alternative respiratory pathways during chilling recovery in two cultivars of maize differing in chilling sensitivity. *Plant Physiol.* 122:199-204.
- Russell A.W., Critchley, C.; Robinson, S. A.; Robinson, S. A.; Franklin, L. A.; Seaton, G. R.; Chow, W.S.; Anderson, J.M. and Osmond, C.B. 1995. Photosystem II regulation and dynamics of the chloroplast D1 protein in *Arabidopsis* leaves during photosynthesis and photoinhibition. *Plant Physiol.* 107:943-952.
- Schlesinger W.H.; Reynolds, J.F.; Cunningham, G.L.; Huenneke, L.F.; Jarrell, W.M.; Virginia, R.A. and Whitford, W.G. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science* 247:1043-1048.
- Senock R.S.; Devine, D.L.; Sisson, W.B. and Donart, G.B. 1994. Ecophysiology of three C₄ perennial grasses in the northern Chihuahuan desert. *The Southwestern Naturalist* 39:122-127.
- Taiz L., and Zeiger, E. 1998. *Plant Physiology.* 2^{ed}. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, MA.
- Thiele A., Krause, G. H. and Winter, K. 1998. *In situ* study of photoinhibition of photosynthesis and xanthophylls cycle activity in plants growing in natural gaps of the tropical fores. *Aust. J. Plant Physiol.* 25:189-195.