



UNIVERSIDAD DE SONORA

**DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y
TECNOLÓGICAS**

POSGRADO EN BIOCENCIAS

CARACTERIZACIÓN DE ATRIBUTOS ECOFISIOLÓGICOS Y ESTEQUIOMÉTRICOS EN COMUNIDADES VEGETALES DE LA REGIÓN CENTRAL DE SONORA

TESIS

que para obtener el grado de:

MAESTRA EN BIOCENCIAS

presenta:

DELIA MARINA ACUÑA ACOSTA

Hermosillo, Sonora, México

07 de agosto de 2020

Universidad de Sonora

Repositorio Institucional UNISON



**"El saber de mis hijos
hará mi grandeza"**



Excepto si se señala otra cosa, la licencia del ítem se describe como openAccess

Hermosillo, Sonora a 27 de abril del 2021.

Asunto: Cesión de derechos

**UNIVERSIDAD DE SONORA
P R E S E N T E.**

Por este conducto hago constar que soy autor y titular de la obra denominada CARACTERIZACIÓN DE ATRIBUTOS ECOFISIOLÓGICOS Y ESTEQUIOMÉTRICOS EN COMUNIDADES VEGETALES DE LA REGIÓN CENTRAL DE SONORA, en los sucesivo LA OBRA, realizada como trabajo terminal con el propósito de obtener el Grado de Maestra en Biociencias, en virtud de lo cual autorizo a la Universidad de Sonora (UNISON) para que efectúe la divulgación, publicación, comunicación pública, distribución, distribución pública, distribución electrónica y reproducción, así como la digitalización de la misma, con fines académicos o propios de la institución y se integren a los repositorios de la universidad, estatales, regionales, nacionales e internacionales.

La UNISON se compromete a respetar en todo momento mi autoría y a otorgarme el crédito correspondiente en todas las actividades mencionadas anteriormente.

De la misma manera, manifiesto que el contenido académico, literario, la edición y en general cualquier parte de LA OBRA son de mi entera responsabilidad, por lo que deslindo a la UNISON por cualquier violación a los derechos de autor y/o propiedad intelectual y/o cualquier responsabilidad relacionada con la OBRA que cometa el suscrito frente a terceros.

ATENTAMENTE

Marina Acuña Acosta

Delia Marina Acuña Acosta


LIC. GILBERTO LEÓN LEÓN
Abogado General
UNIVERSIDAD DE SONORA

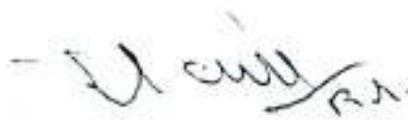
APROBACIÓN

Los miembros del Comité designado para revisar la tesis intitulada "Caracterización de atributos ecofisiológicos y estequiométricos en comunidades vegetales de la región central de Sonora" presentada por la Biól. Delia Marina Acuña Acosta, la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito parcial para obtener el grado de Maestra en Biociencias con Especialidad en Ecología y Sustentabilidad de Zonas Áridas.



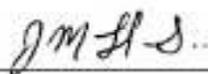
Dr. Alejandro Emilio Castellanos Villegas

Director



Dr. José Raúl Romo León

Secretario



Dr. José Manuel Llano Sotelo

Sinodal interno



Dra. Ángela Corina Hayano Kanashiro

Sinodal interno



Dra. Clara Leonor Tinoco Ojanguren

Sinodal externo

DEDICATORIA

A quien siempre me dedicó de su tiempo para prepararme una taza de café y desayunos por las mañanas. A quien abracé con mucho amor antes de irme a la universidad todos los días. A quien me transmitió su amor por la naturaleza, el mar y la pesca.

*A mi tatita **Jesús Acuña Esparza**†*

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) el otorgamiento de la beca la cual me brindó el sustento económico y permitió el desarrollo del presente trabajo de investigación.

A la Universidad de Sonora, en específico al Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, y a la Maestría en Biociencias, quienes me brindaron una formación académica íntegra y pusieron a mi disposición la infraestructura necesaria para llevar a cabo las actividades realizadas durante mi maestría.

A mi director de tesis, **Dr. Alejandro Emilio Castellanos Villegas**, por la confianza brindada y por permitirme realizar esta investigación, de nuevo, bajo su asesoría. Gracias por todo su apoyo, paciencia, dedicación y vocación de enseñanza, por toda su sabiduría, tanto académica como de la vida, pero sobre todo gracias por la amistad. ¡Muchas gracias doc!

A mis sinodales, **Dr. José Manuel Llano Sotelo**, **Dr. José Raúl Romo León**, **Dra. Clara Leonor Tinoco Ojanguren** y **Dra. Ángela Corina Hayano Kanashiro**, por el apoyo brindado, las aportaciones y oportunos comentarios acerca del trabajo, que lo enriquecieron en gran medida. Un especial agradecimiento al **Dr. José Llano** por su apoyo y dirección en las actividades dentro del laboratorio de Ecofisiología Vegetal.

Muchas gracias a los **Srs. Luis Sierra Maldonado** del Rancho El Churi y **Alejandro Morales Aguilar** del Rancho San Judas por permitirnos el uso de sus instalaciones para realizar este trabajo de investigación. Agradezco mucho a mi amigo, el **Dr. César Hinojo**, quien con paciencia me asesoró en el uso del equipo de fotosíntesis y en el manejo de los datos, sin su ayuda me hubiese sido muy difícil lograrlo.

Muchas gracias a mis amigas del laboratorio que me hicieron pasar momentos de distracción muy divertidos durante este tiempo. Especialmente a mis compañeras de generación, **Kathya** y **Masuly**, por siempre apoyarnos durante los momentos de mayor estrés, también a **Milagros**, **Fernanda**, y las chicas del bunker, **Lara**, **Sara** y **Sofía**, por las pláticas y experiencias compartidas. Agradezco mucho a mi amigo **Enrique** y de nuevo a **Kathya**, quienes me apoyaron enormemente durante los muestreos en campo.

Gracias a todas aquellas personas que encontré en este maravilloso y a veces complicado camino de hacer ciencia e investigación. A aquellos, mis amigos que siempre se preocuparon, me animaron y motivaron a lo largo de esta gran experiencia, gracias infinitas, especialmente a ti **Isaac**, por ser un gran amigo y siempre estar en disposición de ayudarme, especialmente a ti **Martín Centeno**, porque a pesar de la distancia siempre estuviste ahí, brindándome tu cariño, amistad incondicional y un jalón de orejas cuando me lo merecía, especialmente a ti **Milka**, por ser una gran amiga, quien con los mejores consejos me ha ayudado a salir adelante.

A **Carlos Alberto**, sin ti esto no hubiese sido igual. Gracias por siempre estar ahí y caminar conmigo por el camino de la vida, por compartir conmigo tantos momentos de diversión y felicidad. Gracias por escucharme, apoyarme y animarme siempre que lo necesité, por brindarme tu mano cuando caí. Nunca podré agradecerte lo suficiente todo lo que haces por mí. ¡Gracias por todo!

Un agradecimiento infinito a toda mi familia, a mi mamá **Delia** y a mi papá **Oscar**, que, sé que lo han dado todo por mí, por la familia. A mis hermanas y hermano, **Marisol**, **Perla**, **Brissa** y **Oscar**, porque son mi motivo para nunca rendirme. Gracias especialmente a **Brissa** y **Perla** por ayudarme con el tratamiento de muestras en el laboratorio, espero lo hayan disfrutado tanto como yo. Gracias a mi nani **Gloria** por el cariño, los regaños y el interminable apoyo, a mi tati **Jesús**[†], quien me enseñó que los hombres de bien existen y que, aunque no eras perfecto, siempre diste lo mejor de ti. Gracias por cuidar de mí y animarme siempre con tus bromas. Estos ocho años siendo parte de su hogar han marcado completamente mi vida, gracias por adoptarme como su hija más que como una nieta. Gracias también a mi tía **Brendita**, por siempre ver por mí y ser una bendición muy grande en mi vida.

Me reconozco afortunada de haber encontrado personas a las que admiro por sus consejos y juicio, su sentido del humor y visión valerosa.

¡Muchas gracias a todos!

RESUMEN

Las plantas de zonas áridas y semiáridas han desarrollado diversas estrategias para sobrevivir a las condiciones hostiles del ambiente, algunas de ellas relacionadas con el uso eficiente de los recursos limitados. Se ha reportado alto contenido de nitrógeno foliar en especies desérticas, el cual puede estar relacionado con el mejoramiento en la eficiencia en el uso del agua o procesos de fotoprotección, pero aún las evidencias no son claras. En este contexto, en el presente trabajo se evaluaron atributos ecofisiológicos (propiedades fotosintéticas, eficiencia en el uso del agua y nutrientes (EUA, EUN, EUP), fluorescencia de la clorofila, pigmentos y nutrientes foliares) y estequiométricos (C:N:P) en especies dominantes de dos comunidades vegetales en la región central de Sonora, con el objetivo de caracterizar el efecto de la aridez sobre los atributos de las especies y tipos funcionales de las comunidades en un gradiente. El estudio se realizó durante agosto-septiembre de 2019, se midieron atributos en condiciones de campo y se analizó material vegetal en laboratorio. Se encontraron amplios rangos en los atributos, con mayor variabilidad en atributos fotosintéticos, EUA, EUN, EUP y parámetros de la fluorescencia. La comunidad árida presentó mayor diferenciación de los tipos funcionales en la mayoría de los atributos, relacionado posiblemente al nicho ecológico y procesos de competencia por la escasez de recursos. Las especies y tipos funcionales mostraron diferentes estrategias conservativas y adquisitivas en ambos sitios a partir de los atributos determinados. Así como gran importancia de especies leguminosas en las comunidades. Los resultados de ACP muestran asociación de la comunidad semiárida con disipación de fotones, N_{mass} y EUA_{inst} ; mientras que, la comunidad árida, presentó asociación con A_{mass} , EUN, C:P y N:P. Estos resultados muestran que, en esta región, los atributos a nivel comunidad no reflejan el efecto de la aridez esperado, pero si en tipos funcionales.

ABSTRACT

Plants in arid and semi-arid lands have developed various strategies to survive stressful environmental conditions, some of them related to the efficient use of limited resources. High foliar nitrogen content has been reported in desert species, which may be related to the improvement in water use efficiency or photoprotective processes, but the evidence is still not clear. In this context, the present work evaluated ecophysiological traits (photosynthetic properties, water and nutrients use efficiency (EUA, EUN, EUP), chlorophyll fluorescence, foliar pigments and nutrients) and stoichiometric (C:N:P) in dominant species of two plant communities in the central region of Sonora, with the aim of characterizing the effect of aridity on the traits of the species and functional types of the communities in a gradient. The study was carried out during August-September 2019, attributes were measured under field conditions and plant material was analyzed in the laboratory. Wide ranges were found in the traits, with greater variability in photosynthetic traits, EUA, EUN, EUP and fluorescence parameters. The arid community presented greater differentiation of the functional types in most of the traits, possibly related to the ecological niche and processes of competition due to the scarcity of resources. The species and functional types showed different conservative and acquisitive strategies at both sites based on the determined attributes. As well as great importance of leguminous species in the communities. ACP results show association of the semi-arid community with photon dissipation, N_{mass} and EUA_{inst} ; while, the arid community, presented association with A_{mass} , EUN, C P and N:P. These results show that, in this region, the attributes at the community level do not reflect the expected aridity effect, but in functional types.

ÍNDICE GENERAL

	Página
APROBACIÓN	<i>i</i>
DEDICATORIA	<i>ii</i>
AGRADECIMIENTOS	<i>iii</i>
RESUMEN	<i>v</i>
ABSTRACT	<i>vi</i>
ÍNDICE DE FIGURAS	<i>ix</i>
ÍNDICE DE TABLAS	<i>xi</i>
INTRODUCCIÓN	1
I. ANTECEDENTES	4
I.1. Zonas áridas y semiáridas	4
I.1.1. Desierto Sonorense y la región central de Sonora (RCS)	5
I.2. Estrategias de las plantas y atributos funcionales	6
I.2.1. Atributos para enfrentar el estrés hídrico	7
I.2.2. Atributos ecofisiológicos: fotosíntesis y fluorescencia de la clorofila	8
I.2.2.1. Respuesta de la fotosíntesis a la luz	11
I.2.2.2. Atributos de la fluorescencia y protección del aparato	
fotosintético	12
I.2.3. Atributos de nutrientes y estequiometría ecológica	15
I.2.4. Atributos de eficiencia en el uso de agua y nutrientes en zonas áridas	17
I.3. Espectro económico de la hoja	18
I.4. Diversidad funcional y atributos a nivel comunidad	19
I.4.1. Tipos funcionales: fijación biológica de nitrógeno y tiempo de vida	
de la hoja	20
II. HIPÓTESIS	22
III. OBJETIVOS	23
III.1. Objetivo general	23
III.2. Objetivos específicos	23
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	24
IV.1. Área de estudio	24
IV.1.1. Comunidades vegetales	24
IV.2. Muestreo y mediciones de atributos en campo	26
IV.2.1. Medición de atributos fotosintéticos	27
IV.2.2. Fluorescencia de la clorofila	29
IV.2.3. Colecta de hojas	29
IV.3. Determinaciones en laboratorio	30
IV.3.1. Área foliar específica	30

IV.3.2. Determinación de Clorofilas y Carotenos totales	30
IV.3.3. Contenido de nitrógeno, carbono y fósforo foliar	31
IV.4. Análisis estadísticos	32
V. RESULTADOS	34
V.1. Caracterización funcional de las comunidades vegetales	34
V.2. Atributos ecofisiológicos de las especies y tipos funcionales en cada comunidad	35
V.2.1. Atributos de la fotosíntesis, conductancia y transpiración	35
V.2.2. Curvas de respuesta fotosintética a la luz y al CO ₂	38
V.2.3. Atributos de la fluorescencia de la clorofila	41
V.2.4. Clorofilas y carotenos totales en las especies y tipos funcionales	45
V.3. Atributos estructurales, elementales y estequiométricos	48
V.3.1. Área foliar específica	48
V.3.2. Nutrientes foliares y estequiometría ecológica	49
V.3.3. Eficiencia en el uso del agua y nutrientes	53
V.3.4. Diferencias y variabilidad entre los atributos ecofisiológicos y estequiométricos a nivel comunidad	55
V.4. Análisis de las correlaciones de atributos funcionales	58
V.4.1. Relaciones bivariadas de atributos del espectro económico de la hoja, estequiométricos y ecofisiológicos	60
V.4.2. Análisis de componentes principales entre las comunidades	63
VI. DISCUSIÓN	67
VI.1. Atributos y estrategias de los tipos funcionales y especies de las comunidades del gradiente	67
VI.2. Efecto de la aridez en los atributos ecofisiológicos y estequiométricos a nivel comunidad	75
VI.3. Efecto de la irradiancia y el estrés lumínico en los atributos de las comunidades	80
V.4. Relación nitrógeno-fotosíntesis	83
VI. CONCLUSIONES	85
VII. LITERATURA CITADA	86
VIII. APÉNDICE	100

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA		PÁGINA
1	Estructura de la hoja y cloroplastos.	10
2	Curva de asimilación de CO ₂ a la luz.	12
3	Climograma de cada comunidad vegetal.	25
4	Mapa del área de estudio y la clasificación del índice de aridez de De Martonne en la región central de Sonora.	26
5	Composición de los tipos funcionales con base en tiempo de vida de la hoja (Cad=caducifolia, Per=perennifolia) y fijación de nitrógeno (NF=no fijadora, FBN=fijadora biológica de nitrógeno) de las comunidades vegetales.	34
6	Atributos de la fotosíntesis entre tipos funcionales de cada comunidad. Letras diferentes indican diferencias significativas dentro de cada sitio $p \leq 0.05$.	37
7	Curvas de respuesta fotosintética a la luz de las especies en cada comunidad. a) y b) son las curvas de la comunidad árida (SJ) y la pendiente inicial respectivamente, c) y d) son las curvas para la comunidad semiárida (EC) y la pendiente inicial respectivamente. Las curvas se modelaron con los datos de mejor ajuste utilizando tres diferentes curvas.	39
8	Parámetros del rendimiento fotoquímico y del flujo de fotones entre tipos funcionales en las dos comunidades. Letras diferentes indican diferencias significativas dentro de cada sitio $p \leq 0.05$.	44
9	Contenido de pigmentos foliares en los tipos funcionales de cada comunidad. Letras diferentes indican diferencias significativas dentro de cada sitio $p \leq 0.05$.	47
10	Área foliar específica de tipos funcionales dentro de cada comunidad. Letras diferentes indican diferencias significativas dentro de cada sitio $p \leq 0.05$.	49
11	Nutrientes y proporciones estequiométricas foliares de tipos funcionales dentro de cada comunidad. Letras diferentes indican diferencias significativas dentro de cada sitio $p \leq 0.05$.	52
12	Eficiencia en el uso del agua y nutrientes de tipos funcionales dentro de cada comunidad.	54
13	Relaciones bivariadas entre atributos fotosintéticos, estequiométricos y bioquímicos todos transformados a logaritmo base 10 en especies de cada comunidad vegetal. Significancia estadística $p=0.05$ (*), $p<0.01$ (**), $p<0.001$ (***)	62

14	Análisis de componentes principales entre las dos comunidades vegetales. a) gráfica de vectores propios, b) gráfica de cargas por componente y c) componentes principales.	64
15	Análisis de componentes principales entre los tipos funcionales. Gráfica de vectores propios en a) EC y c) SJ, componentes principales de b) EC y d) SJ.	66
16	Comparación de la distribución de densidad de la tasa de fotosíntesis con base en área y la proporción C:N entre tipos funcionales de cada comunidad. Flechas negras en SJ indican inicio y término de las distribuciones de caducifolias fijadoras y perennifolias no fijadoras.	69
17	Cargas promedio por tipo funcional para a) la comunidad de SJ y b) EC. CP1= componente principal 1, CP2=componente principal 2.	73

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA		PÁGINA
1	Clasificación de algunas estrategias para las zonas áridas según tipos funcionales (TF).	7
2	Características climáticas y geográficas de los sitios de estudio. PMA= precipitación media anual (mm), TMA= temperatura media anual (°C).	25
3	Especies dominantes en cada sitio y sus respectivos tipos funcionales. NF= No fijadora de nitrógeno, F= Fijadora de nitrógeno, C= Caducifolia, P= Perennifolia.	27
4	Variables fotosintéticas en las especies de cada comunidad. A_{area} =Fotosíntesis con base en área ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), A_{mass} =Fotosíntesis con base en masa ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$), g_s = conductancia estomática ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), T_r =transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Se presenta la media \pm desviación estándar por especie ($n \approx 3$). NA=No aplica.	36
5	Parámetros obtenidos de las curvas de respuesta de la fotosíntesis a la luz en las especies de cada comunidad. ϕ es el rendimiento cuántico de la fotosíntesis ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1}$ fotones), R_o es la respiración en oscuridad ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), PCL es el punto de compensación de la luz ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y PSL es el punto de saturación de la luz ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Se presentan los valores representados por el mejor ajuste utilizando tres diferentes curvas, por lo que no se muestran desviación estándar en las especies.	40
6	Parámetros obtenidos de las curvas de respuesta de la fotosíntesis al CO_2 en las especies. $V_{\text{cmax}25}$ es velocidad de carboxilación máxima a 25°C ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), $J_{\text{max}25}$ es el transporte de electrones a 25°C ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Se presenta la media \pm desviación estándar por especie ($n \approx 3$). NA=No aplica.	41
7	Parámetros de la eficiencia cuántica del fotosistema II (F_v/F_m), y los índices de funcionamiento (PI_{abs} , PI_{tot}). Se presenta la media \pm desviación estándar por especie ($n \approx 5$). NA=No aplica.	42
8	Contenido de clorofila <i>a</i> (mg g^{-1}), clorofila <i>b</i> (mg g^{-1}), $\text{Chl } a/b$ = proporción clorofila <i>a</i> /clorofila <i>b</i> , Chl tot =clorofilas totales (mg L^{-1}) y Car tot =carotenos totales (mg L^{-1}) en las especies de cada comunidad. Se presentan la media \pm desviación estándar.	45

9	Área foliar específica ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) de las especies en cada comunidad. Se presentan media \pm desviación estándar.	48
10	C:N, N:P, y C:P en las especies de cada comunidad. Se presenta media \pm desviación.	50
11	Eficiencia en el uso del agua instantánea (EUA_{inst} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) e intrínseca ($\text{EUA}_{\text{intrin}}$, $\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) y eficiencia en el uso de nitrógeno (EUN , $\mu\text{mol CO}_2 \text{mg}^{-1} \text{N s}^{-1}$) y fósforo (EUP , $\mu\text{mol CO}_2 \text{mg}^{-1} \text{P s}^{-1}$) en especies dentro de cada comunidad.	53
12	Atributos ecofisiológicos y estequiométricos en cada comunidad. Se presentan medias \pm error estándar, medianas, coeficiente de variación (CV) y significancia estadística de la prueba.	56
13	Coeficientes de correlación (r) de Pearson entre atributos estequiométricos y ecofisiológicos (transformados a \log_{10}) en la comunidad semiárida EC.	58
14	Coeficientes de correlación (r) de Pearson entre atributos estequiométricos y ecofisiológicos (transformados a \log_{10}) en la comunidad árida SJ.	59
15	Rangos de los atributos medidos en este trabajo y su comparación con rangos reportados en la literatura.	68

INTRODUCCIÓN

Las zonas áridas y semiáridas ocupan alrededor de 40 % de la superficie terrestre, siendo el soporte para una gran parte de la población humana y de una gran diversidad de especies de planta y animales (Ezcurra, 2006). Diversos estudios ecológicos en dichas regiones se han centrado en el principal controlador para los organismos vivos: el agua (Huxman *et al.*, 2004; Noy-Meir, 1973). Sin embargo, este marco conceptual ha sido considerado simplista, ya que existen otros factores como la impredecibilidad de la precipitación, la alta irradiancia, las temperaturas extremas y la baja disponibilidad de nutrientes, que pueden ser limitantes per se y/o cavarían con los escasez de agua (Austin, 2011; Gibson y Rundel, 2012). Por lo tanto, gradualmente, el enfoque en estas regiones se ha expandido a otros puntos de vista ecofisiológicos y estructurales.

Para afrontar con éxito los largos periodos de sequía y las condiciones hostiles del medio, las especies desarrollaron diversas adaptaciones que generalmente se asocian con la eficiencia en el uso del agua mediante la optimización de la fotosíntesis y la transpiración (Granados-Sánchez *et al.*, 1998). Pero, además, a través de esas adaptaciones deben compensar la inversión para la ganancia de carbono y, asegurar otros mecanismos de sobrevivencia como la protección contra otros factores abióticos y/o bióticos.

El conjunto de características morfológicas, fisiológicas o fenológicas que impactan positivamente la adecuación de las especies son llamados atributos funcionales (Violle *et al.*, 2007). Algunos atributos como la fotosíntesis (A_{mass}), la respiración (R_o), nitrógeno foliar (N_{mass}), fósforo foliar (P_{mass}), área foliar específica (AFE) y tiempo de vida de la hoja (caducifolias, perennifolias) se han interrelacionado mediante estudios a nivel global, evidenciando dos estrategias económicamente importantes en el uso de recursos: las estrategias adquisitivas y conservativas, asegurando que la ganancia de carbono sea suficiente para recuperar la inversión en la construcción de la hoja. Siendo estos atributos, además, relacionados con patrones climáticos y biogeoquímicos, el cambio climático, el uso de suelo y los efectos de los intercambios bióticos, mostrando una gran variabilidad en la respuesta de las plantas a través de gradientes ambientales (Wright *et al.*, 2004; Westoby y Wright, 2006).

Los nutrientes, en particular el nitrógeno (N) y el fósforo (P), como atributo funcional, son elementos vitales para el desarrollo y funcionamiento de las plantas (Sternier y Elser, 2002). En suelos desérticos, el nitrógeno suele encontrarse de manera escasa y heterogénea, debido a que la baja disponibilidad de agua afecta los procesos microbiológicos encargados de la mineralización (García-Moya y McKell, 1970). Por lo tanto, al igual que el agua, es también un recurso limitado que puede afectar negativamente el funcionamiento de las plantas. Para conocer la limitación de nutrientes en un organismo, la estequiometría ecológica es una herramienta muy utilizada, dado que estudia la proporción de los elementos químicos clave como C, N y P y aporta información valiosa sobre las condiciones nutricionales de la planta (Sternier y Elser, 2002). La estequiometría ecológica en las plantas se ha relacionado fuertemente con gradientes climáticos como precipitación y temperatura (Yang *et al.*, 2016), pero, las explicaciones ecofisiológicas de estos patrones son limitadas y poco conocidas (Castellanos *et al.*, 2018).

La precipitación variable e impredecible de las zonas áridas, ha generado la necesidad en las plantas de desarrollar mecanismos de fotoprotección contra la irradiación, la cual se mantiene relativamente constante a lo largo de los diferentes periodos de sequía-humedad. Una manera de proteger la maquinaria fotosintética es mediante mecanismos bioquímicos como la disipación térmica por medio del ciclo de las xantófilas (Yamori, 2016). Estos procesos bioquímicos de las plantas se han relacionado fuertemente con los parámetros de la fluorescencia de la clorofila (Strasser *et al.*, 2000). Entre ellos, la eficiencia cuántica del PSII (F_v/F_m) que se ha utilizado para medir el rendimiento fotoquímico de plantas a diferentes niveles de estrés y, los índices de funcionamiento, PI_{abs} y PI_{tot} , que proveen información sobre la vitalidad de la planta (Strasser *et al.*, 2000). La fluorescencia es una técnica rápida y no invasiva que permite conocer el estado fotoquímico actual y las relaciones de la emisión de luz con procesos del aparato fotosintético de la planta (Goltsey *et al.*, 2016).

A pesar de la gran importancia de estudiar atributos ecofisiológicos foliares de las especies, los más reportados a nivel global son atributos categóricos como forma de vida, tipo de madera, tipo de hoja y ruta fotosintética (Kattge *et al.*, 2020). Actualmente, el estudio de atributos ha incrementado constantemente en la base de datos global “TRY” (Kattge *et al.*, 2011) creciendo sustancialmente de 1.2 millones (versión 1) a 11.8 millones de entradas (versión 5) (Kattge *et al.*, 2020). Siendo los trópicos las regiones con mayor número de especies reportadas,

mientras que los subtrópicos son menos representadas. En el sur de México el número de sitios de reportes ha incrementado, pero, en la región de estudio el número es muy restringido, por lo tanto, la porción del Desierto Sonorense en el estado de Sonora no está bien representada comparada con la porción que se encuentra en Estados Unidos.

Particularmente, la región central de Sonora presenta un marcado gradiente de zonas áridas y semiáridas pertenecientes al Desierto Sonorense. Contrastando con otros desiertos, las características climáticas, geográficas y biológicas hacen que gran parte de la flora de esta región este compuesta por taxa de origen tropical, incluyendo especies leguminosas y caducifolias que pueden tener un importante papel en el funcionamiento de las comunidades bióticas (Rzedowski, 2006; Laity, 2009; Castellanos *et al.*, 2010). Sin embargo, en términos generales, aún es limitado el conocimiento ecológico-fisiológico de especies nativas de la región (Castellanos-Villegas *et al.*, 2010).

En este contexto, el presente trabajo se enfocó en analizar atributos ecofisiológicos y estequiométricos en hojas de especies nativas dominantes de dos comunidades con diferente grado de aridez en la región central de Sonora, una comunidad donde las condiciones áridas imperan y otra comunidad donde las condiciones son semiáridas. Para dilucidar el efecto de la aridez sobre la eficiencia en el uso de los recursos, las relaciones estequiométricas, las capacidades fotosintéticas y observar el rol de los atributos fotoquímicos relacionados con la fotoprotección, en especies y tipos funcionales dominantes de cada comunidad. Lo que permite reconocer la importancia de comprender mejor las estrategias y el comportamiento de las especies nativas y los tipos funcionales de las comunidades desérticas del Desierto Sonorense, principalmente en un contexto donde las condiciones de aridez están incrementando debido al cambio global.

I. ANTECEDENTES

I.1. Zonas áridas y semiáridas

Aún con condiciones ambientales extremas para los organismos vivos, las zonas áridas y semiáridas, son muy importantes tanto para el ser humano como para otros seres vivos que las habitan, ya que ocupan alrededor de un tercio del territorio mundial (Whitford, 2002; Ezcurra, 2006). Estas regiones se definen por las condiciones de aridez presentes en su ambiente y su característica principal, desde el punto de vista biológico, es la baja disponibilidad de agua representada cuando la precipitación recibida es menor a la pérdida de agua por evapotranspiración (Laity, 2009; Ward, 2009).

Para estos sistemas, no solo la baja cantidad de precipitación anual es determinante, ya que existe una gran variabilidad espaciotemporal de los eventos de lluvia. Mientras que, en el transcurso del año, la temperatura y la radiación se mantienen relativamente constantes, la entrada de agua como precipitación es discontinua e impredecible (Granados-Sánchez *et al.*, 1998; Ezcurra, 2006; Hernández, 2006). Diferentes paradigmas se han desarrollado basados en la importancia del agua sobre los procesos biológicos y ecológicos, concluyendo que, si bien la precipitación determina las respuestas del sistema de manera general, a diferentes niveles estas respuestas son complejas en torno a toda la actividad biológica y microbiológica (Noy-Meir, 1973; Reynolds *et al.*, 2004; Collins *et al.*, 2014).

Para las plantas, el agua es de vital importancia debido a que: 1) permite las funciones del protoplasma en los tejidos, 2) es solvente para los nutrientes que obtienen y se transportan de célula a célula, 3) es materia prima para la fotosíntesis y 4) regula la temperatura de la planta al absorber calor y disiparlo por medio de transpiración (Laity, 2009). Por tales motivos, el agua es considerada el principal controlador de la productividad y además una de las principales limitantes de la distribución y abundancia de las especies que componen las comunidades desérticas.

Aunque la mayoría de estudios en el campo se han centrado en el agua como recurso clave en las zonas áridas, ha sido cuestionado como un marco conceptual simplista (Gibson y Rundel, 2012), dado que otras condiciones del ambiente pueden tener un papel importante como limitantes en los organismos y como controladores de procesos del ecosistema; la temperatura y viento extremo, la alta irradiancia y la baja disponibilidad de nutrientes en el suelo son algunos de las condiciones abióticas que pueden tener un rol fundamental (Austin, 2011) y poco se conoce de ellos (Castellanos *et al.*, 2018).

I.1.1. Desierto Sonorense y la región central de Sonora (RCS)

En el norte de México, el Desierto Sonorense es un ecosistema que cubre una extensión de aproximadamente dos terceras partes del estado de Sonora (300,000 km²), y es considerado el desierto más subtropical de los existentes en Norte América (Castellanos *et al.*, 2010; Martínez-Yrizar *et al.*, 2010; INEGI, 2015). La ubicación geográfica del estado, cercana a los 30° de latitud, es la principal causa de las condiciones de aridez. Esto debido a que la relación entre latitud y aridez está determinada por la formación de sistemas semipermanentes de alta presión en esa área, asociados a un aire descendente que genera tiempo seco, despejado y cálido (Brito-Castillo *et al.*, 2010).

El clima y la vegetación del Desierto Sonorense es muy particular. Tiene una gran variación en la temperatura día-noche, con infrecuentes temperaturas de congelamiento y gran variación en la cantidad de lluvia anual, así como picos bimodales de precipitación en invierno y verano (Laity, 2009; Martínez-Yrizar *et al.*, 2010). Presenta lluvias torrenciales monzónicas de verano, la cual provee el 60 -70 % del agua total anual, y lluvias variables e impredecibles en invierno (Brito-Castillo *et al.*, 2010).

A diferencia de otros desiertos, son estas características las que han permitido la sobrevivencia de algunas especies con origen neotropical en la región (Rzedowski, 2006; Castellanos *et al.*, 2010), tal como, flora arborecente, incluyendo cactus columnares y un número considerable de leguminosas y especies caducifolias (Laity, 2009). En específico, la región central de Sonora se considera una zona de transición entre especies xerófitas del

Matorral Xerófilo con afinidad Neártica, y especies Neotropicales con tendencia a ser altamente estacionales relacionadas a la Selva Baja Caducifolia (Castellanos-Villegas *et al.*, 2010; INEGI, 2015; Rzedowski, 2006). Tales características florísticas y biogeográficas hacen de la región central de Sonora, una región única dentro de los desiertos del mundo.

A pesar de considerarse regiones inhóspitas, en algunas zonas áridas, como el Desierto Sonorense, subsisten una gran variedad de especies de plantas que han pasado por diversos, maravillosos y complejos procesos de adaptación que les han permitido sobrevivir (Hernández, 2006). Dichas características permiten considerar a los desiertos como laboratorios naturales, al exponer en su punto más extremo el proceso de selección natural (Laity, 2009; Ward, 2009).

I.2. Estrategias de las plantas y atributos funcionales

Las estrategias que hacen posible la sobrevivencia de las plantas en su hábitat resultan del conjunto de atributos funcionales moldeados a través de su historia evolutiva. Estos atributos funcionales se definen como características morfológicas, fisiológicas y fenológicas, que son medidos desde nivel celular hasta nivel de organismo y están fuertemente relacionados con la adecuación de las especies, es decir, el crecimiento, la reproducción y la sobrevivencia (Violle *et al.*, 2007; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Reich, 2014).

Además de relacionarse con las diversas estrategias, los atributos de las plantas afectan y delimitan la ecología en una comunidad y estos a su vez modifican los procesos ecosistémicos. Por ejemplo, una comunidad vegetal dominada por especies caducifolias favorecerá el reciclaje y aporte de nutrientes mediante los ciclos biogeoquímicos. Utilizando este conocimiento, han sido desarrollados y mejorados los modelos relacionados con las estrategias adaptativas de las especies y tipos funcionales, el cambio climático, el uso de suelo y los efectos de los intercambios bióticos (Westoby y Wright, 2006; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

I.2.1. Atributos para enfrentar el estrés hídrico

Ciertas características del ambiente, bióticas y abióticas, pueden ejercer una influencia negativa sobre los organismos ocasionando diferente grado de estrés. Para ello las plantas poseen cierta tolerancia que le permite resistir las condiciones desfavorables (Taiz y Zeiger, 2003).

Considerando la limitación de agua como el principal factor de estrés en las zonas áridas, las plantas han desarrollado características para reducir o evitar la pérdida de agua. Las especies xerófitas, son aquellas que poseen atributos xeromórficos tales como cutículas gruesas y cerosas, estomas hundidos, succulencia y pubescencia. Las especies suculentas como en la mayoría de las Cactáceas y Euphorbiaceas desarrollaron otras características como tejidos de almacenamiento, baja transpiración cuticular y cierre estomático rápido. Algunas especies tienen una raíz principal que puede remover agua del suelo efectivamente a través de una gran presión de succión (Laity, 2009). Existen muchas clasificaciones para las estrategias que utilizan las plantas que habitan los desiertos. Algunas de ellas se basan en las características funcionales para definir las principales estrategias como las que se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1. Clasificación de algunas estrategias para las zonas áridas según tipos funcionales (TF) (Laity, 2009; Granados-Sánchez *et al.*, 1997).

TF	Estrategias y atributos funcionales	Ejemplos
Arbustos perennifolios	Obtienen agua de la zona no saturada y mantienen el dosel parcialmente durante la sequía. Alta eficiencia en el uso del agua, control estomático y cuticular. Alta tolerancia al calor y sequía. Raíces superficiales extendidas	Arbustos esclerófilos: hojas pequeñas coriáceas resistentes y cutícula gruesa y cerosa para reducir pérdida de agua. Arbustos sin hojas: tallos verdes fotosintéticos.
Arbustos caducifolios	Caducifolios de sequía o de invierno. Evaden la sequía perdiendo la superficie fotosintética primaria.	<i>Fouquieria splendens</i> con tallos y ramas fotosintéticas.
Especies CAM	Especies con metabolismo CAM como vía alterna de fotosíntesis.	Cactáceas y Agaves con tejidos suculentos como en

	Abren estomas durante la noche para fotosintetizar y evitar la pérdida de agua, asimilando CO ₂ en ácido málico.	
Freatofitas	Poseen raíz principal que penetra la capa freática de agua subterránea. No depende del agua incidente de precipitación	Freatofitas obligatorias: crecen cerca de canales o manantiales <i>Populus</i> y <i>Salix</i> Freatofitas facultativas: están en contacto con el agua estacionalmente y poseen hojas caducas o más xerofitas. Raíz con decenas de metros de longitud: <i>Prosopis</i> spp. <i>Acacia</i> spp.
Escapan de la sequía	Completan el ciclo de vida antes de presentar deficiencias hídricas severas. Breve ciclo de vida, alta resistencia de las semillas.	Especies anuales o bianuales.
Evaden la sequía	Plantas perennes que restringen la producción de hojas cuando hay disponibilidad de humedad. Órganos subterráneos inactivos en periodos secos.	Estado de inactividad metabólica con la desecación. Altas tasas de respiración y fotosíntesis cuando el agua es disponible.
Tolerantes a la sequía	Plantas perennes con hojas aún bajo condiciones de alto estrés hídrico.	Extensos sistemas radiculares.

I.2.2. Atributos ecofisiológicos: fotosíntesis y fluorescencia de la clorofila

No existe proceso más importante para los organismos sobre la Tierra que la fotosíntesis. Para las plantas, aproximadamente el 40% de la masa seca consiste en carbono fijado por fotosíntesis (Lambers y Oliveira, 2019) y para los otros seres vivos, las plantas son la base de la cadena trófica. Este proceso es llevado a cabo por plantas, bacterias y otros organismos capaces de convertir la energía de la luz del sol en energía química, fijando el dióxido de carbono atmosférico, en moléculas orgánicas como sucrosa o almidón, que posteriormente serán sustrato para el proceso de respiración celular (Bryce y Hill, 1999; Strasser *et al.*, 2000).

La radiación electromagnética emitida por el sol es esencial para la dinámica biológica del planeta, a partir de este astro recibimos la mayor parte de toda la energía para que se lleven

a cabo los procesos endergónicos en el planeta (Bresinsky *et al.*, 2013). El espectro de emisión del sol es amplio, no obstante, un significativo 40 % es radiación llamada “espectro visible” que se encuentra entre los 400 y 700 nm, esta radiación es capaz de atravesar la atmósfera y ser utilizada por los animales para poder ver y por los organismos fotoautótrofos para realizar la fotosíntesis (Azcón-Bieto y Talón, 2003).

El proceso de la fotosíntesis puede ocurrir en distintos órganos de las plantas superiores, como frutos, semillas, tallos y hojas, pero estas últimas son los órganos especializados para interceptar la luz (Lambers y Oliveira, 2019). Dentro de las hojas (Figura 1) existe un tipo de tejido llamado mesófilo, el cual está compuesto de células que contienen los cloroplastos y en ellos se encuentran las estructuras llamados tilacoides, y es en la membrana de los tilacoides donde se lleva a cabo la fotosíntesis a través de los fotosistemas II y I encargados de atrapar la energía lumínica y convertirla en energía química (Lambers y Oliveira, 2019).

Dos fases se pueden diferenciar en el proceso de la fotosíntesis: la fase fotoquímica en la cual se lleva a cabo la absorción de fotones y conversión de la energía en moléculas portadoras de energía química: ATP y NADPH y la fase bioquímica (Ciclo de Calvin-Benson) en la cual se utilizan las moléculas sintetizadas en la fase fotoquímica para fijar el CO₂ atmosférico y así formar compuestos orgánicos también llamados fotosintatos, azúcares o glúcidos (Audesirk *et al.*, 2013).

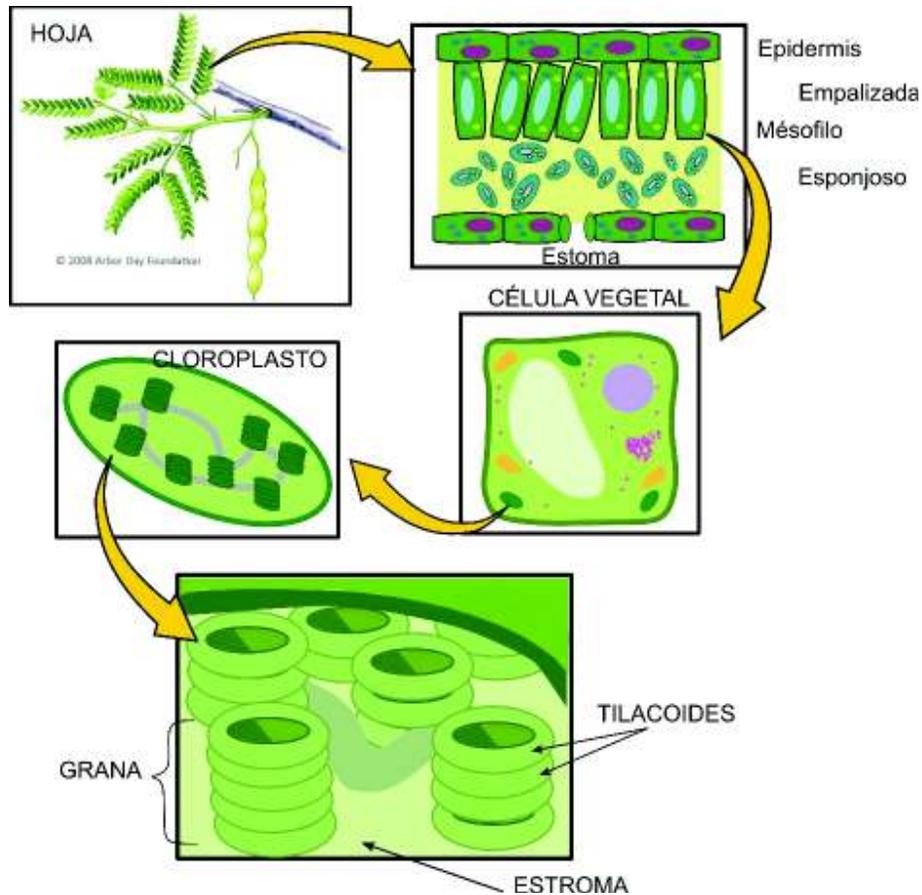


Figura 1. Estructura de la hoja y cloroplastos.

Fase fotoquímica

La fase fotoquímica que ocurre en la membrana de los tilacoides tiene dos complejos fotoquímicos, el fotosistema II (PSII) y el fotosistema I (PSI) que realizan un trabajo eficiente para cosechar los fotones incidentes. Ambos tienen un complejo cosechador de luz compuesto por clorofilas, el cual absorbe la radiación y la envían a sus propios centros de reacción (CR). Estos CR están formados de un dímero de clorofila *a* (Chl_{a_2}) que se caracteriza por absorber los fotones a mayor longitud de onda. Esto debido a que la transferencia de excitones (energía de un fotón transferida) viaja según un gradiente de absorción de menor a mayor longitud de onda o, que es lo mismo, de mayor a menor energía (Bresinsky *et al.*, 2013).

El centro de reacción del PSII absorbe longitudes de onda de 680 nm. Se requieren 4 excitones para excitarlo y donar un electrón a una cadena de transporte de electrones a través de

moléculas oxidorreductoras: Feofitina, Quinona A, Quinona B, Plastoquinona, Complejo Citocromo b6/f y Plastocianina. El electrón perdido del centro de reacción es rápidamente recuperado por la fotólisis del agua ($2\text{H}_2\text{O}$), el cual cede un electrón (e^-) a la clorofila para estabilizarse y, libera, por lo tanto, oxígeno (O_2) y protones (4H^+) al interior del tilacoide, incrementando el pH del lumen (Bresinsky *et al.*, 2013). El PSI obtiene el electrón de la cadena transportadora de electrones y se excita de igual manera cuando absorbe cuatro excitones. A diferencia del PSII, el centro de reacción del PSI absorbe a 700 nm, a menor energía, el cual también transporta el electrón por moléculas oxidorreductoras hasta la ferredoxina. Esta última pasa los electrones a una ferredoxina NADP⁺ reductasa y con ayuda de un protón H^+ se sintetiza una molécula altamente energética llamada NADPH, muy importante en el ciclo de fijación de CO_2 (Bresinsky *et al.*, 2013).

Fase bioquímica

La fase bioquímica tiene lugar en el estroma de los cloroplastos y, como se mencionó antes, se utiliza el ATP y el NADPH generados por la fotoquímica (en la membrana del tilacoide) para la síntesis de carbohidratos, todo esto en un proceso llamado ciclo de Calvin, en el cual existen tres fases reconocidas: la carboxilación, la reducción y la regeneración. Para llevar a cabo las fases mencionadas son requeridas moléculas de RuBP (Ribulosa 1, 5 bifosfato), la enzima Rubisco (Ribulosa 1,5 bifosfato carboxilasa-oxigenasa), enzimas específicas, NADPH, H^+ y ATP (para más detalles ver Bresinsky *et al.*, 2013; Lambers y Oliveira, 2019).

I.2.2.1. Respuesta de la fotosíntesis a la luz

Al realizar mediciones de fotosíntesis en un rango de irradiancia se pueden elaborar las curvas de respuesta a la luz (Figura 2). El análisis de las curvas arroja información importante sobre las propiedades fotosintéticas de las especies como 1) el rendimiento cuántico de la fotosíntesis (Φ), el cual es la pendiente inicial de la curva (de 0 a 150 $\mu\text{moles de fotones m}^{-2}\text{ s}^{-1}$), mide con que tanta eficiencia utiliza los fotones para realizar fotosíntesis; 2) el punto de compensación de la luz (PCL) es el nivel de irradiancia en el cual la fotosíntesis y la respiración son igualados, es

decir, la fotosíntesis neta es cero; y 3) respiración en oscuridad (R_o) es el valor de fotosíntesis medido en ausencia de luz (Lambers y Oliveira, 2019).

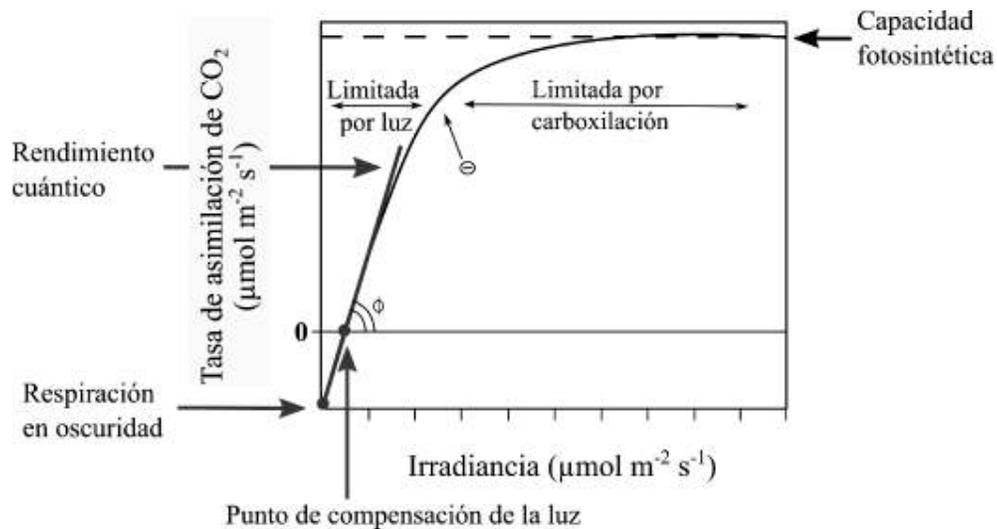


Figura 2. Curva de asimilación de CO_2 a la luz. Modificado de Lambers *et al.*, 2019.

Diversos estudios han demostrado que los parámetros obtenidos de las curvas de luz están relacionados con la adaptación que poseen las especies a las condiciones ambientales donde se desarrollan (Boardman, 1977; Lambers y Oliveira, 2019). De manera general, las especies adaptadas a la sombra tienen fotosíntesis que se satura a bajas irradiancias, siendo igualmente reducidas su capacidad fotosintética, su tasa de respiración oscura y el punto de compensación a la luz. Mientras que en las especies adaptadas a alta irradiación ocurre lo contrario, generalmente poseen altas capacidades fotosintéticas, tasas de respiración oscura y puntos de compensación (Lambers y Oliveira, 2019).

I.2.2.2. Atributos de la fluorescencia y protección del aparato fotosintético

Una herramienta muy utilizada en la actualidad para conocer atributos de la fase fotoquímica de la fotosíntesis en las plantas es la fluorescencia de la clorofila. La fluorescencia es un método no invasivo que responde a una fuente de luz y según las condiciones fisiológicas de la muestra

vegetal en ese momento, emite la cantidad de fotones que no pueden ser utilizados en la fotoquímica primaria (Lambers *et al.*, 1998; Strasser *et al.*, 2000).

El principio básico de la fluorescencia ocurre de la siguiente forma: cuando la molécula de clorofila absorbe un fotón, su energía se suma a la de la molécula de la clorofila (Maxwell y Johnson, 2000). Esto genera un cambio del estado basal de la clorofila a uno excitado, de mayor nivel energético. El tiempo de excitación de la molécula es muy corto dado que es un estado inestable y entonces debe ceder la energía y volver al estado basal, lo cual puede ocurrir a partir de una de estas tres rutas: 1) transferir la energía por resonancia de clorofila a clorofila hasta llegar al centro de reacción y utilizar la energía para el proceso fotoquímico, 2) retornar a su nivel básico emitiendo energía en forma de calor o, 3) en menor medida (1 o 2 %), emitiendo fluorescencia mediante la liberación de un fotón de menor energía a la del fotón recibido (Lambers y Oliveira, 2019; Azcón-Bieto y Talón, 2003). Estos tres procesos ocurren simultáneamente y compiten entre sí por la energía lumínica, ya que, si uno incrementa los otros disminuyen (Maxwell y Johnson, 2000; González *et al.*, 2008).

Kautsky y Hirsh (1931) descubrieron el comportamiento de la fluorescencia de la clorofila al iluminar una muestra fotosintética adaptada a oscuridad. Observaron un aumento rápido de la fluorescencia hasta llegar a un máximo y una posterior disminución hasta llegar a una estabilidad. Después de este descubrimiento, diversos autores han relacionado este comportamiento con reacciones primarias del fotosistema II y con procesos en la membrana de los tilacoides y procesos metabólicos relacionados con aumentos de asimilación de CO₂ (Strasser *et al.*, 2000; González *et al.*, 2008). Fue a partir de dichos estudios pioneros, que se desarrollaron parámetros para cuantificar tanto la fotoquímica relacionada con la fotosíntesis, y la no fotoquímica que no es utilizada posteriormente en la fijación de CO₂ (Maxwell y Johnson, 2000). Entre los parámetros obtenidos mediante la fluorescencia el más frecuentemente usado es la eficiencia cuántica del fotosistema II (Fv/Fm) que es un indicador sensible de la eficiencia con que la luz absorbida por el PSII es utilizada para la reducción del primer aceptor de electrones, la quinona A. Este parámetro especialmente se ha correlacionado con el rendimiento cuántico máximo de la fotosíntesis neta (Krause y Weis, 1991; Baker, 2008; González *et al.*, 2008). Otros parámetros utilizados son los índices de funcionamiento, por absorción (PI_{abs}) y

total (PI_{tot}) que proveen información cuantitativa del estado general de la planta y su vitalidad (Strasser *et al.*, 2000).

Además de los parámetros mencionados existen otros que se ven implicados en las relaciones de flujo de fotones durante la fotoquímica. El primero de ellos es el flujo de fotones absorbidos por los pigmentos antena (ABS/CS), de este flujo absorbido una parte es disipada como calor y otra como fluorescencia (DIO/CS) y la restante es canalizada como flujo atrapado (TRo/CS) hacia el centro de reacción (RCo/CS), después, esta energía se convierte en energía redox que reduce a la QA y después la oxida produciendo un transporte de electrones (ETo/CS). Estos parámetros permiten conocer las condiciones de distintas partes de la fotoquímica primaria en una muestra (Strasser *et al.*, 2000).

La fluorescencia de la clorofila puede ser afectada por varios factores, entre ellos el estado de desarrollo de la planta, la edad de la hoja y las condiciones ambientales (Čaňová *et al.*, 2008; Kalaji *et al.*, 2014), de esta manera, la fluorescencia puede proporcionar información sobre la capacidad de tolerar estrés ambiental y los daños que pueda presentar el aparato fotosintético bajo condiciones particulares (Maxwell y Johnson, 2000). Se han realizado estudios que analizan los efectos de diferentes factores sobre la fluorescencia por ejemplo la disponibilidad de nitrógeno (Ciompi *et al.*, 1996; Živčák *et al.*, 2014), la calidad y cantidad de la luz (Pérez-Asseff *et al.*, 2007; Casierra-Posada *et al.*, 2011) y el estrés hídrico (Hazrati *et al.*, 2016).

Una característica fundamental de la fluorescencia es la capacidad de informar sobre el estado fotoquímico a través de la disipación de energía en exceso y de relacionarse con la protección a la fotoinhibición a través de mecanismos como el ciclo de las xantófilas donde intervienen otros pigmentos además de la clorofila (Taiz y Zeiger, 2003).

Cuando existe un exceso de luz, el fotosistema II y I pueden llegar a fotoinhibirse, esto es, reducir su capacidad de mover electrones a través de la cadena transportadora e incluso, llegar a destruirse debido a una acumulación alta de radicales de oxígeno que interactúan con los componentes de los cloroplastos (Taiz y Zeiger, 2003). Para evitar los daños por fotoinhibición existen múltiples y diferentes estrategias, desde los movimientos foliares que

permiten reducir el área de exposición de la hoja a la luz hasta los movimientos a nivel orgánulo que realizan los cloroplastos para permitir el paso de la luz a través de ellos, entre otros (Yamori, 2016).

Un mecanismo a nivel bioquímico, que puede medirse a partir de la fluorescencia de la clorofila, es el llamado atrapamiento no fotoquímico (NPQ), que se encuentra relacionado a la disipación térmica (DIO/CS) del exceso de la luz absorbido por el complejo antena, y está asociado al ciclo de las xantófilas en donde hay una conversión de pigmentos carotenoides de violaxantina vía anteraxantina a zeaxantina (Yamori, 2016). En zonas áridas donde la condición lumínica es alta, tener gran capacidad de conversión de energía en forma de calor, significa una estrategia adaptativa de tipo bioquímica de gran importancia.

En general, muchas características fotosintéticas y fotoquímicas dependen en gran parte de la disponibilidad de nutrientes en el suelo. El nitrógeno, es componente esencial de proteínas, enzimas fotosintéticas como la Rubisco y los pigmentos de clorofila que son encargadas de la fase lumínica (Elser *et al.*, 1996). El carbono constituye parte estructural de la biomasa y el fósforo es requerido para las moléculas energéticas ATP, NADPH y ADP, así como ácidos nucleicos con funciones metabólicas determinantes para el crecimiento. Especialmente el N ha sido asociado con los procesos fotosintéticos en diversos estudios a nivel bioquímico y fotoquímico mostrando la gran importancia de los elementos químicos para las funciones fisiológicas (Field y Mooney, 1986; Evans, 1989).

I.2.3. Atributos de nutrientes y estequiometría ecológica

Considerando que las zonas áridas son sitios pobres en nutrientes, según Elser *et al.* (1996), las especies dominantes tienden a ser de lento crecimiento con bajas concentraciones de nutrientes foliares por unidad de carbono. Hasta la fecha ha habido escaso acuerdo en cuanto a los nutrientes foliares de especies desérticas, desde hace décadas y más recientemente, se han reportado concentraciones de nitrógeno (N_{mass}) en hojas significativamente más altas en ciertas especies de zonas áridas (Skujins, 1981; Hinojo *et al.*, 2013; Castellanos *et al.*, 2018). Killingbeck y Whitford (1996) de forma controversial, concluyeron que el promedio de N foliar

de arbustos desérticos no es diferente al de otros biomas; sin embargo, desde una perspectiva de ecosistema es interesante que posean contenidos similares a los de plantas viviendo sobre suelos con alta disponibilidad de nitrógeno. Aunque no se ha determinado de manera definitiva, es posible atribuirse esta capacidad de mantener alta concentración de N foliar de las especies desérticas a la alta heterogeneidad ambiental y a la gran variedad de formas de vida que generan islas de fertilidad (Killingbeck y Whitford, 1996; García-Moya y McKell, 1970).

Debido a la controversia acerca de los nutrientes en hojas de especies desérticas, en los últimos años se ha intentado relacionar los nutrientes y proporciones estequiométricas con aspectos ecológicos y funcionales. Castellanos *et al.* (2018) reportaron que las proporciones de N y P presentaron diferencias entre los tipos funcionales de plantas y sus estrategias ecológicas. Establecieron diferencias de la proporción C:N entre especies invasoras y pioneras y de N:P entre especies fijadoras y no fijadoras de N, concluyendo que tipos funcionales relacionados con la invasibilidad fueron bien explicadas a través de las diferencias en proporciones estequiométricas. Sin embargo, las investigaciones pasadas no han demostrado de manera concluyente el papel fisiológico que cumplen los nutrientes en especies de zonas áridas.

Pero ¿qué información aporta una proporción estequiométrica y por qué sirve para diferenciar estrategias? La estequiometría ecológica estudia el balance de los elementos químicos en los procesos fisiológicos e interacciones ecológicas. Las proporciones de los elementos clave C, N y P sirven para reconocer la limitación de un nutriente, por ejemplo, una alta proporción C:N foliar revela una limitación de nitrógeno o también podría referirse a una alta eficiencia en el uso del N (Sternier y Elser, 2002). Por ello, la manera en que se relacionan puede aportar información sobre diferentes procesos en las plantas. Las plantas fijadoras de nitrógeno tienen mayor proporción de N:P que otras plantas en un mismo sitio, debido a la gran cantidad de nitrógeno que logran obtener mediante la asociación simbiótica con bacterias fijadoras (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). En muchos estudios el nitrógeno se ha asociado con la capacidad de asimilación del carbono, mientras que una alta concentración de P y baja proporción de N:P está asociado a una mayor tasa de crecimiento (Sternier y Elser, 2002).

La estequiometría ecológica en las plantas se ve afectada por diversos factores abióticos o bióticos como la cantidad de agua disponible, la filogenética y la fertilidad del suelo (Sternier

y Elser, 2002; Reich y Oleksyn, 2004). Esto ha sido un parteaguas para la teoría del nicho biogeoquímico propuesta por Peñuelas *et al.* (2008) quienes encontraron relación entre la estequiometría y la coexistencia de las plantas, demostrando que cada especie tiene una estequiometría específica en un espacio multivariado. Esto debido a que cada especie posee estructuras y procesos metabólicos con distintos requerimientos nutrimentales y que puede derivar de la especialización de las especies a las condiciones bióticas y abióticas de su medio.

I.2.4. Atributos de eficiencia en el uso de agua y nutrientes en zonas áridas

La relación que posee la tasa de fotosíntesis con diferentes recursos como agua, nitrógeno o fósforo, es denominada eficiencia en el uso de agua (EUA), de nitrógeno (EUN), o de fósforo (EUP) respectivamente. Estas variables pueden medirse a escala de hoja, individuo, dosel, cultivos, comunidades y ecosistemas.

En particular, la EUA se obtiene a partir del cociente de la tasa de fotosíntesis neta entre la transpiración (EUA instantánea), o entre la conductancia estomática (EUA intrínseca) (Hatfield y Dold, 2019). Recientemente, la EUA de especies y ecosistemas de zonas áridas, es importante en tópicos de cambio climático, pues según las predicciones a futuro la temperatura y la sequía se incrementarán limitando aún más la disponibilidad de agua en tales zonas, lo cual genera un problema sobre la escasez y la demanda de agua, proponiéndose que mejorar la EUA sea un objetivo a nivel mundial para poder mantener los suministros alimenticios (Gago *et al.*, 2014) y bajo una perspectiva ecológica, caracterizar la EUA entre especies y tipos funcionales puede aumentar nuestro conocimiento sobre las estrategias adaptativas de las plantas y mejorar las predicciones de los cambios ambientales (Köhler *et al.*, 2016; Ahrar *et al.*, 2017).

Las especies vegetales de las zonas áridas, según Ito y Inatomi (2012), poseen las mayores EUA a nivel bioma, seguidas por bosques boreales deciduos y sabanas. No obstante, los resultados presentados por los autores derivan de un modelo simple y resaltan la limitación especialmente sobre las zonas áridas y pastizales, donde las plantas pueden utilizar el agua de capas freáticas. Hatfield y Dold (2019) remarcan el reto de cuantificar las diferentes respuestas a la temperatura, el estrés hídrico y el incremento de CO₂, así como la interacción entre dichos factores, para comprender mejor la EUA.

Las eficiencias en el uso de los nutrientes (EUN, EUP) por otro lado, han tenido como principal interés el mejoramiento de los cultivos, debido a que diversas especies de plantas pueden crecer y producir diferente a los mismos niveles de nutrientes. Numerosos estudios demuestran que la EUN depende de las especies y su forma de crecimiento y reflejan la diversidad de estrategias para sobrevivir y ser exitosas en diferentes nichos ecológicos (Hawkesford *et al.*, 2014).

I.3. Espectro económico de la hoja

Durante varios años de estudio sobre atributos funcionales, los investigadores reconocieron que existen ciertos atributos objetivamente importantes a escala global. Este conjunto de atributos se denominó “espectro económico de la hoja, EEH” (Leaf economic spectrum, LES por sus siglas en inglés) y se basa en las interrelaciones de atributos que definen la optimización de la energía y recursos de forma económicamente viable para la fotosíntesis y la construcción de las hojas (Wright *et al.*, 2004).

Seis atributos caracterizan el EEH según Wright *et al.* (2004): 1) masa foliar por área (LMA, por sus siglas en inglés), 2) capacidad fotosintética máxima (A_{max}), 3) concentración de nitrógeno foliar (N_{area} , N_{mass}), 4) concentración de fósforo foliar (P_{area} , P_{mass}), 5) tasa de respiración oscura (R_{mass}) y 6) longevidad de la hoja (caducifolias o perennifolias). Se han definido dos estrategias para este modelo, en la primera: “estrategia adquisitiva” se incluyen especies caducifolias, quienes tienen baja inversión en la construcción de la hoja, poseen alta concentración de nutrientes, alta tasa fotosintética y respiración, todo esto con el fin de recuperar rápidamente los recursos invertidos ya que la hoja tiene corta vida. La segunda es: “estrategia conservativa” que incluye especies perennifolias quienes invierten gran cantidad de recursos en la construcción de la hoja a menudo como protección (por ejemplo, en espinas o un mayor contenido de lignina), debido a que ocupan mayor tiempo en recuperar lo que se invirtió en construcción, ya que poseen menores concentraciones de nutrientes en las hojas por unidad de peso y, por lo tanto, tasas fotosintéticas bajas (Wright *et al.*, 2004).

El espectro económico de la hoja, entonces, relaciona atributos fisiológicos y morfológicos de las especies, para generalizar dos estrategias en el uso de los recursos y la energía. Sin embargo, a pesar de estas tendencias globales, existe una gran variación que puede estar relacionada con adaptaciones particulares a los diferentes ambientes (Shipley *et al.*, 2006).

I.4. Diversidad funcional y atributos a nivel comunidad

En una comunidad vegetal los atributos de las especies reflejan su adaptación local a las condiciones específicas, bióticas y abióticas. Las comunidades están formadas por el conjunto de especies que interactúan entre ellas y con su medio en un área definida (Laity, 2009) y la ecología de comunidades estudia la coocurrencia de las especies en un tiempo y espacio determinados (McGill *et al.*, 2006).

Una de las características más importantes de la ecología de comunidades, es la variabilidad intraespecífica (Violle *et al.*, 2012) así como el interés por intentar predecir la estructura y dinámica del ensamblaje de especies relacionado con la teoría de coexistencia basada en nicho (Violle *et al.*, 2012). En los últimos años, esta temática ha tomado gran relevancia, remarcando la necesidad de predecir las respuestas de la vegetación, tomando en cuenta la variabilidad, a los factores del cambio global y cómo esto afectará las funciones del ecosistema (Díaz *et al.*, 1998; Duckworth *et al.*, 2000; McGill *et al.*, 2006; May *et al.*, 2013).

Es difícil asignar un valor sobre la contribución o regulación de un proceso ecológico a una especie particular de una comunidad (Martín-López *et al.*, 2007). Para comprender los procesos de los ecosistemas y comunidades desde una perspectiva ecológica se han desarrollado aproximaciones con un enfoque más funcional, siendo uno de los enfoques más utilizados el de tipos funcionales, intentando establecer la relación entre la diversidad de organismos, los procesos y los servicios ecosistémicos (Martín-López *et al.*, 2007).

I.4.1. Tipos funcionales: fijación biológica de nitrógeno y tiempo de vida de la hoja

Las especies que tienen atributos ya sea morfológicos, fisiológicos o fenológicos afines, pertenecen a un mismo tipo funcional (Duckworth *et al.*, 2000) y cumplen la misma función en los procesos ecosistémicos como productividad, ciclado de nutrientes o transferencia trófica. Los tipos funcionales (TF) también llamados “grupos funcionales”, son un agrupamiento de diferentes especies que utilizan de manera similar los recursos y responden similarmente a los controles bióticos y abióticos (Wilson, 1999).

El concepto de TF ha tenido gran aceptación y ventajas con respecto a otros sistemas de clasificación. Algunas de las principales ventajas de este enfoque en estudios ecológicos son la eliminación del ruido y redundancia de valores de atributos de especies con atributos similares (Duckworth *et al.*, 2000), la utilidad para la descripción de la diversidad funcional a diferentes escalas y el permitir una mejor comprensión de los efectos de la biodiversidad sobre el ecosistema (Martín-López *et al.*, 2007). Además, el enfoque de TF ha sido también utilizado para realizar investigación y modelado de las respuestas de la vegetación al cambio global en proyectos como el de Cambio Global y Ecosistemas Terrestres (Woodward y Cramer, 1996).

Existen una multiplicidad de tipos funcionales dadas las diferentes combinaciones de los atributos de las especies. Dos de los tipos funcionales que marcan gran importancia e interés ecofisiológico en la región central de Sonora, son las especies fijadoras de nitrógeno (leguminosas) y las de hoja caduca (caducifolias). En particular, las especies agrupadas como fijadoras de nitrógeno (FBN), son un conjunto de especies importantes de las comunidades de la región central de Sonora (Castellanos *et al.*, 2010). Recientemente se ha descrito que las especies de leguminosas, no solo aquellas que son fijadoras de nitrógeno, tienen características ecofisiológicas diferentes en sus tasas de fotosíntesis y uso eficiente del agua con respecto a sus vecinas no-leguminosas (Adams *et al.*, 2016). Lo cual puede ser importante a nivel comunidad y ecosistema en la región central de Sonora debido a la alta dominancia existente de este grupo.

En bases de datos mundiales sobre atributos funcionales, las zonas áridas han tenido poca representación. La base de datos TRY (Kattge *et al.*, 2011), es el mayor intento de conocimiento sobre atributos funcionales que se ha desarrollado en los últimos años. Sin embargo, incluso en el estudio más reciente, la región central de Sonora se encuentra poco representada (Kattge *et al.*, 2019). A pesar de esto, existen varios estudios para la región

(Castellanos *et al.* 2010, 2018; Hinojo-Hinojo *et al.*, 2013) donde se reportan atributos funcionales de más de 50 especies pertenecientes al Desierto Sonorense, entre ellos el área foliar específica, la capacidad fotosintética por área foliar, la tasa de transpiración, el contenido de nitrógeno foliar por área y por masa. En estos trabajos, se discute la existencia de valores elevados de AFE y de N foliar, además de mencionar la gran diversidad de flora que sigue sin ser estudiada en cuanto a sus características ecofisiológicas.

El presente trabajo proporciona una gran oportunidad para el avance en el conocimiento sobre las estrategias ecofisiológicas y estequiométricas de especies del Desierto Sonorense. Centrándose en determinar el grado de importancia del agua y nutrientes en la respuesta de los atributos de las comunidades, tipos funcionales y especies en el gradiente de aridez de la región.

II. HIPÓTESIS

Las presiones selectivas debidas a la mayor limitación de agua en un gradiente de aridez favorecerán que las especies pertenecientes al extremo con condiciones áridas presenten una mayor eficiencia en el uso del agua. Mientras que, en el extremo semiárido, las especies dominantes tendrán mayor eficiencia de uso de nutrientes y proporciones estequiométricas relacionadas al crecimiento.

III. OBJETIVOS

III.1. Objetivo general

Caracterizar las relaciones entre los atributos ecofisiológicos y estequiométricos de las especies y tipos funcionales en dos comunidades vegetales con diferente grado de aridez de la región central de Sonora.

III.2. Objetivos específicos

- 1) Medir bajo condiciones de campo atributos ecofisiológicos relacionados con la fotosíntesis y transpiración para conocer la eficiencia en el uso del agua instantánea, así como los parámetros de la fluorescencia de la clorofila para obtención de información fotoquímica de las especies dominantes de dos comunidades vegetales con diferente grado de aridez en la región central de Sonora.
- 2) Determinar en laboratorio el área foliar específica, el contenido de clorofilas *a* y *b*, y carotenos totales en hojas de las especies dominantes de dos comunidades vegetales de la región central de Sonora, para relacionarlos con el estado fotosintético medido.
- 3) Determinar los atributos elementales y estequiométricos contenido de carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P) foliar, para determinar las proporciones C:N, N:P y C:P en hojas de las especies de dos comunidades vegetales de la región central de Sonora.
- 4) Establecer las relaciones de los atributos ecofisiológicos y estequiométricos entre especies dominantes y tipos funcionales de dos comunidades vegetales de la región central de Sonora.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

IV.1. Área de estudio

El área de estudio se ubica en el estado de Sonora, México, específicamente en la región central de Sonora (RCS). Esta región se caracteriza por encontrarse en el ecotono biogeográfico Neártico y Neotropical (Rzedowsky, 1980; Castellanos *et al.*, 2010) y la intersección entre la Selva Baja Caducifolia y el Desierto Sonorense, por lo cual presenta una gran diversidad de comunidades bióticas y especies endémicas.

IV.1.1. Comunidades vegetales

Se seleccionaron dos sitios dentro del área mencionada con diferencias en el grado de aridez. El primer sitio de estudio es el Rancho El Churi (EC), se encuentra a 11.55 km del municipio de la Colorada, Sonora, por la carretera Yécora-La Colorada. Se ubica dentro de las coordenadas 28 ° 42' 6.77" N y 110° 32' 15.64" W. La comunidad vegetal dominante dentro del rancho es Matorral subtropical, con especies de árboles y arbustos arborescentes (INEGI, 2015). En este rancho se llevan a cabo actividades cinegéticas y pastoreo de ganado, sin embargo, en el área específica de muestreo, la vegetación se encuentra en estado natural. El otro sitio de estudio es el Rancho San Judas (SJ), este se encuentra a 32.45 km de la ciudad de Hermosillo, por la carretera Camino a mina los Pilares. Se ubica entre 29°17'50.10"N y 111° 10' 8.60" W. Dentro de este sitio se encuentran comunidades vegetales dominadas por matorral xerófilo, es decir árboles y arbustos con mayor afinidad desértica (INEGI, 2015). En la figura 3 se observan las diferencias mensuales en precipitación y temperatura de cada sitio.

Para definir el nivel de aridez se utilizó el índice de aridez de De Martonne (1926). Este índice se determina mediante la cantidad de precipitación anual entre la temperatura media anual más diez y está representado por la siguiente fórmula:

$$Ia= P/ (TM + 10)$$

donde P indica la precipitación media anual en mm y TM es la temperatura media anual en grados Celsius (°C).

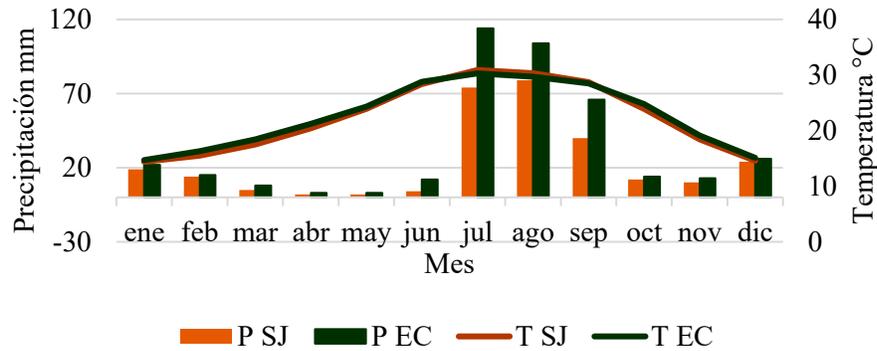


Figura 3. Climograma de cada comunidad vegetal. P SJ=Precipitación de SJ, P EC=precipitación de EC, T SJ=Temperatura de SJ, T EC= temperatura de EC.

De Martonne clasificó los climas según el valor obtenido (De Martonne, 1926). Con el uso del software QGIS® se realizó la digitalización del área de estudio y la determinación del índice de aridez en el gradiente presente en la RCS. Los datos de temperatura y precipitación fueron obtenidos a partir de la base de datos mundial Worldclim® (Tabla 2). La resolución espacial de las capas obtenidas fue de 30s. En la figura 4 se presenta el mapa del gradiente de aridez y los puntos de ubicación de los sitios.

Tabla 2. Características climáticas y geográficas de los sitios de estudio. PMA= precipitación media anual (mm), TMA= temperatura media anual (°C).

Sitio	PMA	TMA	Clima	Referenciación geográfica
El Churi	400	22.59	Semiárido	28°42'6.77"N, 110°32'15.64"W
San Judas	285	22.23	Árido	29°17'50.10"N, 111°10'8.60"W

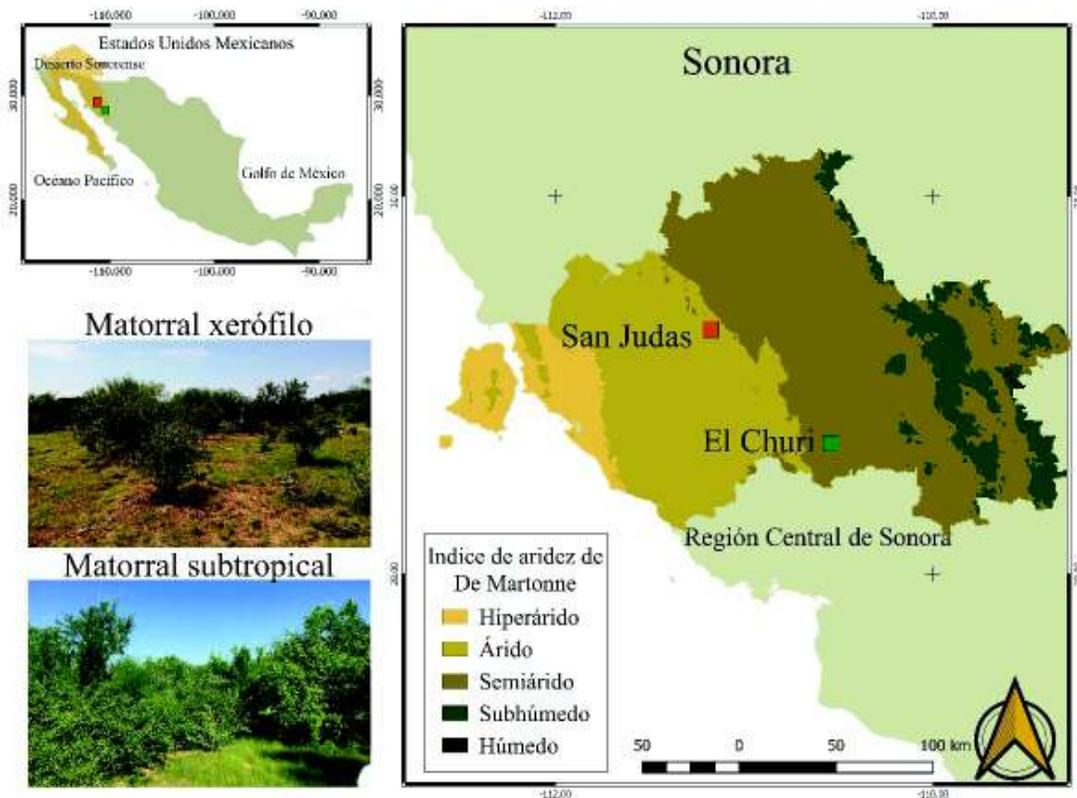


Figura 4. Mapa del área de estudio y la clasificación del índice de aridez de De Martonne en la región central de Sonora.

IV.2. Muestreo y mediciones de atributos en campo

El muestreo se realizó durante el período de actividad fotosintética, de agosto a septiembre entre las 8:00 a 11:00 a.m. según lo sugerido por el manual de mediciones estandarizadas de atributos funcionales (Pérez-Harguindeguy, 2013).

En ambos sitios se seleccionaron las especies dominantes (Tabla 3) y se marcaron por lo menos 3 individuos de cada especie de manera totalmente aleatoria, se seleccionaron hojas de sol en buen estado y maduras, con la finalidad de evitar el posible ruido por condiciones ambientales heterogéneas. A dichas hojas se le realizaron mediciones de fotosíntesis y fluorescencia. La lista de los atributos medidos con sus abreviaturas y unidades se encuentra en la Tabla 2 del apéndice.

Tabla 3. Especies dominantes en cada sitio y sus respectivos tipos funcionales. NF= No fijadora de nitrógeno, F= Fijadora de nitrógeno, C= Caducifolia, P= Perennifolia.

Sitio	Especie	Nombre común	Tipo funcional
El Churi	<i>Prosopis velutina</i> Wooton.	Mezquite	P F
	<i>Eysenhardtia orthocarpa</i> (A. Gray) S. Watson	Palo dulce	C F
	<i>Fouquieria macdougalii</i> Nash	Ocotillo macho	C NF
	<i>Ipomoea arborescens</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) G. Don	Palo santo	C NF
	<i>Jatropha cordata</i> (Ortega) Müll. Arg.	Papelillo	C NF
En común	<i>Jatropha cardiophylla</i> Müll. Arg.	Sangrengado	C NF
	<i>Mimosa laxiflora</i> Benth.	Uña de gato	C F
	<i>Olneya tesota</i> A. Gray	Palo fierro	P F
	<i>Encelia farinosa</i> Torr. & A.Gray	Rama blanca	C NF
San Judas	<i>Larrea tridentata</i> L.	Gobernadora	P NF
	<i>Cercidium microphyllum</i> (Torr.) R. & I.M.Johnst.	Palo verde	C NF
	<i>Fouquieria diguetii</i> (Tiegh.) I.M. Johnst.	Palo de Adán	C NF
	<i>Calliandra eriophylla</i> Benth.	Cosau del norte	P F

IV.2.1. Medición de atributos fotosintéticos

Se utilizó el sistema de fotosíntesis portátil LI-6400XT (Licor, Lincoln, NE, USA) para determinar la fotosíntesis de las hojas en condiciones de campo. El equipo se basa en un sistema abierto que mide fotosíntesis y respiración con base en las diferencias de concentración de CO₂ y H₂O. El análisis de gases se realiza en la cabeza de sensor que posee analizadores infrarrojos de gas (IRGA por sus siglas en inglés). A partir de estos datos se determinaron los siguientes parámetros: Capacidad fotosintética neta (A_{net} = cantidad de carbono fijado), transpiración y conductancia estomática, así como curvas de respuesta a la luz y al CO₂ (LICOR, 2012).

De cada individuo se seleccionó una hoja la cual se colocó dentro de la cámara del equipo. Esta hoja debe posicionarse lo más extendida posible y evitando sombreados en ella. Antes de realizar la medición, es importante esperar a que se estabilicen las siguientes condiciones dentro de la cámara: concentración de CO₂ (ambiental), la temperatura y la densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos (DFFFA). Finalmente, la hoja a la que se le realizó la medición se colectó en un sobre de papel para medir el área foliar y corregir las mediciones dado que los cálculos se realizan con referencia al área de la cámara que es de 6 cm². El área foliar se determinó escaneando la hoja fresca en un Scanner Hp® Deskjet Ink Advantaje 2515 junto a una referencia de 4 cm² y posteriormente se midió el área de la hoja con el software ImageJ® 1.48v (NIH Labs).

El análisis y modelado de los datos de las curvas de CO₂ se realizaron con la función Fitaci del paquete de R® Plantecophys. Se utilizó en la mayoría el método “bilinear” (Duursma, 2015), ajustando la temperatura a 25 °C, para una comparación válida entre mediciones (Sharkey *et al.*, 2007) y se modificaron los parámetros de la temperatura según Bernacchi *et al.* (2001), siguiendo lo recomendado por Hinojo-Hinojo *et al.* (2018). A partir de esto se determinaron los parámetros del modelo bioquímico de la fotosíntesis de Farquhar-von Cammerer-Berry (FvCB) (Farquhar *et al.*, 1980): V_{cmax} (velocidad de carboxilación máxima, μmol CO₂ μmol CO₂ m⁻² s⁻¹), J_{max} (transporte de electrones máxima, μmol μmol CO₂ m⁻² s⁻¹).

Las curvas de respuesta a la luz analizaron con el modelo de Marshall y Biscoe (1980), utilizando el código en R publicado por Heberling (2013). El modelo estima los parámetros a través de la regresión de mínimos cuadrados no lineales de una hipérbola no rectangular descrita por la siguiente ecuación:

$$A_{net} = \frac{\phi PPF D + \sqrt{(\phi PPF D + A_{max})^2 - 4\theta\phi PPF D + A_{max}}}{2\theta} - R_d$$

donde A_{net} y A_{max} son las tasas de fotosíntesis neta basada en área y de fotosíntesis gruesa (μmol CO₂ m⁻²s⁻¹) respectivamente, φ es el rendimiento cuántico aparente (mol CO₂ mol fotones⁻¹), R_d es la tasa de respiración oscura (fotosíntesis en ausencia de luz; μmol CO₂ m⁻² s⁻¹), y θ es el factor de curvatura (sin dimensiones).

IV.2.2. Fluorescencia de la clorofila

A la par de las mediciones de fotosíntesis en campo y siguiendo las mismas consideraciones para la selección de la hoja, se determinaron los parámetros de la fluorescencia de la clorofila con el equipo portátil Handy PEA (Hansatech Instruments Ltd, Kings Lynn, UK).

El equipo consta de un clip diseñado para adaptar la muestra a la oscuridad, una unidad de sensor que posee tres focos LED que emiten luz actínica a la hoja y un receptor que recibe la fluorescencia emitida por los fotosistemas II y, finalmente una unidad de control que recibe los datos enviados por la unidad de sensor, el cual procesa la información y genera una base de datos que posteriormente puede obtenerse en una hoja de trabajo como Excel (Hansatech, 2018).

Para la medición, primeramente, se coloca el clip sobre la hoja seleccionada dejándose por un tiempo aproximado de treinta minutos, ya que es el tiempo promedio recomendado por la literatura. Lo anterior tiene como objetivo oxidar los centros de reacción y dejar inactivo el rendimiento fotoquímico de la clorofila. A continuación, se coloca la unidad de sensor sobre el clip y se abre el obturador, el cual deja pasar un haz de luz en una longitud de onda de 650 nm con una intensidad de alrededor 3000 μ moles durante 1-10 s sobre el área de la hoja expuesta (4 mm de diámetro) que satura los centros de reacción y se miden inmediatamente los fotones emitidos como fluorescencia (Hansatech, 2018). Se realizan tres mediciones para conocer la fluorescencia bajo la condición de adaptación a la oscuridad y después bajo condición lumínica. Los parámetros y sus fórmulas se muestran en la tabla 1 del apéndice.

IV. 2. 3. Colecta de hojas

En sobres de papel se colectaron hojas de cada individuo siguiendo las mismas consideraciones para las mediciones de fotosíntesis y fluorescencia. Las hojas colectadas permanecieron en hielo para mantenerlas en estado fresco hasta los posteriores análisis en laboratorio.

IV.3. Determinaciones en laboratorio

IV.3.1. Área foliar específica

El área foliar específica (AFE) es un atributo relacionado con diversos procesos fisiológicos de las plantas, además es utilizado para corregir las mediciones de otros atributos con base en la masa o el área de la hoja. El valor se obtiene mediante la división del área foliar de la hoja fresca entre el peso seco de la misma hoja y generalmente se expresa en $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

$$\text{Área foliar específica (AFE)} = \text{área foliar fresca} / \text{peso seco de la hoja}$$

Para su determinación, se seleccionaron tres hojas de cada individuo muestreado, en caso de encontrarse deshidratadas se requirió realizar un proceso de rehidratación colocándolas en una placa Petri con papel humedecido con agua destilada. Estas hojas fueron digitalizadas junto a una referencia de 4 cm de área utilizando un Scanner Hp® Deskjet Ink Advantaje 2515, la medición del área se realizó con el software ImageJ® 1.48v (NIH Labs). Cada una de las hojas medidas se transfirieron etiquetadas a un horno Felisa® modelo FE 243 a 65 °C por 48 horas, para obtener el peso seco en una balanza analítica y, por medio de la fórmula antes mencionada obtener el área foliar específica.

IV. 3.2. Determinación de Clorofilas y Carotenos totales

Para las determinaciones de clorofila y carotenos totales, se pesaron 0.2 gr de hoja fresca de cada individuo. Posteriormente, en condiciones de oscuridad y temperatura fría, se realizó la extracción de los pigmentos macerando la muestra en un mortero con 15 mL de acetona al 80 %. La solución obtenida se filtró con papel Whatman #1 y al contenido filtrado se aforó con acetona al 80 %. Se utilizó una celda de cuarzo Starna Cells, Inc. 1-Q-5 para realizar la medición de absorbancia de cada extracto en un espectrofotómetro Genesys® 20 de Thermo Scientific, es importante mencionar que antes de cada lectura se realizó una lectura de un blanco con acetona al 80 %.

Para clorofila *a*, se tomó lectura de la absorbancia a 645 nm, para clorofila *b* se ajustó a 663 nm y para carotenos totales a 480 y 750 nm (Britton, 1985). Las fórmulas utilizadas para las determinaciones de clorofilas y carotenos fueron acordes a Arnon, (1949) y Guerra *et al.* (2016):

- 1) Clorofila total (mg L^{-1}) = (20.2) (A_{648}) + (8.02) (A_{663})
- 2) Clorofila *a* (mg g^{-1}) = (12.7) (A_{663}) + (2.69) (A_{648})
- 3) Clorofila *b* (mg g^{-1}) = (22.9) (A_{648}) - (4.68) (A_{663})
- 4) Carotenos totales (g L^{-1}) = ($A_{480} - A_{750}$) * vol. Extracto (en mL) / ((100 * $E_{1\text{cm}}^{1\%}$) * (Vol filtrado en L))

donde: $E_{1\text{cm}}^{1\%} = 2500$ ($100\text{mL g}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) coeficiente de extinción específico para los carotenoides totales a 480nm.

IV.3.3. Contenido de nitrógeno, carbono y fósforo foliar

El resto de las hojas colectadas de cada individuo fueron utilizadas para obtener el contenido de los nutrientes foliares totales. Para ello, primeramente, se secaron en un horno Felisa® modelo FE 243 a 65 °C por 48 h. Con el fin de homogeneizar la muestra, las hojas secas se trituraron en un molino Wiley con malla de 20 mesh. Posterior a esto, se pesaron 3 mg de muestra en una microbalanza y se colocó en cápsulas de papel aluminio marca Perkin-Elmer.

Se utilizó el equipo Analizador elemental PE-2400® SERIES II (Perkin-Elmer Corporation) para determinación de carbono y nitrógeno total. El método se basa en analizar el compuesto orgánico colocando la muestra en una cápsula y consecutivamente someterla a altas temperaturas (aproximadamente 950 °C) en presencia de oxígeno puro, esto ocasiona que los elementos C, N y H de la muestra entren en combustión y produzcan dióxido de carbono (CO_2), agua (H_2O) y óxidos nitrosos, el óxido nitroso en presencia de cobre metálico se convierte en nitrógeno gaseoso. Después de esto, los gases obtenidos se transportan hacia la zona de separación, donde se lleva a cabo la técnica de cromatografía frontal de alta sensibilidad. Finalmente, los gases son determinados, en la zona de detección, por medio de una celda de

conductividad térmica (Perkin-Elmer, 2003). Finalmente, arroja resultados del porcentaje de N y C en las muestras.

Para la determinación de fósforo, se llevó a cabo un proceso de digestión y filtrado para obtener fósforo total. Primero se pesaron 150 mg de muestra de hoja molida y se colocaron dentro de un tubo de ensaye etiquetado. Se añadieron cuatro perlas de digestión por tubo (evitan la formación de burbujas grandes y salpicaduras al hervir el medio) y después se agregaron 10 ml de solución digestora (ácido sulfúrico y sulfato de potasio). Posteriormente, los tubos de ensaye se colocaron en un digestor TECATOR® a 160 °C, 220 °C y 300 °C una hora cada uno, con el fin de degradar todos los compuestos orgánicos. Se dejaron enfriar por 2 h aproximadamente, y se le agregaron 25 mL de agua desionizada a cada uno y se dejó reposar. Después, se realizó el filtrado del contenido de cada tubo en un matraz con un embudo y papel filtro, para después la muestra retenida en el filtro fue vertido a otro tubo de ensaye el cual se etiquetó y se cerró con parafilm. Finalmente, se utilizó 4.5 mL de diluyente y 0.5 mL de muestra en un tubo para realizar una reacción con molibdato de amonio y ácido ascórbico y medir la solución obtenida a 660 nm en un analizador rápido de fluidos AA1 (SEAL) quien arroja los valores de fósforo total de la muestra en porcentaje.

IV.4. Análisis estadísticos

El tratamiento estadístico de los datos se realizó a través de diversos análisis que permitieron conocer las diferencias y poder identificar los patrones de las especies y tipos funcionales en cada uno de los sitios del gradiente. Así como disminuir el conjunto de datos multivariados para facilitar la interpretación entre las dos comunidades con diferentes grados de aridez.

El software R Studio fue utilizado para la obtención de estadística descriptiva como rangos, medias, medianas, error estándar, desviación estándar, graficas de cajas y bigotes y coeficiente de variación (CV) de los atributos entre especies, tipos funcionales y las comunidades estudiadas. En el mismo software se realizaron las pruebas de estadística inferencial como pruebas de diferencias de medias y medianas con una confianza del 95 %.

Primeramente, se realizaron pruebas de normalidad de Shapiro Wilk para definir si los datos se ajustaron a una distribución normal o no y pruebas de homocedasticidad de Levene para definir igualdad de varianzas entre los tipos funcionales y los sitios de estudio.

A las variables que presentaron distribución normal o en su defecto, se lograron ajustar mediante una transformación logarítmica, se les realizaron pruebas de t para diferenciar de medias de los atributos entre las dos comunidades y pruebas de análisis de varianza (ANOVA) para diferenciar tipos funcionales usando la función “*aov*” del paquete “*stats*”, además de pruebas *post hoc* HSD de Tukey con la función *HSD.test* del paquete “*agricolae*”.

Para las variables con distribución que no se logró ajustar a una distribución normal, es decir variables no paramétricas, se utilizaron pruebas de Wilcoxon con la función “*wilcox_test*” del paquete “*coin*” para diferenciar medianas entre las dos comunidades de estudio y pruebas de Kruskal Wallis para diferenciar los atributos entre los tipos funcionales de cada comunidad.

Adicionalmente, para conocer las relaciones de atributos dentro de cada comunidad se llevaron a cabo análisis de correlación y regresión lineal con el paquete de R “*ggplot*”.

No normales se transformaron a logaritmo base 10 para ajustarlos a una distribución normal y realizar análisis de correlación y regresión lineal”. Se evaluaron las correlaciones múltiples entre los atributos ecofisiológicos y estequiométricos, así como relaciones bivariadas entre dichos atributos por medio de análisis de regresión lineal.

Finalmente, se realizaron análisis de componentes principales con la función “*pca*” del paquete “*factoextra*” (Kassambara y Mundt, 2017) con la finalidad de determinar los atributos funcionales que presentaron mayor importancia en cada una de las comunidades y, además, se ejecutó el mismo análisis con el fin de agrupar los tipo funcionales de cada comunidad y conocer su relación con los atributos.

V. RESULTADOS

V.1. Caracterización funcional de las comunidades vegetales

Por medio de literatura se caracterizaron las especies en los tipos funcionales con base en tiempo de vida de la hoja y fijación de nitrógeno. En las especies dominantes de San Judas el sitio árido, se encontró mayor abundancia de especies caducifolias no fijadoras con un 50 %, las especies perennifolias fijadoras de nitrógeno en un 25 %, y con porcentaje igual de 12.5 las perennifolias no fijadoras y caducifolias fijadoras. En el sitio semiárido rancho El Churi, el tipo funcional con mayor dominancia fue el de caducifolias no fijadoras 55 %, después con porcentaje de 22.5 % las caducifolias fijadoras y las perennifolias fijadoras cada una. En este sitio no se encontró dominancia de especies pertenecientes al tipo funcional de perennifolias no fijadoras (Figura 5).

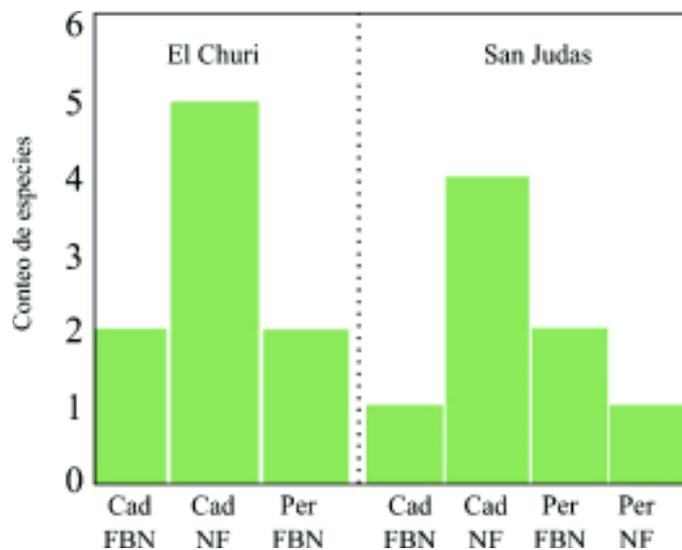


Figura 5. Composición de los tipos funcionales con base en tiempo de vida de la hoja (Cad=caducifolia, Per=perennifolia) y fijación de nitrógeno (NF=no fijadora, FBN=fijadora biológica de nitrógeno) de las comunidades vegetales.

V.2. Atributos ecofisiológicos de las especies y tipos funcionales en cada comunidad

V.2.1. Atributos de la fotosíntesis, conductancia y transpiración

La media general de fotosíntesis basada en área (A_{area}) fue de $21.23 \pm 8.84 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con valores desde $10.74 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ hasta $43.66 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. En el caso de la fotosíntesis basada en masa (A_{mass}) se encontró una media de $0.164 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ con valores que oscilaron entre $0.058 \text{ CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ a $0.428 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$. Las tasas fotosintéticas (A_{area} y A_{mass}) presentaron alta variabilidad de hasta 4 veces entre las dos comunidades, entre todos las especies, *Fouquieria macdougalii* fue la que presentó valores más bajos y las especies *Cercidium microphyllum* y *Jatropha cardiophylla* las de medias más altas. La conductancia estomática (g_s) presentó una media general de $0.22 \pm 0.170 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con un rango entre $0.03 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $0.80 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Solo las especies *Jatropha cardiophylla* y *Fouquieria diguetii* en SJ presentaron valores por encima de $0.3 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. La tasa de transpiración tuvo la mayoría de los valores entre 3.1 a $7.55 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, con el valor más bajo en *Olneya tesota* y el más alto en *Jatropha cardiophylla* y una media general de $5.81 \pm 3.32 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Las medias obtenidas para cada especie se muestran en la Tabla 4.

Se encontraron diferencias significativas entre los tipos funcionales de San Judas para la tasa de fotosíntesis con base en área ($F=6.98$, $p=0.005$). Como se observa en la Figura 6, las especies con valores más altos en este sitio fueron las caducifolias, pero presentaron valores aún más altos con un amplio rango intercuartílico las especies de caducifolias no fijadoras (*J. cardiophylla*, *C. microphyllum* y *F. diguetii*). Estas especies también mostraron los valores más altos de transpiración y A_{mass} , pero no fueron estadísticamente diferentes.

En general, a diferencia del sitio árido, la comunidad semiárida no presenta gran diferencia de los parámetros fotosintéticos entre los tipos funcionales. Las especies caducifolias fijadoras (*Eysenhardtia orthocarpa* y *Mimosa laxiflora*) tienen medias ligeramente más altas de A_{area} y A_{mass} , que las no fijadoras, aunque no fueron diferencias significativas. Las especies perennifolias (*Prosopis velutina*, *Olneya tesota* y *Larrea tridentata*) de ambas comunidades presentaron tendencia a valores más bajos en la mayoría de los parámetros y tienen un menor rango intercuartílico, a excepción de A_{mass} en EC donde las perennifolias fijadoras presentaron valores altos (Figura 6).

Tabla 4. Variables fotosintéticas en las especies de cada comunidad. $A_{\text{área}}$ =Fotosíntesis con base en área ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), A_{masa} =Fotosíntesis con base en masa ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$), gs = conductancia estomática ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), Tr =transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Se presenta la media \pm desviación estándar por especie ($n = 3$). NA=No aplica.

Sitio	Especie	$A_{\text{área}}$	A_{masa}	gs	Tr
El Chufi	<i>Encelia farinosa</i>	35.32 \pm 3.01	0.31 \pm NA	0.252 \pm 0.01	6.35 \pm 0.47
	<i>Eysenhardtia orthocarpa</i>	26.94 \pm 0.6	0.13 \pm NA	0.174 \pm 0.03	6.497 \pm 0.42
	<i>Fouquieria macdougalii</i>	14.19 \pm 4.8	0.077 \pm 0.02	0.177 \pm 0.20	3.542 \pm 3.42
	<i>Ipomoea arborescens</i>	13.11 \pm 1.16	0.061 \pm 0.01	0.090 \pm 0.06	4.633 \pm 2.90
	<i>Jatropha cardiophylla</i>	22.97 \pm 4.08	0.140 \pm NA	0.301 \pm 0.01	9.597 \pm 1.92
	<i>Jatropha cordata</i>	14.81 \pm 2.44	0.08 \pm 0.01	0.168 \pm 0.18	2.876 \pm 1.97
	<i>Mimosa laxiflora</i>	22.53 \pm 5.66	0.14 \pm 0.03	0.345 \pm 0.21	4.582 \pm 4.27
	<i>Olneya tesota</i>	17.33 \pm 3.02	0.108 \pm 0.02	0.269 \pm 0.28	3.245 \pm 3.5
	<i>Prosopis velutina</i>	19.45 \pm 9.12	0.246 \pm 0.11	0.129 \pm 0.01	5.771 \pm 1.11
	San Judas	<i>Calliandra eriophylla</i>	18.94 \pm 1.14	0.163 \pm 0.01	0.187 \pm 0.06
<i>Cercidium microphyllum</i>		29.24 \pm 20.38	0.287 \pm 0.2	0.209 \pm 0.04	9.393 \pm 1.86
<i>Encelia farinosa</i>		37.12 \pm 1.41	0.306 \pm NA	0.259 \pm 0.06	7.532 \pm 0.34
<i>Fouquieria diguetii</i>		27.40 \pm 7.26	0.24 \pm 0.06	0.315 \pm 0.15	11.059 \pm 0.81
<i>Jatropha cardiophylla</i>		30.16 \pm 10.78	0.159 \pm 0.05	0.472 \pm 0.47	8.409 \pm 6.25
<i>Larrea tridentata</i>		11.59 \pm 0.78	0.151 \pm 0.01	0.162 \pm 0.04	4.738 \pm 2.04
<i>Mimosa laxiflora</i>		22.06 \pm 2.49	0.140 \pm 0.01	0.229 \pm 0.21	5.832 \pm 5.63
<i>Olneya tesota</i>		12.002 \pm 0.82	0.085 \pm 0.005	0.114 \pm 0.09	3.249 \pm 0.95

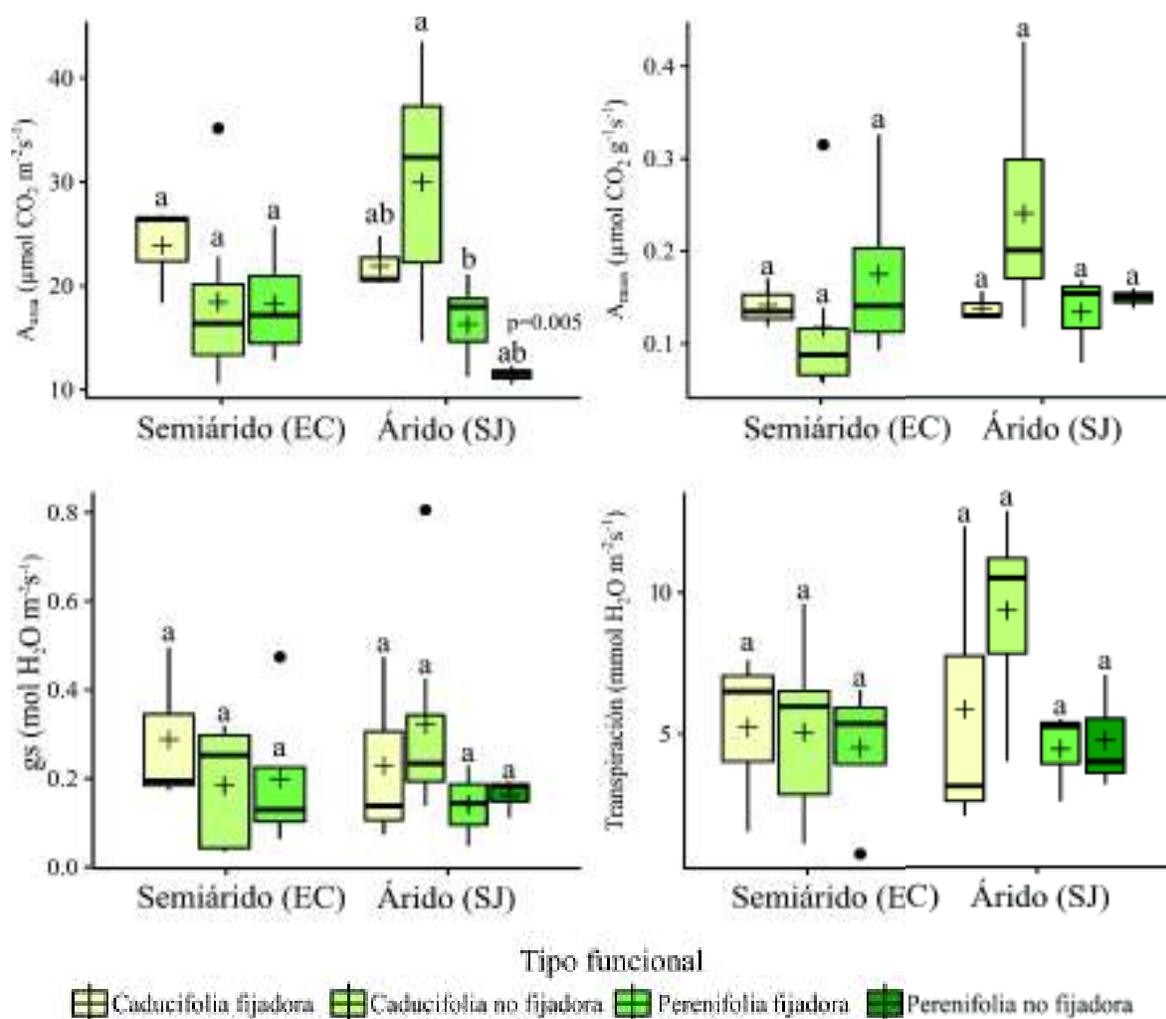


Figura 6. Atributos de la fotosíntesis entre tipos funcionales de cada comunidad. Letras diferentes indican diferencias significativas dentro de cada sitio $p \leq 0.05$.

V.2.2. Curvas de respuesta fotosintética a la luz y al CO₂

Las especies de cada comunidad mostraron diferentes patrones a partir de las propiedades fotosintéticas determinadas por medio de las curvas de respuesta de la fotosíntesis a la luz (Tabla 5). En general, el rendimiento cuántico de la fotosíntesis (ϕ) presentó una media de $0.053 \pm 0.007 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1}$ fotones, encontrándose en un rango de 0.038 y $0.067 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1}$ fotones. Obtuvieron mayor rendimiento cuántico *Eysenhardtia orthocarpa* en EC y *Jatropha cardiophylla* en SJ. Los valores de respiración oscura (R_o) oscilaron entre 0.88 a $9.88 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y tuvo una media general de $3.20 \pm 2.34 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, *Jatropha cardiophylla* y *Larrea tridentata* presentaron valores muy altos de respiración, y *Olneya tesota*, *Prosopis velutina* y *Mimosa laxiflora* los valores más bajos. El punto de compensación de la luz (PLC) se encontró en un rango desde $22.85 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (*P. velutina*) a $129.97 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en (*L. tridentata*) y una media general de $50.12 \pm 29.32 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Los valores del punto de saturación de la luz (PSL) fluctuaron entre 255 y $1869 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, teniendo como media $698.5 \pm 419.72 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

La modelación de las curvas de luz para cada especie es mostrada en la figura 7. Especies que presentaron curvas de respuesta parecidas a las de especies adaptadas a la sombra (saturación a menos de $300 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, bajas tasas de respiración y bajo PCL) fueron *Olneya tesota* en las dos comunidades y *Fouquieria macdougalii* en EC. Mientras que el resto de las especies presentaron curvas con saturación por encima de $500 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ las cuales son características de curvas de especies expuestas al sol y saturando a altas intensidades de irradiación. En particular *Encelia farinosa* y *Mimosa laxiflora* mostraron curvas con saturación a altos niveles de irradiancia en SJ.

En cuanto a tipos funcionales, solo R_o presentó diferencias significativas en la comunidad del sitio árido. La mayor tasa de respiración fue obtenida por la especie perennifolia no fijadora (*Larrea tridentata*), seguida de las caducifolias no fijadoras ($F=21.4$, $p=0.006$). Por otro lado, en EC los tipos funcionales se diferenciaron por medio del punto de compensación de la luz teniéndose media mayor en las especies caducifolias no fijadoras ($F=5.21$, $p=0.04$).

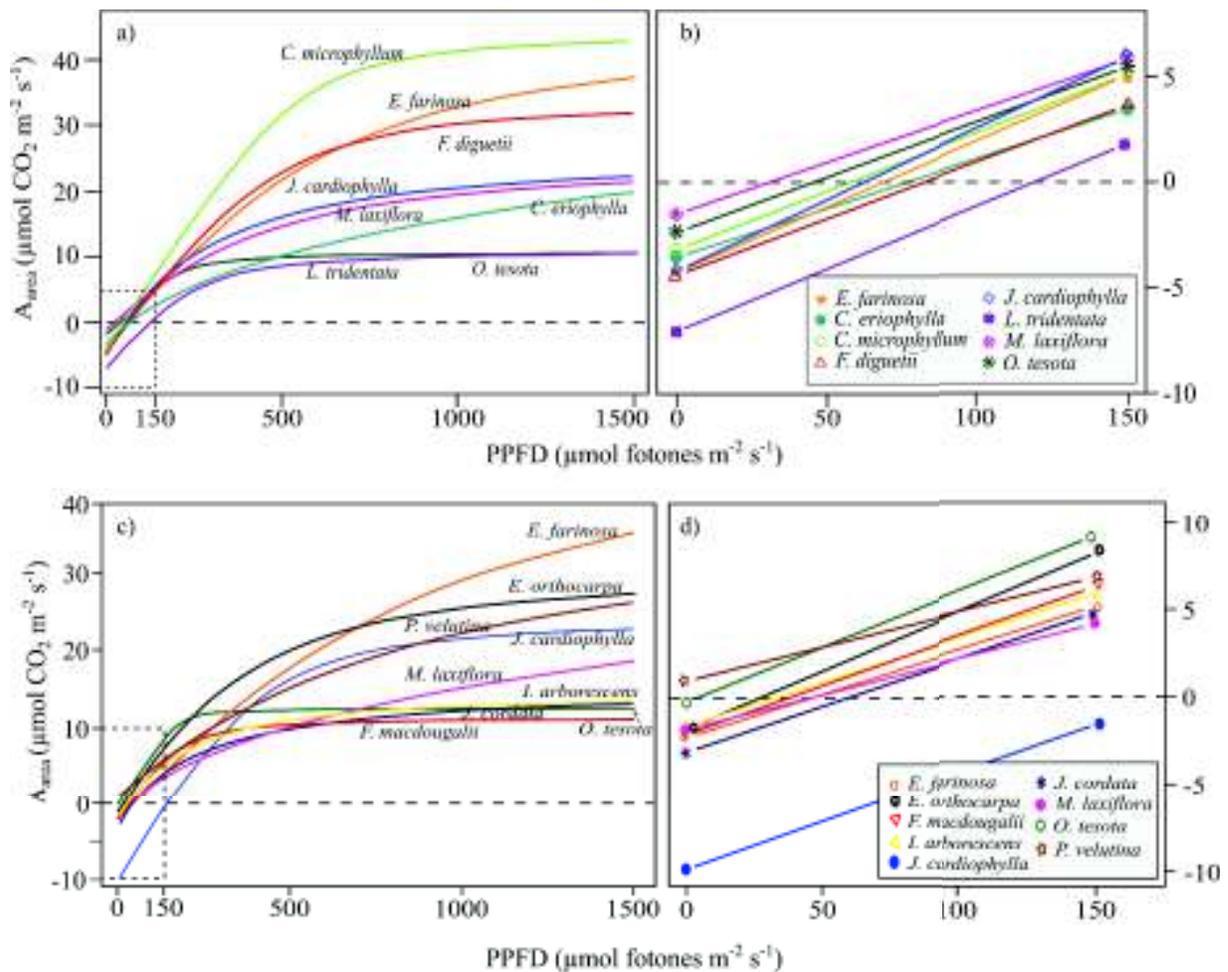


Figura 7. Curvas de respuesta fotosintética a la luz de las especies en cada comunidad. a) y b) son las curvas de las especies de la comunidad árida (SJ) y la pendiente inicial respectivamente, c) y d) son las curvas para las especies de la comunidad semiárida (EC) y la pendiente inicial respectivamente. Las curvas se modelaron con los datos de mejor ajuste utilizando tres diferentes curvas.

Tabla 5. Parámetros obtenidos de las curvas de respuesta de la fotosíntesis a la luz en las especies de cada comunidad. ϕ es el rendimiento cuántico de la fotosíntesis ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1}$ fotones), R_o es la respiración en oscuridad ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), PCL es el punto de compensación de la luz ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y PSL es el punto de saturación de la luz ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Se presentan los valores representados por el mejor ajuste utilizando tres diferentes curvas, por lo que no se muestran desviación estándar en las especies.

Sitio	Especie	ϕ	R_o	PCL	PSL
El Churi	<i>Encelia farinosa</i>	0.047	2.14	44.37	1866.7
	<i>Eysenhardtia orthocarpa</i>	0.065	1.69	25.72	717.75
	<i>Fouquieria macdougalii</i>	0.054	2	29.34	234.6134
	<i>Ipomoea arborescens</i>	0.048	1.52	38.88	517.05
	<i>Jatropha cardiophylla</i>	0.054	9.88	91.59	623.7877
	<i>Jatropha cordata</i>	0.051	2.99	58.45	850.25
	<i>Mimosa laxiflora</i>	0.047	1.7	43.3	ND
	<i>Olneya tesota</i>	0.063	0.21	3.36	156.34
	<i>Prosopis velutina</i>	0.038	-0.88	22.85	ND
San Judas	<i>Calliandra eriophylla</i>	0.0533	3.54	66.33	ND
	<i>Cercidium microphyllum</i>	0.055	3.19	27.13	543.2051
	<i>Encelia farinosa</i>	0.062	4.28	68.56	1055.705
	<i>Fouquieria diguetii</i>	0.053	4.35	81.07	621.4553
	<i>Jatropha cardiophylla</i>	0.067	4.21	62.15	827.4408
	<i>Larrea tridentata</i>	0.055	7.19	129.5	621.4553
	<i>Mimosa laxiflora</i>	0.049	1.47	29.97	922.5792
	<i>Olneya tesota</i>	0.052	2.38	45.15	242.4736

Los parámetros obtenidos de las curvas de respuesta de la fotosíntesis al CO_2 variaron entre las especies de cada comunidad (Tabla 6). $V_{\text{cmax}25}$ se encontró en un rango de 44.61 a 185.35 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, las especies *Jatropha cardiophylla* y *Encelia farinosa* de SJ presentaron medias muy altas de $V_{\text{cmax}25}$. En SJ los tipos funcionales no se diferenciaron significativamente, pero, en el EC, las especies perennifolias fijadoras (*Prosopis velutina* y *Olneya tesota*) mostraron los valores más altos de $V_{\text{cmax}25}$ ($X^2=6.34$, $df=2$, $p=0.04$) con respecto a las especies caducifolias.

El transporte de electrones ($J_{\max25}$) se encontró mayormente entre 45.7 a 477.8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y una media de 140.70 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. *Encelia farinosa* en San Judas presentó la media más alta seguida por *Mimosa laxiflora* en El Churi.

Tabla 6. Parámetros obtenidos de las curvas de respuesta de la fotosíntesis al CO_2 en las especies. $V_{\text{cmax}25}$ es velocidad de carboxilación máxima a 25°C ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), $J_{\max25}$ es el transporte de electrones a 25°C ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Se presenta la media \pm desviación estándar por especie ($n \approx 3$). NA=No aplica.

Sitio	Especie	$V_{\text{cmax}25}$	$J_{\max25}$
El Churi	<i>Encelia farinosa</i>	80.4 \pm 13.7	112.2 \pm NA
	<i>Eysenhardtia orthocarpa</i>	65.7 \pm 4	104.6 \pm 9.04
	<i>Fouquieria macedougali</i>	90.8 \pm 10.9	133.7 \pm 21.6
	<i>Ipomoea arborescens</i>	83.8 \pm 6.5	131.1 \pm 23.2
	<i>Jatropha cardiophylla</i>	89.7 \pm 3.1	144.5 \pm NA
	<i>Jatropha cordata</i>	81.4 \pm 4.9	130.9 \pm NA
	<i>Mimosa laxiflora</i>	94.4 \pm 21.7	393.9 \pm NA
	<i>Olneya tesota</i>	112.7 \pm 26.4	118.3 \pm NA
	<i>Prosopis velutina</i>	101.8 \pm 52.2	126.9 \pm NA
San Judas	<i>Calliandra eriophylla</i>	79.4 \pm 9.5	100.9 \pm 78.08
	<i>Cercidium microphyllum</i>	44.6 \pm 16.4	53.5 \pm NA
	<i>Encelia farinosa</i>	177.6 \pm 15.4	477.8 \pm NA
	<i>Fouquieria diguetii</i>	113.6 \pm 36.8	139.3 \pm NA
	<i>Jatropha cardiophylla</i>	140 \pm 8.7	140.7 \pm NA
	<i>Larrea tridentata</i>	63.3 \pm 9.0	101.7 \pm 21.1
	<i>Mimosa laxiflora</i>	109.75 \pm 15.7	130.35 \pm 1.79
	<i>Olneya tesota</i>	68.4 \pm 9.1	76.4 \pm 16.1

V.2.3. Atributos de la fluorescencia de la clorofila

Los atributos de la fotoquímica medidos por fluorescencia variaron en diferente grado entre las especies, los promedios de la eficiencia cuántica y los índices de funcionamiento se muestran en la tabla 7, y los parámetros del flujo de fotones para cada especie se muestran en el apéndice. En general, la eficiencia cuántica del fotosistema II (F_v/F_m) tuvo una variación baja comparada con otros atributos, los valores de se encontraron entre 0.64 y 0.86 y la media fue de 0.79 ± 0.045 , siendo *J. cardiophylla* la especie con la eficiencia cuántica más alta medida. Los índices de funcionamiento por absorción y total (PI_{abs} y PI_{tot}) variaron en casi 30 veces. PI_{abs} presentó

una media de 7.55 ± 5.33 y un rango de 0.88 a 32.02, las especies *J. cardiophylla* y *Encelia farinosa* obtuvieron la media mayor. El parámetro PI_{tot} osciló entre 1.51 a 37.35 con una media de 9.57 ± 6.14 , las especies caducifolias en el sitio árido SJ obtuvieron medias más altas de PI_{tot} que las otras especies y tipos funcionales ($F=4.15$, $p=0.011$) (Figura 8).

Tabla 7. Parámetros de la eficiencia cuántica del fotosistema II (Fv/Fm), los índices de funcionamiento (PI_{abs} , PI_{tot}) y el flujo de fotones disipados (DIO/CS). Se presenta la media \pm desviación estándar por especie ($n \approx 5$).

Sitio	Especie	Fv/Fm	PI_{abs}	PI_{tot}	DIO/CS
El Churi	<i>Encelia farinosa</i>	0.82 ± 0.02	10.97 ± 4.7	13.34 ± 5.18	40.9 ± 6.5
	<i>Eysenhardtia orthocarpa</i>	0.80 ± 0.02	5.57 ± 1.7	7.36 ± 2.19	56.9 ± 10.1
	<i>Fouquieria macdougalii</i>	0.78 ± 0.06	5.00 ± 3.0	6.78 ± 3.76	64.4 ± 30.0
	<i>Ipomoea arborescens</i>	0.79 ± 0.06	4.98 ± 2.2	6.57 ± 2.97	60.0 ± 23.6
	<i>Jatropha cardiophylla</i>	0.80 ± 0.05	7.02 ± 3.8	9.01 ± 4.52	51.9 ± 17.4
	<i>Jatropha cordata</i>	0.78 ± 0.07	8.43 ± 5.9	10.28 ± 6.98	60.9 ± 28.6
	<i>Mimosa laxiflora</i>	0.78 ± 0.04	7.05 ± 3.9	8.82 ± 4.61	66.6 ± 27.9
	<i>Olneya tesota</i>	0.80 ± 0.04	6.17 ± 3.1	8.30 ± 3.88	58.9 ± 21.8
	<i>Prosopis velutina</i>	0.78 ± 0.04	7.06 ± 4.5	8.95 ± 5.19	51.5 ± 17.9
San Judas	<i>Calliandra eriophylla</i>	0.79 ± 0.03	5.66 ± 1.9	7.45 ± 2.47	63.3 ± 13.0
	<i>Cercidium microphyllum</i>	0.77 ± 0.04	6.05 ± 2.3	7.42 ± 2.73	46.6 ± 19.4
	<i>Encelia farinosa</i>	0.80 ± 0.04	13.45 ± 9.8	16.17 ± 10.82	46.2 ± 18.5
	<i>Fouquieria diguetii</i>	0.80 ± 0.02	6.16 ± 2.2	7.77 ± 2.49	51.1 ± 12.4
	<i>Jatropha cardiophylla</i>	0.85 ± 0.01	17.51 ± 4.0	21.18 ± 4.49	33.5 ± 3.2
	<i>Larrea tridentata</i>	0.78 ± 0.04	4.06 ± 2.3	5.55 ± 2.95	62.2 ± 20.4
	<i>Mimosa laxiflora</i>	0.81 ± 0.04	9.03 ± 5.2	11.59 ± 6.30	51.6 ± 13.9
	<i>Olneya tesota</i>	0.76 ± 0.03	3.06 ± 1.6	4.38 ± 1.91	79.6 ± 17.4

Por otro lado, los parámetros del flujo de fotones ABS/CS, TRo/CS, ETo/CS, DIO/CS y RC/CS fueron muy variables entre las especies. El flujo de fotones absorbidos (ABS/CS) presentó un rango de 150 a 398 y una media de 264 ± 47.97 , en el sitio árido los tipos funcionales se diferenciaron con esta variable siendo las especies caducifolias fijadoras y perennifolias no fijadoras las de media más alta ($F=10.56$, $p=0.000$) (Figura 8). TRo/CS, el flujo de fotones atrapados, se encontró entre 118.9 a 285.9 con media de 207.1 ± 30.87 . En los parámetros ABS/CS y TRo/CS la media más alta la presentó *O. tesota* de SJ y la más baja *C. microphyllum*. El flujo de transporte de electrones (ETo/CS) osciló entre 88.67 y 186.77 con una media de

141.62 ± 20.03, las medias más altas las presentaron *M. laxiflora* de EC y *C. eriophylla* de SJ. El flujo de fotones disipados (DIO/CS) osciló entre 27.07 en *E. farinosa* y 133.87 en *F. macdougallii* y tuvo media de 55.38 ± 21.42, en SJ los tipos funcionales se diferenciaron significativamente con este parámetro mostrando la media más alta las especies perennifolias (F=6.40, p=0.0011) (Figura 8). Los centros de reacción por unidad de área (RC/CS) se encontraron entre 90.43 en *C. microphyllum* y 241 en *O. tesota* con una media de 173.22 ± 28.14. Las medias por especie se presentan en la tabla 3 del apéndice.

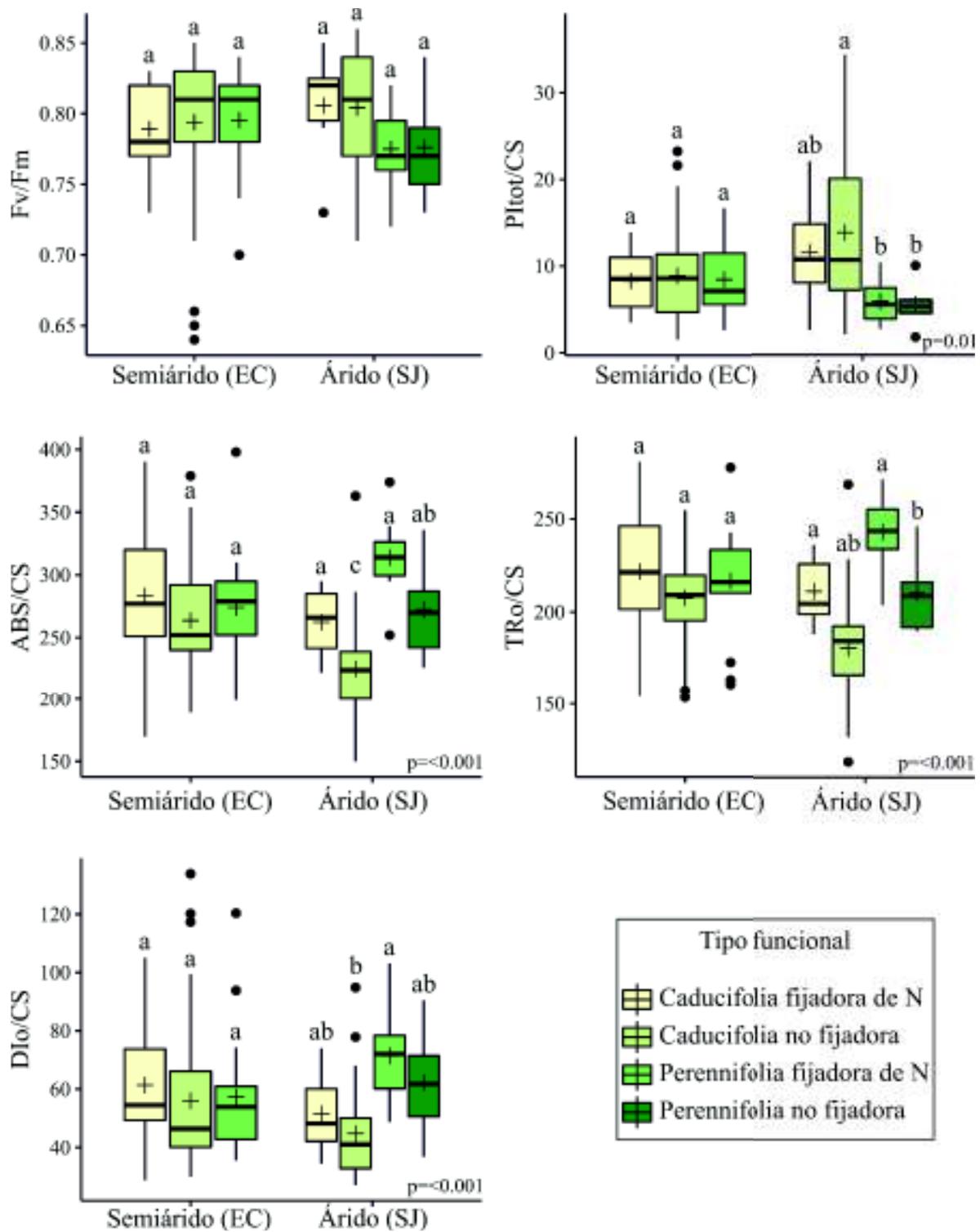


Figura 8. Parámetros del rendimiento fotoquímico y del flujo de fotones entre tipos funcionales en las dos comunidades. Letras diferentes indican diferencias significativas dentro de cada sitio $p \leq 0.05$.

V.2.4. Clorofilas y carotenos totales en las especies y tipos funcionales

Los pigmentos foliares medidos presentaron poca variación y en casi todas las variables la especie *Eysenhardtia orthocarpa* obtuvo la media más alta y *Olneya tesota* de SJ la media más baja (Tabla 8). La clorofila *a* presentó una media general de $1.80 \pm 0.56 \text{ mg g}^{-1}$ encontrándose en un rango de 0.66 mg g^{-1} a 2.84 mg g^{-1} . La clorofila *b*, por otro lado, tuvo una media de 0.60 ± 0.26 y un rango de 0.22 mg g^{-1} a 1.42 mg g^{-1} . La proporción de clorofila *a/b* (Chl *a/b*) presentó una media de 3.13 ± 0.41 con valores desde 2.0 a 3.94. Las clorofilas totales presentaron un rango de 10.51 mg L^{-1} a 49.47 mg L^{-1} con una media general de $27.94 \pm 9.28 \text{ mg L}^{-1}$ y los carotenos totales tuvieron una media de $1.83 \pm 0.55 \text{ mg L}^{-1}$ con un rango desde 0.68 mg L^{-1} a 3.10 mg L^{-1} .

En San Judas, las caducifolias presentaron las medias más altas de clorofila *a* ($F=6.65$, $df=3$, $p=0.004$), clorofila *b* ($F=9.27$, $df=3$, $p=0.001$), clorofila total ($F=9.17$, $df=3$, $p=0.001$) y carotenos totales ($F=6.49$, $df=3$, $p=0.0004$). Mientras que en El Churi las caducifolias fijadoras obtuvieron media más alta solo de carotenos totales ($F=4.34$, $df=2$, $p=0.02$),

Tabla 8. Contenido de clorofila *a* (mg g^{-1}), clorofila *b* (mg g^{-1}), Chl *a/b*= proporción clorofila *a*/clorofila *b*, Chl tot=clorofilas totales (mg L^{-1}) y Car tot=carotenos totales (mg L^{-1}) en las especies de cada comunidad. Se presentan la media \pm desviación estándar. NA=No aplica.

Sitio	Especie	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Chl <i>a/b</i>	Chl tot	Car tot
El Churi	<i>Encelia farinosa</i>	1.94 ± 0.42	0.63 ± 0.20	3.15 ± 0.31	30.2 ± 7.3	1.8 ± 0.45
	<i>Eysenhardtia orthocarpa</i>	2.64 ± 0.20	1.14 ± 0.26	2.36 ± 0.33	44.1 ± 5.0	2.7 ± 0.43
	<i>Fouquieria macdougalii</i>	1.43 ± 0.70	0.51 ± 0.37	3.03 ± 0.46	22.8 ± 12.2	1.7 ± 0.77
	<i>Ipomoea arborescens</i>	1.88 ± 0.65	0.63 ± 0.28	3.08 ± 0.34	29.5 ± 10.7	2.0 ± 0.47
	<i>Jatropha cardiophylla</i>	$1.33 \pm \text{NA}$	$0.44 \pm \text{NA}$	$3.03 \pm \text{NA}$	$20.8 \pm \text{NA}$	$1.6 \pm \text{NA}$
	<i>Jatropha cordata</i>	1.68 ± 0.43	0.50 ± 0.19	3.48 ± 0.45	25.7 ± 7.1	2.0 ± 0.56
	<i>Mimosa laxiflora</i>	2.39 ± 0.16	0.83 ± 0.14	2.92 ± 0.29	37.7 ± 3.4	2.5 ± 0.16
	<i>Olneya tesota</i>	1.63 ± 0.05	0.55 ± 0.11	2.97 ± 0.17	25.6 ± 5.4	1.4 ± 0.32
San Judas	<i>Calliandra eriophylla</i>	1.42 ± 0.39	0.38 ± 0.10	3.71 ± 0.06	21.4 ± 5.8	1.6 ± 0.26
	<i>Cercidium microphyllum</i>	1.89 ± 0.0	0.54 ± 0.03	3.49 ± 0.21	28.6 ± 0.4	1.7 ± 0.07
	<i>Encelia farinosa</i>	2.15 ± 0.01	0.68 ± 0.02	3.17 ± 0.06	33.4 ± 0.3	1.9 ± 0.0
	<i>Fouquieria diguetii</i>	1.85 ± 0.16	0.62 ± 0.05	2.97 ± 0.02	29.0 ± 2.5	2.1 ± 0.37
	<i>Jatropha cardiophylla</i>	2.05 ± 0.46	0.63 ± 0.18	3.30 ± 0.25	31.5 ± 7.4	2.0 ± 0.39
	<i>Larrea tridentata</i>	1.22 ± 0.26	0.32 ± 0.06	3.82 ± 0.10	18.1 ± 3.8	1.30 ± 0.20
	<i>Mimosa laxiflora</i>	2.46 ± 0.09	0.81 ± 0.10	3.04 ± 0.27	38.5 ± 2.2	2.51 ± 0.18
<i>Olneya tesota</i>	1.12 ± 0.66	0.37 ± 0.23	3.01 ± 0.09	17.5 ± 10.5	1.10 ± 0.36	

Como se puede observar en la Figura 9, en San Judas, las caducifolias presentaron las medias más altas de clorofila *a* ($F=6.65$, $df=3$, $p=0.004$), clorofila *b* ($F=9.27$, $df=3$, $p=0.001$), clorofila total ($F=9.17$, $df=3$, $p=0.001$) y carotenos totales ($F=6.49$, $df=3$, $p=0.0004$). Mientras que en El Churi las caducifolias fijadoras obtuvieron media más alta solo de carotenos totales ($F=4.34$, $df=2$, $p=0.02$).

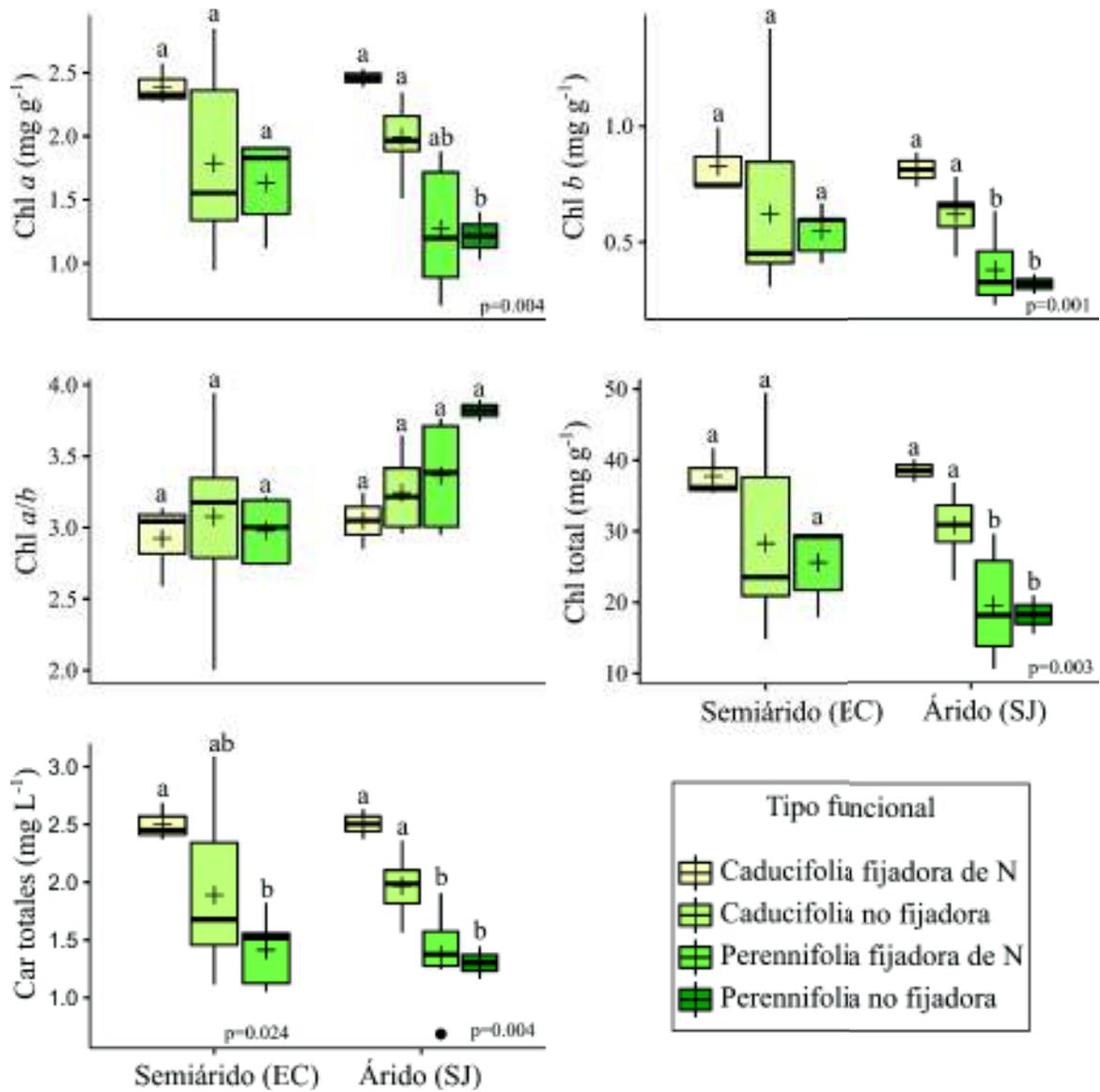


Figura 9. Contenido de pigmentos foliares en los tipos funcionales de cada comunidad. Letras diferentes indican diferencias significativas dentro de cada sitio $p \leq 0.05$.

V.3. Atributos estructurales, elementales y estequiométricos

V.3.1. Área foliar específica

La media general de área foliar específica (AFE) obtenida fue de $15.61 \pm 4.3 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ con un rango de valores entre 11.87 y $19.52 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$, siendo *Ipomoea arborescens* de El Churi la especie con medias más alta y *Larrea tridentata* de SJ la media menor (Tabla 9).

Tabla 9. Área foliar específica ($\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$) de las especies en cada comunidad. Se presentan media \pm desviación estándar.

Sitio	Especie	AFE
El Churi	<i>Encelia farinosa</i>	10.63 ± 1.76
	<i>Eysenhardtia orthocarpa</i>	19.65 ± 1.21
	<i>Fouquieria macdougalii</i>	18.34 ± 1.12
	<i>Ipomoea arborescens</i>	21.62 ± 1.95
	<i>Jatropha cardiophylla</i>	16.65 ± 2.63
	<i>Jatropha cordata</i>	18.76 ± 2.43
	<i>Mimosa laxiflora</i>	16.43 ± 2.80
	<i>Olneya tesota</i>	16.62 ± 2.20
	<i>Prosopis velutina</i>	7.91 ± 0.47
San Judas	<i>Calliandra eriophylla</i>	11.62 ± 0.50
	<i>Cercidium microphyllum</i>	10.36 ± 0.92
	<i>Encelia farinosa</i>	12.22 ± 1.06
	<i>Fouquieria diguetii</i>	11.02 ± 0.37
	<i>Jatropha cardiophylla</i>	19.06 ± 1.13
	<i>Larrea tridentata</i>	7.76 ± 0.81
	<i>Mimosa laxiflora</i>	15.91 ± 1.25
	<i>Olneya tesota</i>	14.12 ± 1.43

Como se observa en la Figura 10, los tipos funcionales dentro de cada sitio se diferenciaron mediante el área foliar específica. En el sitio árido SJ las especies caducifolias obtuvieron medias más altas agrupándose también junto a ellas las perennifolias fijadoras (*Olneya tesota*) ($F=3.31$, $df=3$, $p=0.04$), ocurrió de igual manera en El Churi ($F=3.65$, $df=2$, $p=0.03$) (Figura 10). En ambos casos, las especies perennifolias tienden a tener valores más bajos de AFE que las caducifolias.

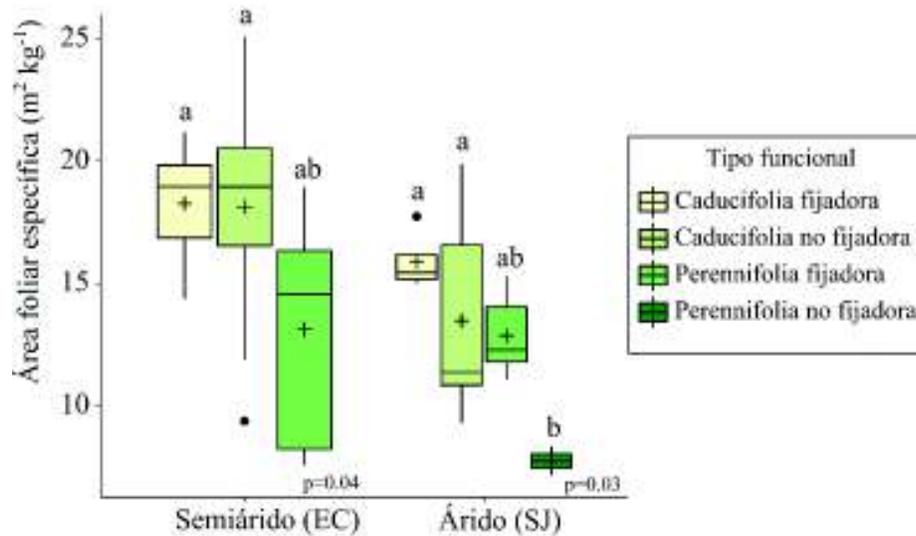


Figura 10. Área foliar específica de tipos funcionales dentro de cada comunidad. Letras diferentes indican diferencias significativas dentro de cada sitio $p \leq 0.05$.

V.3.2. Nutrientes foliares y estequiometría ecológica

En términos de nutrientes foliares el carbono fue menos variable que el nitrógeno y fósforo. El carbono foliar total con base en masa (C_{mass}) se encontró en un rango de 405.6 mg g^{-1} a 477.4 mg g^{-1} con media general de $433.3 \pm 14.10 \text{ mg g}^{-1}$, la media más alta la obtuvo *P. velutina* y la menor *I. arborescens* ambas en EC. En el caso del nitrógeno foliar total con base en masa (N_{mass}), la media general fue de $28.17 \pm 7.33 \text{ mg g}^{-1}$, los datos se encontraron en un rango de 14.80 a 41.3 mg g^{-1} , la media más alta la presentó *M. laxiflora* de EC y la media más baja la obtuvo *C. eriophylla* de SJ a pesar de ser fijadora de N. El nitrógeno foliar con base en área (N_{area}), tuvo una media de $1.95 \pm 0.56 \text{ g m}^{-2}$ con valores desde 1.10 hasta 4.20 g m^{-2} , la media más alta la presentó *P. velutina* y la media menor *F. macdougali*. Por otro lado, el fósforo foliar con base en masa (P_{mass}) presentó una media de $1.79 \pm 0.54 \text{ mg g}^{-1}$ y un rango de 0.76 a 4.1 mg g^{-1} , con media más alta la especie *E. farinosa* y la media menor *C. eriophylla*. El fósforo foliar con base en área (P_{area}) tuvo valores de 0.06 a 0.28 mg g^{-1} y una media general de $0.13 \pm 0.05 \text{ mg g}^{-1}$, la media más baja la obtuvo *Calliandra eriophylla* y la más alta *Encelia farinosa*. Los valores promedio de estas variables en cada especie se observan en la Tabla 4 del apéndice.

La proporción estequiométrica C:N presentó una media de 16.43 ± 4.91 en un rango de 10.29 a 30.29, la especie con media más alta fue *M. laxiflora* de EC y la de media menor fue *L. tridentata* de SJ. El rango de valores de N:P fue de 7.47 a 26.96 con una media general de 15.39 ± 4.5 , la especie con media mayor fue *P. velutina* y la media menor en *J. cordata* en EC ambas. En el caso de C:P la media fue de 262.8 ± 20.49 con valores de 108 a 554, la media más alta la obtuvo la especie *C. eriophylla* y la menor *J. cordata*. Se observan en la tabla 10 las medias de las especies y comunidades.

Tabla 10. C:N, N:P y C:P en las especies de cada comunidad. Se presenta media \pm desviación estándar. NA=No aplica.

Sitio	Especie	C:N	N:P	C:P
El Churi	<i>Encelia farinosa</i>	17.15 ± 2.53	9.87 ± 1.53	183.8 ± 38.5
	<i>Eysenhardtia orthocarpa</i>	13.34 ± 1.53	$14.99 \pm NA$	$233.9 \pm NA$
	<i>Fouquieria macdougalii</i>	19.41 ± 2.38	11.99 ± 0.76	231.8 ± 13.81
	<i>Ipomoea arborescens</i>	12.83 ± 1.15	16.31 ± 2.32	209.2 ± 36.07
	<i>Jatropha cardiophylla</i>	16.13 ± 1.63	11.46 ± 2.79	183.2 ± 19.15
	<i>Jatropha cordata</i>	15.21 ± 1.98	8.94 ± 2.07	144.8 ± 52
	<i>Mimosa laxiflora</i>	11.00 ± 1.34	21.78 ± 3.03	224.3 ± 34.2
	<i>Olneya tesota</i>	13.81 ± 2.13	16.04 ± 1.21	222.2 ± 41.14
	<i>Prosopis velutina</i>	13.80 ± 0.68	26.93 ± 3.58	371.5 ± 69.05
San Judas	<i>Calliandra eriophylla</i>	25.43 ± 4.39	19.74 ± 0.93	500.7 ± 78.25
	<i>Cercidium microphyllum</i>	16.07 ± 1.30	18.78 ± 0.74	315.3 ± 4.55
	<i>Encelia farinosa</i>	14.87 ± 1.08	9.60 ± 1.39	142.0 ± 10.32
	<i>Fouquieria diguetii</i>	24.23 ± 1.42	16.28 ± 2.38	392.8 ± 34.52
	<i>Jatropha cardiophylla</i>	11.81 ± 1.48	17.33 ± 0.88	203.9 ± 18.35
	<i>Larrea tridentata</i>	27.12 ± 4.50	12.02 ± 0.95	328 ± 79.67
	<i>Mimosa laxiflora</i>	13.58 ± 1.71	20.66 ± 2.09	292.9 ± 72.73
	<i>Olneya tesota</i>	19.41 ± 3.73	14.32 ± 5.39	264.8 ± 61.23

Como se observa en la Figura 11, entre tipos funcionales C_{mass} presentó diferencias tanto en SJ ($F=6.29$, $df=3$, $p=0.005$) como en EC ($F=4.06$, $df=2$, $p=0.03$). En EC, C_{mass} fue más alto en las especies fijadoras caducifolias y perennifolias (*P. velutina*, *E. orthocarpa*, *M. laxiflora*, *O. tesota*), mientras que en SJ fue mayor en perennifolias no fijadoras (*Larrea tridentata*). Las medias más altas de N_{mass} en El Churi las presentaron las especies fijadoras de N ($F=9.18$, $df=2$, $p=0.0012$), mientras que en San Judas las especies caducifolias (*J. cardiophylla*, *M. laxiflora*,

C. microphyllum, *F. diguetii*) obtuvieron la media mayor ($F=3.72$, $df=3$, $p=0.03$). Por otro lado, P_{mass} no presentó diferencias significativas entre los tipos funcionales en ninguna de las dos comunidades, a pesar de esto, se puede observar una tendencia a tener valores más bajos en las especies fijadoras de nitrógeno en ambos sitios. El nitrógeno con base en área se diferenció en EC ($F=4.41$, $df=2$, $p=0.024$) con valores más altos en las especies fijadoras de N, pero no se diferenció en SJ.

Las proporciones estequiométricas también se utilizaron para diferenciar los tipos funcionales dentro de cada comunidad. En San Judas el C:N fue significativamente mayor en las especies perennifolias (*Olneya tesota*, *Larrea tridentata* ($F=5.96$, $df=3$, $p=0.005$), mientras que, en EC, las caducifolias no fijadoras obtuvieron valores más altos y las fijadoras de N se agruparon con las medias más bajas ($F=5.6$, $df=2$, $p=0.010$). Por otro lado, la proporción N:P también fue significativamente diferente entre los tipos funcionales. En El Churi, las fijadoras de N (*P. velutina*, *E. orthocarpa*, *M. laxiflora*, *O. tesota*) obtuvieron las medias más altas de N:P y las caducifolias obtuvieron los valores más bajos ($F=5.13$, $df=14$, $p=0.02$). La proporción C:P no presentó diferencias estadísticamente significativas entre los tipos funcionales, sin embargo, en ambos sitios se muestra tendencia a mantener valores ligeramente más bajos en las especies caducifolias no fijadoras (Figura 11).

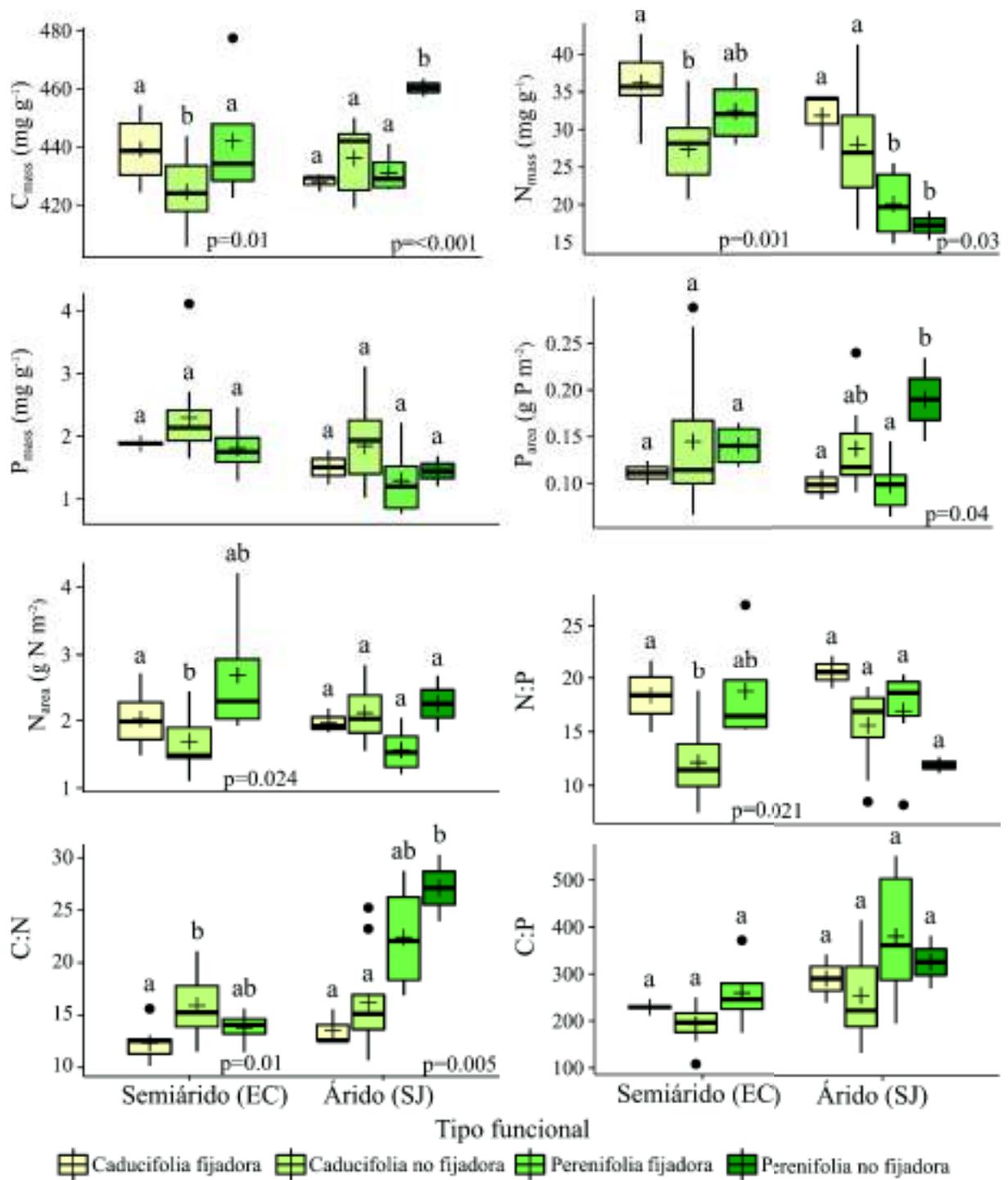


Figura 11. Nutrientes y proporciones estequiométricas foliares de tipos funcionales dentro de cada comunidad. Letras diferentes indican diferencias significativas dentro de cada sitio $p \leq 0.05$.

V.3.3 Eficiencia en el uso del agua y nutrientes

La eficiencia instantánea en el uso del agua ($EUA_{inst} = A_{area}/\text{transpiración}$) tuvo una alta variación ($1.52 - 19.88 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) con una media general de $4.88 \pm 3.72 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, solamente *Olneya tesota* y *Mimosa laxiflora* presentaron valores de EUA_{inst} mayores a $11 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$. La eficiencia en el uso del agua intrínseca ($EUA_{intrins} = A_{area}/g_s$) fluctuó de 41.07 a $326 \text{ mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ y obtuvo una media de $135.4 \pm 86.7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, la media más alta la presentó *I. arborescens* y la menor *M. laxiflora* de EC. Por otro lado, la eficiencia en el uso del nitrógeno (EUN) varió de 4.37 a $21.48 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ N s}^{-1}$, con media de $10.89 \pm 0.46 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ N s}^{-1}$, la especie con media más alta fue *F. diguetii* y la más baja fue *L. tridentata*. La eficiencia en el uso del fósforo (EUP) se encontró entre 4.03 a $30.97 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ P s}^{-1}$ con media de $13.58 \pm 8.11 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ P s}^{-1}$ (Tabla 11), la especie con media más alta fue *Fouquieria diguetii* y la especie con media menor fue *J. cordata*.

Tabla 11. Eficiencia en el uso del agua instantánea (EUA_{inst} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) e intrínseca (EUA_{intrin} , $\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) y eficiencia en el uso de nitrógeno (EUN, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ N s}^{-1}$) y fósforo (EUP, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ P s}^{-1}$) en especies dentro de cada comunidad. Se presenta la media de la especie en cada sitio.

Sitio	Especie	EUA_{inst}	$EUA_{intrins}$	EUN	EUP
El Churi	<i>Encelia farinosa</i>	5.56	140.2	15.77	1.29
	<i>Eysenhardtia orthocarpa</i>	4.15	155.0	15.75	1.42
	<i>Fouquieria macdougalii</i>	6.27	184.7	10.76	0.75
	<i>Ipomoea arborescens</i>	3.42	199.4	10.18	0.65
	<i>Jatropha cardiophylla</i>	2.39	76.4	12.92	1.05
	<i>Jatropha cordata</i>	6.36	191.1	8.00	0.41
	<i>Mimosa laxiflora</i>	7.70	74.5	7.39	1.21
	<i>Olneya tesota</i>	11.64	139.5	9.02	0.81
	<i>Prosopis velutina</i>	3.59	157.6	5.92	1.60
San Judas	<i>Calliandra eriophylla</i>	3.54	108.3	15.51	2.14
	<i>Cercidium microphyllum</i>	2.96	133.6	14.69	2.07
	<i>Encelia farinosa</i>	4.93	143.7	16.93	1.50
	<i>Fouquieria diguetii</i>	2.51	106.3	21.49	2.54
	<i>Jatropha cardiophylla</i>	4.30	105.0	10.40	1.41
	<i>Larrea tridentata</i>	2.77	76.1	5.15	0.79
	<i>Mimosa laxiflora</i>	6.19	160.3	9.57	1.43
	<i>Olneya tesota</i>	3.82	154.6	6.45	0.66

Para estas variables, los tipos funcionales no se diferenciaron estadísticamente en ninguna de las comunidades (Figura 12). La EUA_{inst} presentó muy poca variabilidad entre los tipos funcionales principalmente en El Churi; en SJ las caducifolias tienden a presentar valores más altos. $EUA_{intrins}$ tampoco mostró diferencias significativas, pero se puede observar que perennifolias fijadoras obtuvieron valores más bajos en el sitio árido. La eficiencia en el uso de los nutrientes, tanto N como P, fue más alta en las especies caducifolias no fijadoras de San Judas, pero no se encontró evidencia estadística debido al amplio rango intercuartílico

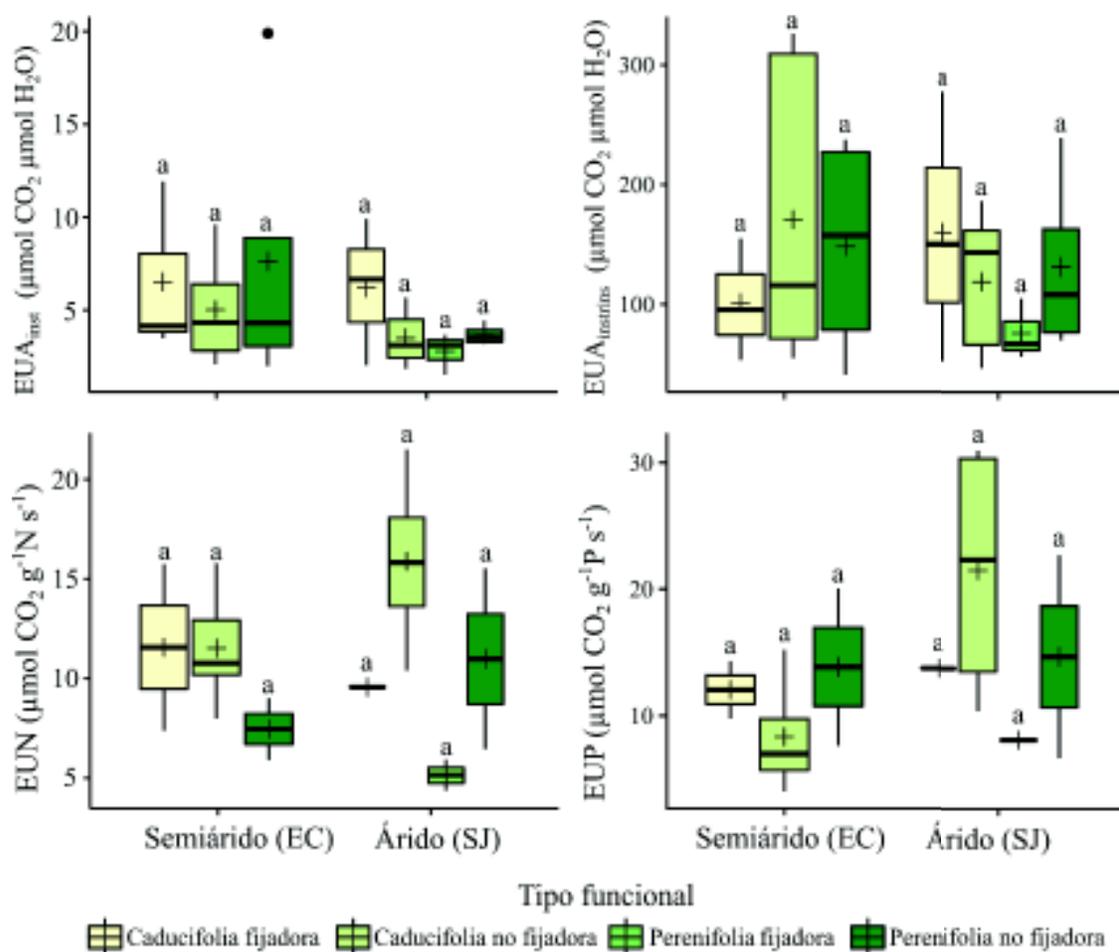


Figura 12. Eficiencia en el uso del agua y nutrientes de tipos funcionales dentro de cada comunidad.

V.3.4. Diferencias y variabilidad entre los atributos ecofisiológicos y estequiométricos a nivel comunidad

En la Tabla 12 se muestran las medias, medianas y el coeficiente de variación de los atributos ecofisiológicos y estequiométricos para cada comunidad. Dentro de los atributos ecofisiológicos, las variables que presentaron diferencias significativas entre sitios fueron Chl *a/b* ($t=2.62$, $df=46.3$, $p=0.01$) obteniendo la media más alta el sitio de SJ y, el área foliar específica, en la comunidad semiárida EC, con una media de $17.35 \pm 4.04 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ la cual fue significativamente mayor que la comunidad árida SJ con media de $13.23 \pm 3.46 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ ($t=-3.5$, $df=47.01$, $p=0.001$). Para la mayor parte de los atributos ecofisiológicos como EUA instantánea e intrínseca, EUN, EUP o los parámetros de curvas de respuesta no se encontró evidencia estadística para diferenciarlos. Sin embargo, los promedios de los parámetros de eficiencia en el uso del agua fueron ligeramente mayores en EC, y los parámetros de eficiencia en el uso de los nutrientes tuvieron medias más altas en SJ. En cuanto a los parámetros de la fluorescencia, los únicos que se diferenciaron estadísticamente fueron ABS/CS ($t=-32.84$, $df=45$, $p=0.00$) y TRo/CS ($t=2.10$, $df=75.43$, $p=0.038$), siendo la media de ambos parámetros más alta en EC, el sitio semiárido. RC/ABS también se diferenció entre sitios, pero fue mayor en SJ ($t=-2.232$, $df=74.3$, $p=0.028$). ETo/CS y DIo/CS presentaron una media ligeramente mayor en el sitio semiárido, pero no hubo evidencia estadística para diferenciarlos.

Entre los atributos estequiométricos, las que presentaron diferencias significativas fueron N con base en masa ($t=2.59$, $df=36$, $p=0.01$) y el fósforo foliar basado en masa ($t=-2.66$, $df=30$, $p=0.01$), con promedios más altos en El Churi. Así como las proporciones estequiométricas de C:N ($Z=-2.17$, $p=0.029$) y C:P ($t=2.97$, $df=31$, $p=0.005$) con promedios más altos en la comunidad árida de SJ, el N:P no fue significativamente diferente entre los sitios.

De manera general como se observa en la Tabla 12 se encontró un amplio rango de valores de los diferentes atributos funcionales. Entre ellos los que presentaron mayor variación y dispersión medida como coeficiente de variación (CV) fueron los atributos fotosintéticos, las eficiencias en uso de recursos y los índices de funcionamiento.

Tabla 12. Atributos ecofisiológicos y estequiométricos en cada comunidad. Se presentan medias \pm error estándar, medianas, coeficiente de variación (CV) y significancia estadística de la prueba.

Atributo	San Judas			El Churi			Significancia estadística
	Media \pm ee	Mediana	CV %	Media \pm ee	Mediana	CV%	
A _{area}	21.98 \pm 2.47	20.46	46	20.06 \pm 1.86	18.09	35	-
A _{mass}	0.18 \pm 0.021	0.15	48	0.14 \pm 0.022	0.12	60	-
gs	0.24 \pm 0.047	1.37	78	0.21 \pm 0.040	1.83	72	-
Tr	6.71 \pm 0.89	5.48	54	4.78 \pm 0.69	5.72	56	-
ϕ	0.055 \pm 0.002	0.054	10	0.051 \pm 0.003	0.051	17	-
PLC	63.7 \pm 11.55	64.24	51	40.9 \pm 8.23	38.8	62	-
PSL	690.5 \pm 102.7	621.3	39	709.5 \pm 214.63	621.3	80	-
Ro	-3.82 \pm 0.59	-3.87	44	-2.53 \pm 0.95	-1.70	113	-
V _{cmax25}	102.07 \pm 11.9	91.85	45	86.79 \pm 4.09	89.8	16	-
J _{max25}	135.86 \pm 32.8	122.8	83	147.13 \pm 22.8	122.6	53	-
EUA _{inst}	3.88 \pm 0.5	3.30	54	6.0 \pm 1.24	4.14	80	-
EUA _{intrins}	121.64 \pm 16.8	104.8	56	151 \pm 26.7	95.45	68	-
EUN	11.7 \pm 1.9	10.4	49	10.63 \pm 1.18	10.18	47	-
EUP	17.16 \pm 3.39	14.16	55	10.40 \pm 1.72	9.77	49	-
Car tot	1.76 \pm 0.11	1.81	27	1.92 \pm 0.11	1.82	30	-
Chl a/b	3.32 \pm 0.07 *	3.24	09	3.0 \pm 0.41	3.04	13	t=2.62, df=46.3, p=0.01
Chl tot	26.65 \pm 1.99	28.37	32	29.4 \pm 1.92	29.25	34	-
AFE	13.23 \pm 0.73	12.29	26	17.35 \pm 0.72 **	18.79	23	t=-3.5, df=47.01, p= 0.001
Fv/Fm	0.80 \pm 0.0057	0.80	048	0.79 \pm 0.048	0.81	060	-
PI _{abs}	9.02 \pm 1.03	6.78	78	6.78 \pm 0.42	6.23	58	-
PI _{tot}	11.21 \pm 1.18	8.57	71	8.72 \pm 0.50	8.37	53	-
RC/ABS	0.71 \pm 0.022	0.66	21	0.65 \pm 0.012	0.66	16	t=-2.232, df=74.3, p=0.028
RC/CS	174.84 \pm 4.66	183.2	18	172.36 \pm 2.81	172.9	15	-
ABS/CS	251.2 \pm 7.57	240	20	268.4 \pm 4.85*	260	16	t=-32.84, df= 45, p= 0.00
TRo/CS	198.9 \pm 5.15	192.7	17	211.4 \pm 2.96 *	212.2	13	t=2.10, df=75.43, p=0.038
DIo/CS	52.34 \pm 2.79	48.37	36	56.9 \pm 2.41	49.32	39	-

ETo/CS	137.05 ± 2.19	138.48	14	144.0 ± 2.12	144.9	13	-
N_{mass}	25.23 ± 1.72	25.5	31	30.64 ± 1.17 *	29.6	19	t=-2.59, df=36.4, p= 0.01
P_{mass}	1.59 ± 0.13	1.42	37	2.14 ± 0.14 *	1.93	28	t=-2.66, df=29.9, p= 0.01
C:N	18.89 ± 1.34 *	16.89	31	14.74 ± 0.55	14.32	19	Z=-2.17, p=0.02
C:P	307.09 ± 27.23 *	312.1	38	212.4 ± 13.58	211.0	26	t=-2.97, df=31.3, p= 0.005
N:P	16.25 ± 0.93	17.95	25	14.42 ± 1.19	14.31	34	-

t es el estadístico de la prueba de t para dos medias con una distribución normal, Z es el estadístico utilizado para la prueba de diferencias de dos medias de Wilcoxon con distribución no normal.

A_{area} = tasa de fotosíntesis con base en área ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), A_{mass} = tasa de fotosíntesis con base en masa ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$), gs= conductancia estomática ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), Tr= tasa de transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), ϕ =rendimiento cuántico de la fotosíntesis ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol fotón}^{-1}$), PLC= punto de compensación de la luz ($\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), PSL=punto de saturación de la luz ($\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), Ro= respiración oscura ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), V_{cmax25} = velocidad de carboxilación máxima ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), J_{max25} = transporte de electrones ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), EUA_{inst} = eficiencia en el uso del agua instantánea ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol H}_2\text{O}^{-1}$), EUA_{intrins} = eficiencia en el uso del agua intrínseca ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$), EUN = eficiencia en el uso del nitrógeno ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ N s}^{-1}$), EUP = eficiencia en el uso del fósforo ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ P s}^{-1}$), Car tot=carotenos totales (mg L^{-1}), Chl tot =Clorofila total (mg L^{-1}), Chl a/b =proporción clorofila a/b, AFE = área foliar específica (kg m^{-2}), Fv/Fm=eficiencia cuántica del PSII, PI_{abs}= índice de funcionamiento por absorción, PI_{tot}= índice de funcionamiento total, RC/ABS= centros de reacción por absorción, RC/CS= centros de reacción por área, ABS/CS= flujo de fotones absorbidos, TRo/CS= flujo de fotones atrapados, DIo/CS= flujo de fotones disipados, ETo/CS= flujo de transporte de electrones, N_{mass} = nitrógeno foliar con base en masa (mg g^{-1}), P_{mass} = fósforo foliar con base en masa (mg g^{-1}), C:N= proporción carbono/nitrógeno foliar, C:P= proporción carbono/fósforo y N:P= proporción nitrógeno/fósforo.

V.4. Análisis de las correlaciones de atributos funcionales

Con el fin de observar cómo se relacionan los parámetros estequiométricos con los ecofisiológicos en cada comunidad, se realizaron análisis de correlación de Pearson. La comunidad semiárida de EC presenta correlaciones no significativas entre los atributos ecofisiológicos y estequiométricos. La mayoría, como se observa en la Tabla 13, se encuentran por debajo de un coeficiente de correlación de 0.35 con excepción de EUP quien presenta correlaciones positivas con C:P y N:P, sin embargo, éstas no fueron estadísticamente significativas. Por otro lado, entre atributos estequiométricos si se encontraron correlaciones significativas, C:P y N:P presentaron alta correlación positiva ($r=0.86$, $p=0.002$), mientras que C:N y N:P tuvieron una moderada correlación negativa ($r=-0.36$, $p=0.05$). Las correlaciones significativas más altas se presentaron entre los atributos fotosintéticos (A_{area} , A_{mass}), fotoquímicos (Fv/Fm , PI_{tot} , DIo/CS) y la eficiencia en el uso de los nutrientes (EUP, EUN). En particular DIo/CS obtuvo alta correlación negativa con EUN ($r=-0.92$, $p=0.000$). Además, DIo/CS presentó tendencia negativa con C:N ($r=-0.36$), indicando un aumento de disipación de fotones con una disminución de C:N (aumento de N) y una correlación positiva con N:P ($r=0.24$), pero estas no fueron significativas.

Tabla 13. Coeficientes de correlación (r) de Pearson entre atributos estequiométricos y ecofisiológicos (transformados a \log_{10}) en la comunidad semiárida EC.

	C:P	N:P	C:N	PI_{tot}	Fv/Fm	DIo/CS	A_{area}	A_{mass}	EUN	EUP	EUA
C:P	1										
N:P	0.86**	1									
C:N	-0.24	0.68*	1								
PI_{tot}	-0.26	-0.31	0.20	1							
Fv/Fm	-0.28	-0.40	0.24	0.36	1						
DIo/CS	0.00	0.24	-0.36	-0.70*	-0.77*	1					
A_{area}	0.00	-0.08	-0.04	0.63'	0.71*	-0.70	1				
A_{mass}	0.35	0.20	0.025	0.71*	0.47	-0.76	0.85**	1			
EUN	0.00	-0.22	0.35	0.67*	0.75*	-0.92***	0.87**	0.83**	1		
EUP	0.64'	0.51	-0.20	0.33	0.40	-0.62'	0.73*	0.85**	0.72*	1	
EUA	-0.12	0.01	-0.10	-0.08	-0.07	0.33	-0.12	-0.9	-0.38	-0.34	1

Significancia estadística $p=0.1$ ('), $p=0.05$ (*), $p<0.01$ (**), $p<0.001$ (***)

En la comunidad árida, a diferencia de la comunidad semiárida, se encontró menor cantidad de correlaciones entre los atributos ecofisiológicos (Tabla 14). La única correlación significativa de las proporciones estequiométricas con atributos ecofisiológicos fue de C:N y EUA_{inst} ($r=-0.72$, $p=0.05$), indicando un aumento de la fotosíntesis realizada por unidad de agua conforme disminuye la proporción C:N. La fotosíntesis con base en área se correlacionó negativamente con DIO/CS ($r=-0.81$, $p=0.01$) y positivamente con PI_{tot} ($r=0.79$, $p=0.04$), mostrando la relación de la fotosíntesis con los procesos fotoquímicos medidos por la fluorescencia. Mientras que la fotosíntesis basada en masa tuvo correlación positiva con la eficiencia en el uso del N ($r=0.88$, $p=0.004$) y con EUP con una r de 0.74 ($p=0.05$). Pero las eficiencias en el uso de nutrientes no se correlacionaron significativamente con la fotosíntesis basada en área.

Tabla 14. Coeficientes de correlación (r) de Pearson entre atributos estequiométricos y ecofisiológicos (transformados a \log_{10}) en la comunidad árida SJ.

	C:P	N:P	C:N	PI_{tot}	Fv/Fm	DIO/CS	A_{area}	A_{mass}	EUN	EUP	EUA
C:P	1										
N:P	0.62	1									
C:N	0.70'	-0.12	1								
PI_{tot}	-0.52	0.01	-0.69'	1							
Fv/Fm	-0.32	0.17	-0.56	0.88**	1						
DIO/CS	0.45	-0.10	0.69'	-0.88**	-0.81*	1					
A_{area}	-0.43	0.00	-0.59	0.79*	0.55	-0.81*	1				
A_{mass}	-0.18	-0.19	-0.12	0.47	0.17	-0.57	0.80*	1			
EUN	0.12	-0.09	0.21	0.16	-0.10	-0.23	0.62'	0.88**	1		
EUP	0.41	0.41	0.11	0.17	0.00	-0.28	0.60	0.74*	0.87**	1	
EUA	-0.54	0.04	-0.72*	0.53	0.41	-0.22	0.24	-0.20	-0.40	-0.33	1

Significancia estadística $p=0.1$ ('), $p=0.05$ (*), $p<0.01$ (**), $p<0.001$ (***)

V.4.1. Relaciones bivariadas de atributos del espectro económico de la hoja, estequiométricos y ecofisiológicos

El análisis de las relaciones bivariadas se realizó a partir de las medias de las especies y se obtuvo también la R^2 general para todo el conjunto de datos de ambas comunidades. Dicho análisis permitió reconocer los patrones de los atributos que han sido establecidos en la literatura previamente y, además, permitió comparar las relaciones entre las dos comunidades. Por ejemplo, la relación entre fotosíntesis y transpiración de cada comunidad tuvo ligeras diferencias. Como se observa en la figura 13, la relación A_{area} vs transpiración tuvo un R^2 general de 0.44 , en el sitio árido SJ la relación A_{area} vs transpiración fue significativamente mayor ($R^2=0.71$, $p=0.007$) que en el sitio semiárido EC, mostrando así la dependencia de la tasa de fotosíntesis con respecto a la transpiración en este sitio. Asimismo, la relación de A_{area} vs g_s fue significativa en general ($R^2=0.44$, $p=0.003$) y además fue diferente entre comunidades; en SJ la R^2 fue más alta y significativa con una pendiente mayor indicando tasas de fotosíntesis mayores con el aumento en la conductancia estomática y en EC la relación no fue significativa.

Algunas de las relaciones obtenidas que han sido establecidas dentro del espectro económico de la hoja, no fueron significativas en los resultados aquí presentes (Figura 13). Las relaciones A_{area} vs N_{area} fueron bajas y no significativas, tanto en general como en cada sitio, pero fue aún más baja la relación de A_{mass} vs N_{mass} , la cual no se muestra en gráfica. Las concentraciones de fósforo (P_{area} y P_{mass}) tampoco presentaron relación significativa con A_{area} y A_{mass} entre los sitios ni en general. Por otro lado, el área foliar específica (AFE) en general si se relacionó significativamente con N foliar, con base en masa ($R^2=0.25$, $p=0.04$) y área ($R^2=0.37$, $p=0.009$), aunque los coeficientes de determinación fueron bajos, estos resultados muestran la relación de la cantidad de masa invertida en el área de la hoja con respecto al contenido de nitrógeno dentro de la hoja. En SJ la relación de AFE con N_{mass} tuvo una R^2 de 0.59 ($p=0.02$), mientras que en el sitio semiárido el AFE disminuyó conforme aumentaba el N_{area} (R^2 de 0.78 , $p=0.002$), la cual fue una relación bastante alta.

En la Figura 13 se muestran también algunas relaciones importantes obtenidas entre los atributos fotoquímicos y fotosintéticos. La tasa fotosintética (A_{area}) se relacionó negativa y significativamente con el flujo de fotones disipados (DIO/CS) de forma general ($R^2=0.59$, $p=0.0002$), en la comunidad árida SJ ($R^2=0.66$, $p=0.013$) y en la comunidad semiárida EC

($R^2=0.48$, $p=0.03$), esta relación demuestra la dependencia de la tasa de fotosíntesis a la disipación del exceso de energía cuando hay estrés. En el caso de la eficiencia cuántica del fotosistema II (Fv/Fm) vs A_{area} se presentó una relación general significativa ($R^2=0.34$, $p=0.01$), fue más alta y significativa en la comunidad semiárida ($R^2=0.49$, $p=0.03$) comparada con el sitio árido, quien no presentó significancia estadística, estas relaciones muestran que Fv/Fm explica en un 34-49 % el aumento de la fotosíntesis. En el mismo sentido, la Fv/Fm se relacionó significativamente con $V_{\text{cmax}25}$, en general se obtuvo una R^2 de 0.32 ($p=0.01$), mientras que entre sitios San Judas presentó un coeficiente de determinación más alto y significativo ($R^2=0.54$, $p=0.03$) comparada con El Churi que no presentó relación significativa. La eficiencia cuántica del fotosistema II mostró relación en general del 41 % ($p=0.002$) con la conductancia estomática, como se ve en la figura 14. Pero entre sitios, San Judas, presentó una relación muy alta y significativa ($R^2=0.80$, $p=0.002$) indicando que la eficiencia cuántica del PSII incrementa conforme la conductancia aumenta.

Algunas relaciones también establecidas en la literatura fueron analizadas y se muestran en la Figura 13. Por ejemplo, la relación de la tasa fotosintética con base en área con los pigmentos de clorofila *a* en la hoja (A_{area} y clorofila *a*) presentó una R^2 de 0.42 ($p=0.006$) en todo el conjunto de datos. Entre sitios la tendencia de esta relación fue positiva, pero en SJ se obtuvo un coeficiente significativo y muy alto ($R^2=0.71$, $p=0.007$). Esto indica que en el sitio árido la fotosíntesis muestra dependencia al contenido de clorofila *a*, pero en el sitio semiárido no se obtuvo evidencia para confirmar esta relación.

El C:N vs clorofilas totales, presentó un coeficiente de determinación en general de 0.47 estadísticamente significativo ($p=0.003$) donde el contenido de clorofilas totales aumentó con el incremento del N foliar por unidad de C, se presentó una tendencia similar en ambos sitios, pero en SJ, la relación fue muy alta y significativa ($R^2=0.71$, $p=0.0007$). La proporción de clorofilas *a/b* tuvo una relación significativa con el área foliar específica (AFE) cuando se analizó todo el conjunto de datos ($R^2=0.30$, $p=0.02$), pero entre sitios, no se encontró significancia estadística como se observa en la Figura 13.

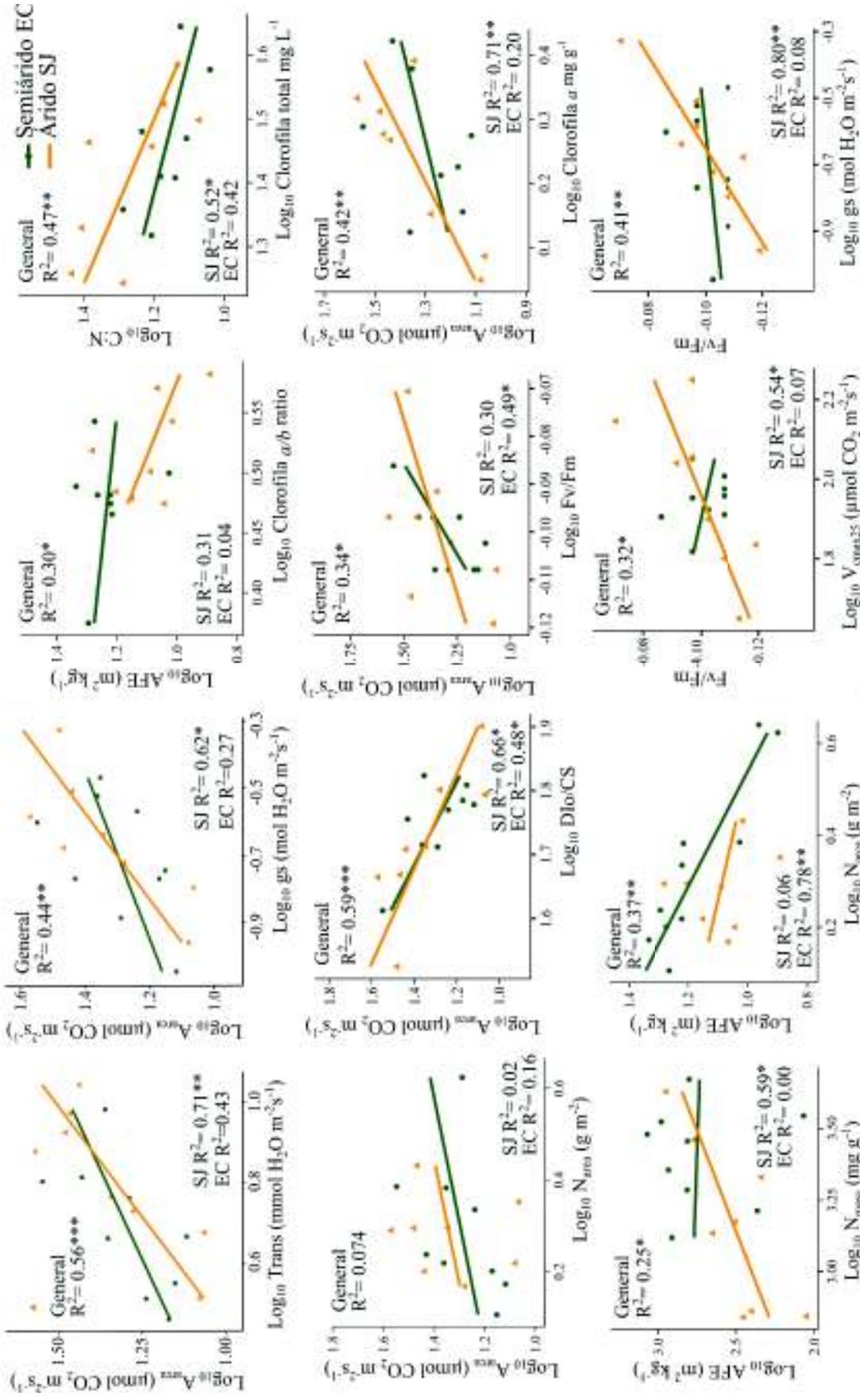


Figura 13. Relaciones bivariadas entre atributos fotosintéticos, estequiométricos y bioquímicos todos transformados a logaritmo base 10 en especies de cada comunidad vegetal. Significancia estadística $p=0.05$ (*), $p<0.01$ (**), $p<0.001$ (***)

V.4.2 Análisis de componentes principales entre las comunidades

Se llevó a cabo un análisis de componentes principales (ACP) para seleccionar las variables con mayor importancia que permitieran diferenciar las dos comunidades vegetales.

El total de varianza acumulada entre los primeros dos componentes fue de 73.3 %. Con carga positiva para el componente 1 se asocian especies con alta disipación de fotones y hacia el eje negativo se agrupan especies con altas tasas de fotosíntesis y rendimiento fotoquímico. El componente 2 por su parte se encuentra asociado positivamente con la eficiencia en el uso de los nutrientes y de manera negativa con el N_{mass} y la eficiencia en el uso del agua instantánea (Figura 14, a).

Mediante la representación gráfica de ACP fue posible observar una separación de los dos sitios estudiados (Figura 14, c). San Judas la comunidad árida tiene carga predominantemente negativa para el componente 1 y positiva para el componente 2. Lo cual indica que los atributos más importantes en esta comunidad son los relacionados con las tasas altas de fotosíntesis, rendimiento fotoquímico y la eficiencia en el uso de los nutrientes. Por el contrario, la comunidad semiárida del rancho El Churi, asociada positivamente para el componente 1 y negativamente para el componente 2, posee mayor dominio de atributos relacionados con la alta disipación de fotones y con alto contenido de N_{mass} , así como mayor eficiencia en el uso del agua instantánea.

El efecto del sitio en las especies en común es claro solo para algunas especies. *Olneya tesota* presentó una marcada diferencia asociada al componente 2, en el sitio árido (SJ) tuvo mayor relación con la eficiencia en el uso de los nutrientes, mientras que en el semiárido (EC) se relacionó más con N_{mass} y EUA. *Jatropha cardiophylla* en SJ se asoció fuertemente al eje negativo de ambos componentes, es decir, alto nitrógeno foliar, eficiencia en el uso del agua y tasas de fotosíntesis, mientras que en EC no tuvo buena relación con ninguno de los ejes. *Encelia farinosa*, por otro lado, presentó carga similar en ambos sitios, asociada negativamente al componente 1. *Mimosa laxiflora* en EC tuvo mayor afinidad positiva al componente 1, esto marca una mayor relación con la disipación de fotones, comparada con SJ.

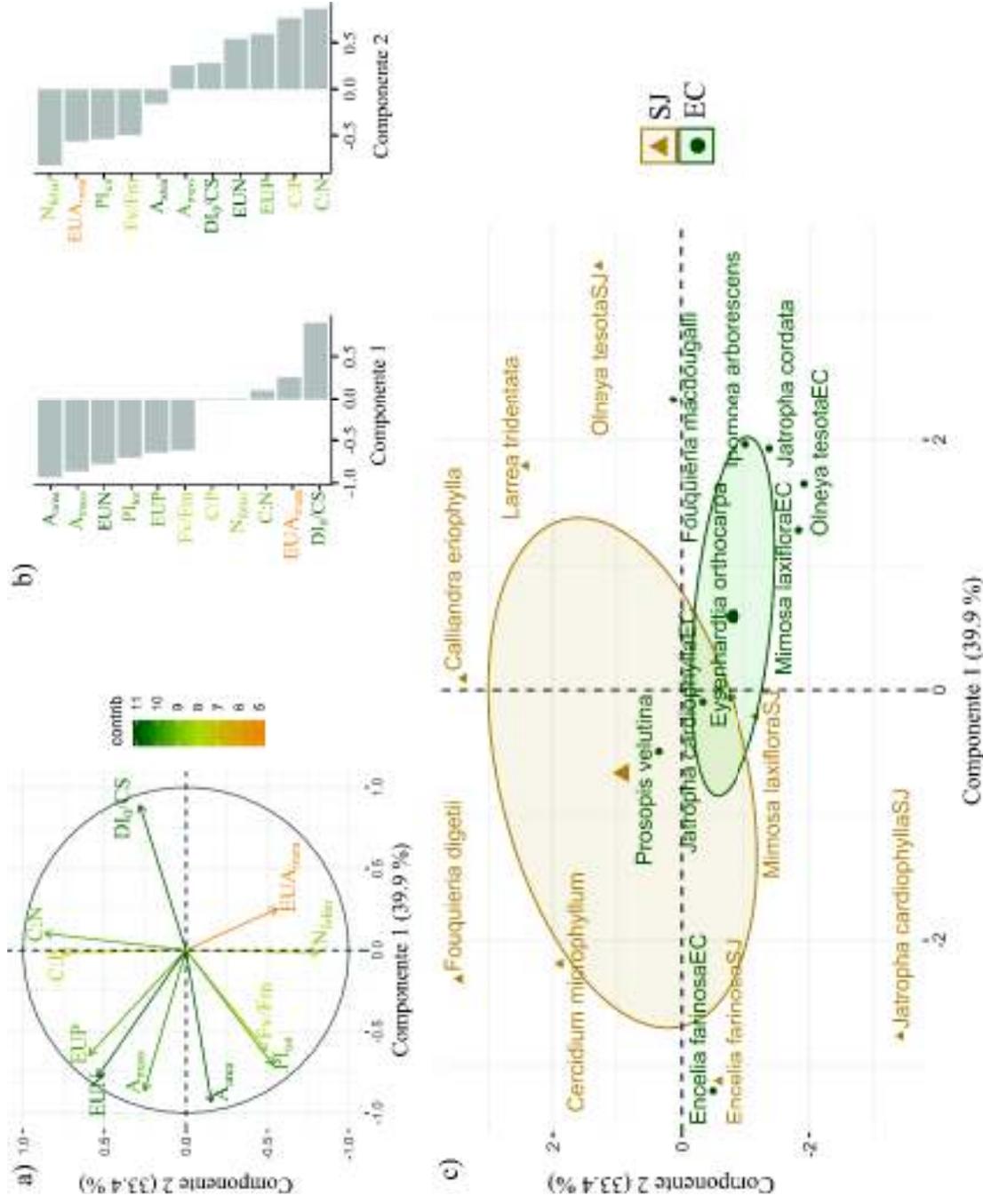


Figura 14. Análisis de componentes principales entre las dos comunidades vegetales. a) gráfica de vectores propios, b) gráfica de cargas por componente y c) componentes principales.

Se realizaron análisis de componentes principales en cada comunidad, para conocer cómo se relacionan los atributos entre los tipos funcionales. El ACP en el sitio semiárido resultó en un 72.8 % del total de varianza explicado en los primeros dos componentes (Figura 15a). El componente 1 se asoció de manera negativa a la disipación de fotones y la eficiencia en el uso del agua, y positivamente con la EUN y las tasas de fotosíntesis basada en área y masa. Mientras que el componente 2 tuvo asociación negativa con el C:N y el rendimiento fotoquímico, mientras que positivamente se asoció con N_{mass} , C:P Y EUP.

Se observa en la Figura 15b que las especies caducifolias fijadoras y no fijadoras comparten la baja asociación al componente 1, mientras que son diferenciadas entre sí a partir del componente 2. Las caducifolias fijadoras presentaron asociación positiva con el componente 2, indicando una mayor eficiencia en el uso de los nutrientes y fotosíntesis con base en masa. Mientras que las caducifolias no fijadoras se asociaron a la eficiencia en el uso del agua y la disipación de fotones.

En San Judas, el 79.4 % de la varianza total fue acumulada en los primeros dos componentes. Como se observa en la Figura 15c, con carga negativa al componente uno se encuentran el rendimiento fotoquímico, el nitrógeno foliar y la fotosíntesis (A_{area}) y hacia el eje positivo se encuentran las proporciones estequiométricas y la disipación. Con carga positiva al componente 2 se asocian EUP y EUN y A_{mass} , mientras que EUA_{inst} y la disipación de fotones se asociaron negativamente con el eje negativo.

En la Figura 15d se observa la representación del ACP de las especies del rancho SJ. La mayoría de las especies caducifolias no fijadoras se asociaron positivamente al componente 2 y negativamente al componente 1, lo que significa que obtuvieron mayor asociación con tasas de fotosíntesis basada en masa y área, así como, eficiencia en el uso de los nutrientes. La especie caducifolia fijadora se asoció negativamente a los dos componentes, indicando mayor relación con eficiencia en el uso del agua, rendimiento fotoquímico, N_{mass} y disipación de fotones, en menor medida. Por otro lado, las especies perennifolias, tanto fijadoras como no fijadoras, obtuvieron una media similar para los dos componentes, ambos fueron negativos para el componente 2 y positivos para el componente 1, relacionado a las proporciones estequiométricas, la disipación de fotones y la EUA_{inst} .

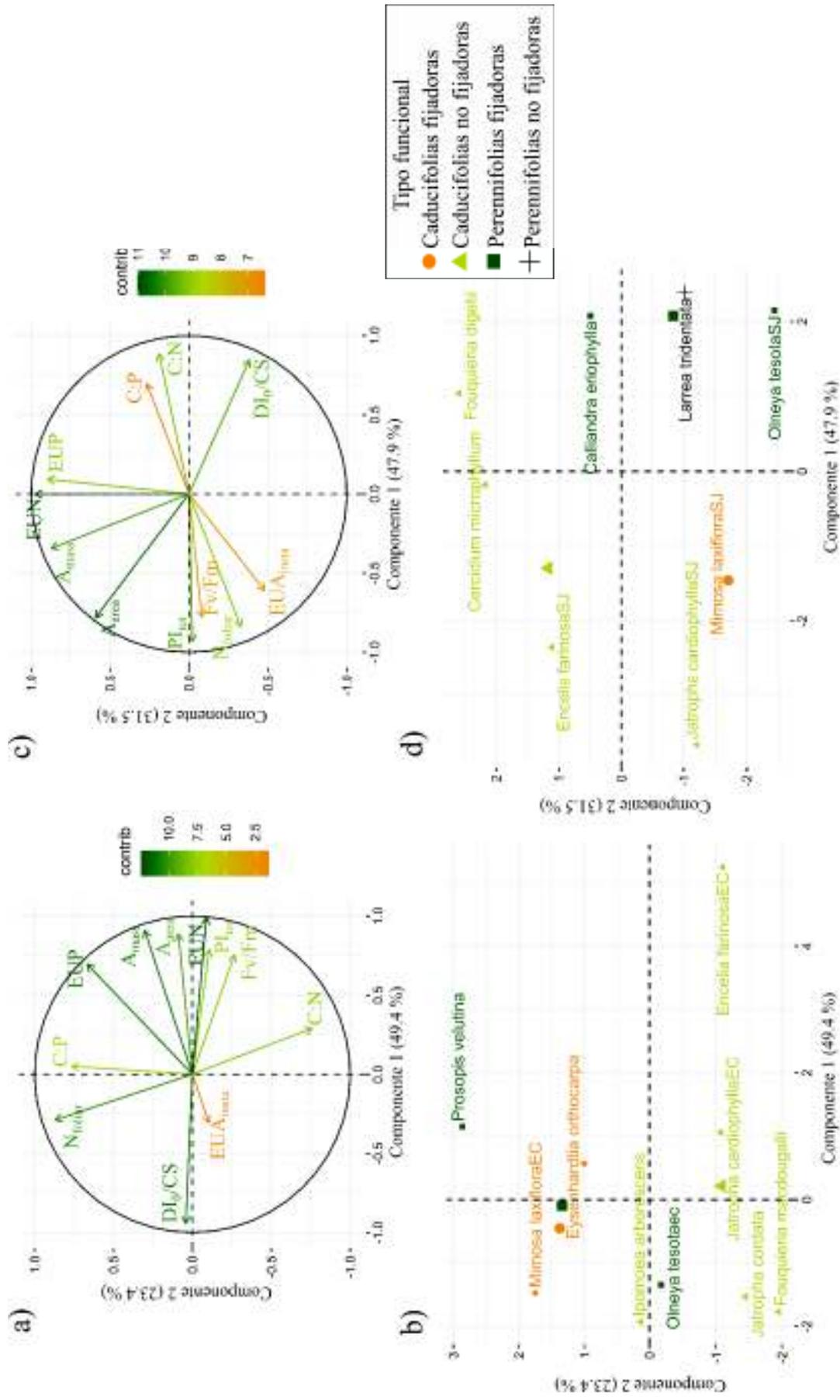


Figura 15. Análisis de componentes principales entre los tipos funcionales. Gráfica de vectores propios en a) EC y c) SJ, componentes principales de b) EC y d) SJ.

VI. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos de los diversos atributos ecofisiológicos y los atributos estequiométricos, permitieron caracterizar y diferenciar las estrategias de las especies y tipos funcionales dominantes de las dos comunidades vegetales a través del gradiente de aridez. Los análisis realizados proporcionaron información sobre cómo se relaciona la aridez con la eficiencia en el uso del agua y nutrientes, así como la importancia de los procesos fotoquímicos relacionados con la fotoprotección en las especies y tipos funcionales de cada sitio.

VI.1. Atributos y estrategias de los tipos funcionales y especies de las comunidades del gradiente

De manera general se encontró un amplio rango de valores en la mayoría de los atributos funcionales de las especies estudiadas en este trabajo. En la Tabla 15 se observa la comparación de los rangos de diferentes estudios y base de datos mundiales con los rangos obtenidos en este estudio. Los valores de los atributos obtenidos que se compararon se encontraron dentro de los rangos establecidos en la literatura, lo cual valida las mediciones realizadas.

Entre las comunidades, los atributos que presentaron mayor variación y dispersión medida como coeficiente de variación (CV) fueron los atributos fotosintéticos, las eficiencias en uso de recursos y los índices de funcionamiento, esto se puede observar en la Tabla 12. De acuerdo con estos resultados, Salazar *et al.* (2018) encontraron también mayor variabilidad en atributos de intercambio gaseoso comparado a la menor variación en atributos del espectro económico de la hoja. Los atributos ecofisiológicos, como las tasas de fotosíntesis, tienen diferentes fuentes de variación que puede depender de las características genéticas, que provienen de adaptaciones a las variables ambientales que permanecen constantes durante el ciclo de vida del individuo (Cordell *et al.*, 1998), mientras que, atributos como la conductancia estomática y eficiencia en el uso del agua pueden ser más plásticos debido a que son características que pueden responder y modificarse bajo condiciones impredecibles de cambios ambientales (Bradshaw, 1965). En este sentido, Premoli y Brewer (2007) encuentran que los atributos ecofisiológicos en gradientes ambientales, particularmente de elevación, mostraron un complejo de respuestas ecofisiológicas adaptativas con diferencias genéticas, así como

importante influencia de la plasticidad fenotípica. Esto, actualmente, es de gran importancia pues demuestra el potencial de las diferentes especies para adaptarse a cambios ambientales a lo largo de gradientes.

Tabla 15. Rangos de los atributos medidos en este trabajo y su comparación con rangos reportados en la literatura.

Atributo	Este estudio	Rangos literatura	Tipo de datos	Referencia
A_{area} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	10.74-43.66	a) 6-12 (20) b) (3) 10-15 (30) c) 4.5-47.7	a) Hojas de sol b) Arbustos de desiertos c) Cuantil 2.5 – 97.5 base de datos mundial	a y b) Larcher, 1995; c) Kattge <i>et al.</i> 2011
g_s ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0.03-0.80	a) 0.07-0.39 b) 0.07-0.39(0.46)	a) arbustos de Desierto b) árboles caducifolios	a y b) Larcher, 1995;
Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	3.1-7.55	a) 1-5(8) b) 2.8-7(10)	a) Plantas desérticas b) arbustos y subarbustos de desiertos tropicales	a y b) Larcher, 1995;
R_o ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0.21-7.19(9.88)	0.38-3.4	Cuantil 2.5–97.5 % base de datos mundial	Kattge <i>et al.</i> 2011
V_{cmax} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	44.61-185.35	64–127	Árboles esclerófilos y deciduos de sabana abierta.	Walker <i>et al.</i> 2014
J_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	45.7- 477.8	58–276	Árboles esclerófilos y deciduos de sabana abierta.	Walker <i>et al.</i> 2014
$A_{FE} \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$	11.87-19.52	4.5-47.7	Cuantil 2.5–97.5 % base de datos mundial	Kattge <i>et al.</i> 2011
P_{mass} (mg g^{-1})	0.76- 4.1	a)0.40-3.51 b)0.2-5	Cuantil 2.5–97.5 % base de datos mundial b) base datos mundial	a)Kattge <i>et al.</i> 2011 b)Pérez-Harguindeguy <i>et al.</i> , 2013
P_{area} (g m^{-2})	0.06-0.28	0.03-0.28	Cuantil 2.5–97.5 % base de datos mundial	Kattge <i>et al.</i> 2011
N:P	7.47-26.96	5.33-33.2	Cuantil 2.5–97.5 % base de datos mundial	Kattge <i>et al.</i> 2011
N_{area} (g m^{-2})	1.10-4.20	0.64-3.6	Cuantil 2.5–97.5 % base de datos mundial	Kattge <i>et al.</i> 2011
N_{mass} (mg g^{-1})	14.80-41.3	a)7.9- 38.5 b)5-70	Cuantil 2.5–97.5 % base de datos mundial b) base datos mundial	a)Kattge <i>et al.</i> 2011 b)Pérez-Harguindeguy <i>et al.</i> 2013
C:N	10.29-30.29	23.5-42.2	Cuantil 2.5–97.5 % base de datos mundial	Kattge <i>et al.</i> 2011
$EU A_{inst}$	1.52-11(19.88)	2.6 - 4.6 0.6- 5.6	a)Chaparral b)Desierto de Sonora	a)Field <i>et al.</i> , 1983 b)Hinojo-Hinojo, 2011
F_v/F_m	0.64-0.86	0.78-0.84	Plantas no estresadas	Björkman y Demmig 1987

La variabilidad dentro de las especies y tipos funcionales en una comunidad puede deberse a diversos factores, entre ellos, la variación individual de las especies, lo cual puede representar el estado de desarrollo del individuo o exhibir las estrategias ecológicas que se ajustan vía plasticidad fenotípica, como consecuencia de las interrelaciones con otras plantas coexistentes (Violle *et al.*, 2012; Souza *et al.*, 2018). Entre las comunidades, algunos de los atributos medidos mostraron mayor variabilidad y otros diferencias marcadas en la distribución entre tipos funcionales. Por ejemplo, la tasa de fotosíntesis con base en área y la proporción C:N en las especies de San Judas, como se observa en la figura 16, muestran una clara separación entre los tipos funcionales caducifolias fijadoras y las perennifolias no fijadoras, que son contrastantes. Lo anterior puede ser un claro reflejo de la variabilidad y separación de nicho que puede ocurrir en una comunidad.

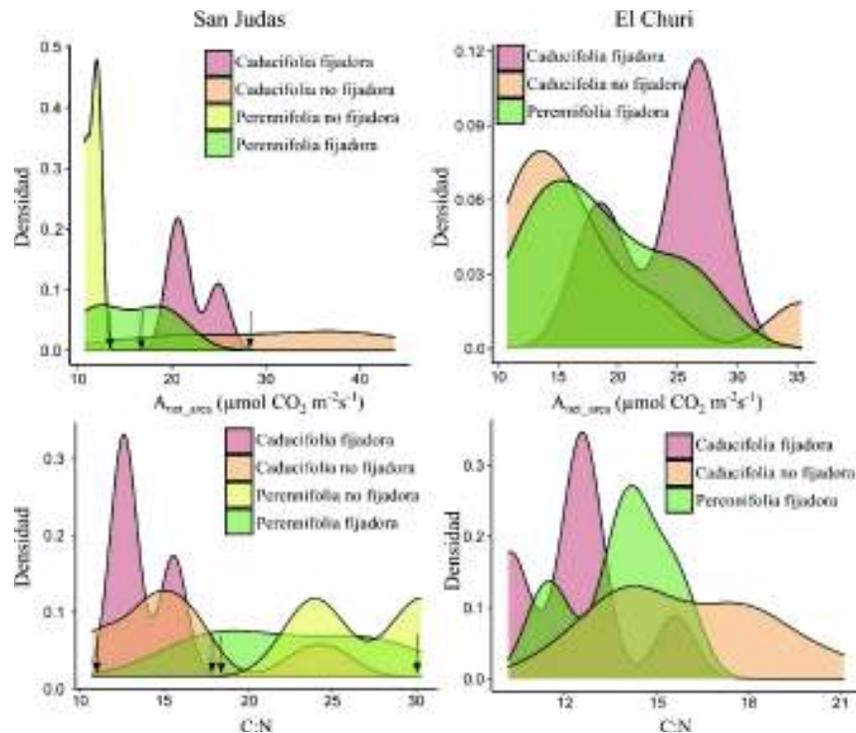


Figura 16. Comparación de la distribución de densidad de la tasa de fotosíntesis con base en área y la proporción C:N entre tipos funcionales de cada comunidad. Flechas negras en SJ indican inicio y término de las distribuciones de caducifolias fijadoras y perennifolias no fijadoras.

Esta distintiva separación entre tipos funcionales se puede relacionar con términos ampliamente utilizados en ecología como el nicho ecológico, biogeoquímico y ecohidrológico.

La teoría de nicho ecológico expone que las especies se han especializado en diferentes nichos, objeto que permite la coexistencia de especies como resultado de uso de recursos diferente (de la Riva *et al.*, 2017; Silvertown, 2004). El nicho biogeoquímico determina las condiciones de coexistencia de especies a partir de los nutrientes foliares y la estequiometría (Urbina *et al.*, 2017) y, el nicho ec hidrológico, plantea una separación de nicho debido a los diferentes accesos al agua entre las especies o tipos funcionales (Peñuelas *et al.*, 2011). En una comunidad, las teorías mencionadas, pueden estudiarse a través de la medición de atributos ecofisiológicos y estequiométricos y, además, cada nicho está definido por las estrategias del uso de los recursos de las especies y los tipos funcionales coexistentes. Por ello, el agrupamiento de especies por medio de tipos funcionales posibilita una mejor aproximación para comprender las comunidades vegetales, dado que elimina la redundancia de las especies con funcionamiento similar y facilita, así, el análisis.

Para determinar las diferencias en los atributos y las estrategias de los tipos funcionales y especies en cada comunidad, se analizaron los resultados del análisis de componentes principales. Como se observa en la Figura 17a, en San Judas las especies perennifolias tanto fijadoras como no fijadoras (*O. tesota*, *L. tridentata* y *C. eriophylla*) se asociaron a C:P, C:N, DIO/CS y la EUA_{inst} con menor carga. Estas asociaciones en especies perennifolias concuerdan con lo reportado en la literatura para C:P (Castellanos *et al.*, 2018) y, aunque los valores de EUA_{inst} en este trabajo fueron intermedios, se han reportado valores altos en perennifolias (Warren y Adams, 2004); además, el AFE y A_{mass} fueron significativamente menores en perennifolias que caducifolias, evidenciando con todo el conjunto de atributos, las estrategias de conservación de recursos de especies en zonas áridas (Ackerly *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004; Soh *et al.*, 2019). En especial, la alta asociación en estas especies con la disipación (DIO/CS), ha sido estudiada mediante un parámetro similar (NPQ) y, se ha relacionado con la baja capacidad fotosintética que generalmente poseen las perennifolias, lo que resulta en una necesidad mayor de fotoprotección, especialmente en zonas con alta irradiancia. Esto, además, ha sido comprobado mediante análisis bioquímicos, encontrándose altas cantidades de zeaxantina y anteraxantina, pigmentos asociados al ciclo de xantófilas, en las especies perennifolias (Adams III y Demming-Adams, 2014). Por otro lado, entre las especies perennifolias presentes en el sitio, *Olneya tesota*, se considera una especie de raíces profundas

que le permiten alcanzar agua del manto freático y evitar la sequía (Martinez-Ramos, 2008; Tinoco-Ojanguren *et al.*, 2018). Las especies que evitan la sequía tienden a tener esta capacidad de obtener agua del subsuelo, una alta capacidad de transportar agua de las raíces a las hojas y mantener altas eficiencias en el uso del agua, a través del cierre estomático, así como, una disminución del área foliar específica y, por lo tanto, es posible que las especies perennifolias de esta comunidad posean estas características para evitar los efectos adversos de la sequía (Schulze, 1986; Jackson *et al.*, 2000), así como características importantes de fotoprotección.

En el sitio semiárido EC, las especies perennifolias fijadoras (*Prosopis velutina* y *Olneya tesota*) se comportaron igual a sus vecinas caducifolias fijadoras (Figura 17, b). Lo cual no concuerda con el espectro económico de la hoja, dado que caducifolias y perennifolias tienen diferencias marcadas en sus atributos (Wright *et al.*, 2004), sin embargo, se comportaron similar al ser fijadoras de N, lo que sugiere que en esta comunidad semiárida este tipo funcional pueda ser muy importante. Las fijadoras de nitrógeno caducifolias y perennifolias (*P. velutina*, *M. laxiflora*, *E. orthocarpa* y *O. tesota*) de El Churi, en general se asociaron con N_{mass} , C:P, EUP, EUA_{inst} y DIo/CS en menor grado, y no mostraron diferencias entre las propiedades fotosintéticas. La fuerte relación de las especies fijadoras con N_{mass} y C:P, se relaciona con la característica fundamental de este tipo funcional: la capacidad de obtener nitrógeno mediante las asociaciones simbióticas con bacterias en las raíces (nódulos) (Smith y Lea, 1999). Lo que concuerda con los de resultados de Castellanos *et al.* (2018) y Adams *et al.* (2016), quienes reportan en fijadoras de N valores altos de N_{mass} , así como mayor proporción N:P y menor P_{mass} (Figura 11 y Tabla 10). Estas bajas concentraciones de P y mayor EUP en fijadoras de nitrógeno puede deberse a que la fijación biológica de N es costosa en energía y fósforo pues una parte de ellos es invertida para mantener los nódulos fijadores (Delgado-Baquerizo *et al.*, 2017).

Por otro lado, las especies caducifolias en la comunidad de San Judas presentaron diferente asociación entre fijadoras y no fijadoras de N. La especie caducifolia con capacidad de fijación de nitrógeno (*Mimosa laxiflora*) se asoció a EUA_{ins} , N_{mass} y en menor medida con Fv/Fm y los índices de funcionamiento. Estas especies también obtuvieron los promedios más altos de Chl *a*, Chl *b* y Chl tot, que podría estar relacionado con el alto nitrógeno foliar. Como se mencionó anteriormente, las especies fijadoras de N poseen mayores concentraciones de N_{mass} (Adams *et al.*, 2016; Castellanos *et al.*, 2018) y mayor EUA que puede deberse a una

acumulación de compuestos nitrogenados, los cuales se pueden utilizar como osmolitos para mantener un mejor control estomático (Erskine *et al.*, 1996; Nolan *et al.*, 2018). Esta característica otorga a las especies fijadoras de N una ventaja competitiva en zonas áridas, donde el control estomático y el mantenimiento de turgencia a pesar del déficit hídrico, es muy importante durante los periodos de baja disponibilidad de agua. Las especies caducifolias, en general, pertenecen a la estrategia de escapar de la sequía, dado que producen hojas económicas rápidamente y realizan la mayor actividad fotosintética solo durante las temporadas húmedas (Vilagrosa *et al.*, 2012). Se ha reportado que las especies de este tipo funcional poseen alta conductancia estomática, altas tasas de fotosíntesis y baja EUA cuando el agua es disponible, pero tienen mayor vulnerabilidad a embolismo y a perder las hojas bajo condiciones de estrés (Lamber y Oliveira, 2019), sin embargo, las características otorgadas por la capacidad de fijar nitrógeno pueden proveer una mayor tolerancia a la sequía (Vilagrosa *et al.*, 2012). Lo cual puede explicar la dominancia y el éxito de especies de leguminosas caducifolias como *Mimosa laxiflora* en varias comunidades del Desierto Sonorense.

Contrario a lo anterior, las caducifolias no fijadoras de SJ (*C. microphyllum*, *F. diguetii* y *J. cardiophylla*) se asociaron en promedio a F_v/F_m , PI_{tot} , N_{mass} , A_{mass} , EUN y EUP. Estos resultados, aunado a la media más alta de R_o , manifiestan la estrategia adquisitiva que, según el espectro económico de la hoja, presentan las especies caducifolias a nivel global (Wright *et al.*, 2004). En este caso, las caducifolias mantuvieron valores similares de N_{mass} sin afectar el ser fijadora de N o no (Figura 11), esto contradice el hecho de tener concentraciones más altas en fijadoras que en no fijadoras, pero es acorde al espectro económico de la hoja. Las especies *C. microphyllum* y *J. cardiophylla* mostraron valores altos de N_{mass} similares a la media de las caducifolias ($24.20 \pm 0.5 \text{ mg g}^{-1}$) y fijadoras de N ($25.63 \pm 0.4 \text{ mg g}^{-1}$) por Castellanos *et al.* (2018) y más altos que la media mundial 18.9 (Tian *et al.*, 2017). La única excepción específica fue *F. diguetii* que presentó valores bajos de N_{mass} comparable con *F. diguetii* en Castellanos *et al.* (2018), pero obtuvo alta conductancia estomática, tasas altas de transpiración y fotosíntesis, así como altas EUN y EUP, lo que puede indicar que, al momento de ser medida, se encontraba activa con suficiente disponibilidad de agua para fotosintetizar y producir hojas de bajo costo, comprobable con el bajo promedio de AFE y la alta proporción C:N que obtuvo esta especie. Por otra parte, *J. cardiophylla*, además de ser caducifolia que evita la sequía, posee

características para evadir la sequía, pues presenta raíces y tallos que pueden almacenar agua cuando no se encuentra disponible (Tinoco-Ojanguren *et al.*, 2018). Esta especie obtuvo valores altos de fotosíntesis, conductancia y transpiración, N_{mass} y P_{mass} . A grandes rasgos, las especies caducifolias tanto en SJ como en EC, mostraron una mayor variabilidad y mayores rangos intercuartílicos, lo que puede deberse claramente a la gran variedad de estrategias que utilizan las diferentes especies caducifolias evaluadas.

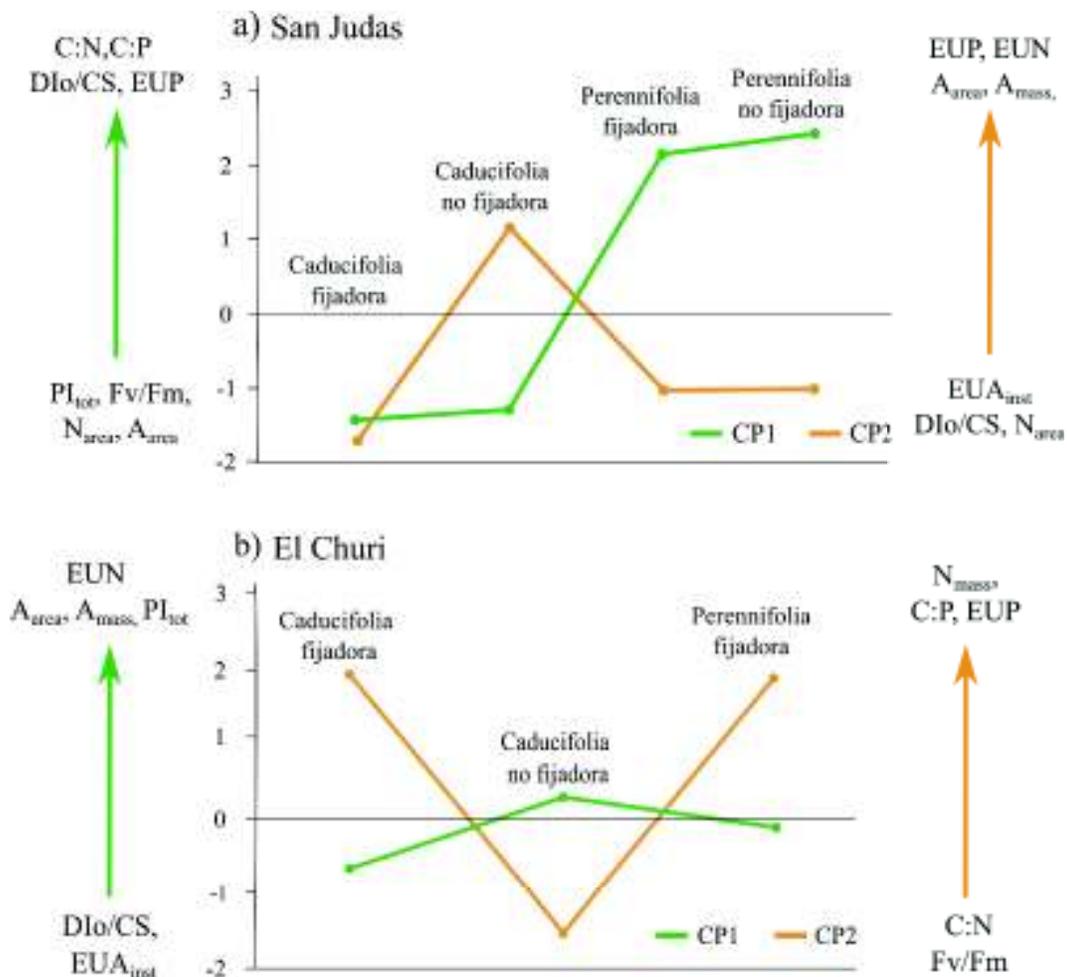


Figura 17. Cargas promedio por tipo funcional para a) la comunidad de SJ y b) EC. CP1= componente principal 1, CP2=componente principal 2.

Las caducifolias no fijadora de EC presentaron una relación alta con C:N y Fv/Fm, PI_{tot} y una baja asociación con EUN, A_{area} , A_{mass} . Al igual que en SJ, estas asociaciones en especies caducifolias tienden a relacionarse con estrategias adquisitivas, además de que la media de respiración en estas especies fue más alta que los otros tipos funcionales de esta comunidad. Además, la mayoría de estas especies, mostraron tasas de respiración mayores, que están relacionadas con la demanda de energía por medio de la respiración para el mantenimiento metabólico de las células y cloroplastos, ya que estas especies generalmente se encuentran activas por un período corto de tiempo y deben recuperar lo invertido en la construcción de la hoja rápidamente.

En la actualidad, es de gran importancia comprender las diferencias de los atributos funcionales entre las especies y tipos funcionales, pues se sabe que tales características mantienen la diversidad funcional de las comunidades al promover la especialización y reducir la competencia entre las especies (Kraft *et al.*, 2015).

En términos de la diferenciación de nicho, la aridez se ha relacionado fuertemente con procesos de interacciones ecológicas y el ensamblaje de comunidades. Recientemente se ha demostrado que la aridez y la facilitación son el principal conductor en el ensamblaje de las comunidades en las zonas áridas del mundo (Berdugo *et al.*, 2017). Sin embargo, en un ecotono entre clima árido y semiárido la facilitación se vuelve no significativa, y en condiciones de mayor aridez, el proceso competitivo toma mayor importancia, teniendo comunidades mayormente dominadas por especies especializadas (Berdugo *et al.*, 2017). En este contexto, las especies y tipos funcionales de la comunidad árida de este trabajo podrían presentar una alta competencia por recursos y, por lo tanto, presentar una separación mayor del nicho ecológico y biogeoquímico que utilizan.

Un factor importante considerable como causa de las respuestas de las plantas durante el periodo de muestreo es la diferencia entre las características de los eventos de precipitación, humedad y otras condiciones ambientales en cada comunidad. La toma de muestra y mediciones en campo se realizaron de agosto a septiembre de 2019 durante la época de lluvias cuando las plantas mantienen actividad fotosintética en su etapa de crecimiento. En ambos sitios la temperatura fluctúa de forma similar, pero, como es apreciable en la figura 3, existe mayor

precipitación en la comunidad semiárida EC alcanzando un total de 100 mm durante el comienzo de la temporada de lluvias, mientras que la comunidad árida de SJ los eventos de precipitación no sobrepasan los 80 mm.

En este aspecto, los parámetros microclimáticos instantáneos medidos durante el muestreo pueden tener un impacto importante en las respuestas de las plantas medidas. Por ejemplo, el déficit de presión de vapor en EC fue ligeramente mayor en promedio (4.87 ± 1.35 kPa) comparado con SJ (4.175 ± 1.21 kPa) y la temperatura del aire también fue en promedio 2 °C mayor en EC (37.7 ± 4.9 °C) que en SJ (35.6 ± 3.5 °C). Estas y otras características microclimáticas al momento de realizar las mediciones, pueden ser causa de las variaciones y resultados en las respuestas de atributos ecofisiológicos, ya que se ha demostrado que a nivel comunidad dichos atributos son afectados por procesos locales como las condiciones edáficas, hídricas y topográficas y, a nivel planta, la respuesta es afectada por la humedad del aire, el viento, la disponibilidad de recursos, la radiación y la variabilidad genética (Messier *et al.*, 2010). No obstante, a pesar del factor de variación o error que puede causar el no mantener condiciones controladas, estudiar bajo condiciones de campo permite conocer el funcionamiento de las especies en el contexto de condiciones ambientales multivariadas y la dinámica natural donde habitan (Bresinsky *et al.*, 2013). Dado que, en la naturaleza, es improbable medir todos los factores que influyen en la respuesta de las plantas, la precisión estadística no será alta, pero la significancia y la relevancia pueden ser muy importantes (Bresinsky *et al.*, 2013).

VI.2. Efecto de la aridez en los atributos ecofisiológicos y estequiométricos a nivel comunidad

Los resultados obtenidos, relacionados con la eficiencia en el uso del agua y nutrientes, no fueron consistentes con el efecto de la aridez en diferentes niveles como ha sido reportado en otros estudios (Nolan *et al.*, 2018; Marozas *et al.*, 2018; Ito y Inatomi, 2012). Esto pudo ser comprobado a través del análisis de componentes principales (ACP) que obtuvo un total de varianza explicada comparable con estudios recientes con enfoque similar (Pollastrini *et al.*, 2016; De la Riva *et al.*, 2017; Bruelheide *et al.*, 2018). Contrario a lo esperado, los resultados obtenidos en el ACP entre las comunidades contradicen en cierto grado la hipótesis planteada.

Los atributos de tasas de fotosíntesis, el rendimiento fotoquímico y la eficiencia en el uso de nutrientes se asociaron más, en promedio, a la comunidad árida. Por otro lado, la disipación de fotones, el contenido de N_{mass} y la eficiencia en el uso del agua instantánea, se asociaron más a la comunidad semiárida (Figura 14). Sin embargo, la separación promedio de las comunidades entre los dos componentes, denota la diferencia en el uso de los recursos que las especies pueden poseer como adaptación a las condiciones ambientales particulares de cada sitio.

Debido al mayor grado de aridez en SJ se esperaba encontrar mayores eficiencias en el uso del agua promedio (EUA_{inst} y EUA_{instrins}); sin embargo, no se encontró evidencia en el promedio de dichos atributos para validarlo. Los resultados muestran tendencia a presentar mayor EUA_{inst} en el sitio semiárido ($6.01 \pm 4.82 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) aunque no fue significativamente diferente de SJ ($3.89 \pm 2.07 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$). Al tener más precipitación en EC se esperaba encontrar mayores tasas de fotosíntesis, pero la media más alta de A_{mass} y A_{area} la presentó la comunidad de SJ. La discrepancia entre lo esperado y lo encontrado indica que la aridez puede no ser el factor más importante para los parámetros fotosintéticos a nivel comunidad en esta región o como se mencionó antes, presencia de condiciones locales que durante la medición en campo fueron estresantes para el sitio semiárido EC y beneficiosas para el sitio árido SJ.

Aunque generalmente, las especies adaptadas a desiertos presentan atributos xeromórficos que aportan a las plantas una baja tasa de transpiración para evitar la pérdida sustancial de agua (Seddon, 1974). Anteriormente han sido reportadas valores bajos de EUA en especies desérticas del Desierto Sonorense (Hinojo-Hinojo, 2011). Lo cual puede ser explicado debido a que el ambiente desértico (seco y cálido) genera alta demanda evaporativa, por lo tanto, al abrir estomas la transpiración puede incrementar rápidamente y causar disminución de la EUA si la fotosíntesis está limitada, pero desde otro punto de vista, la transpiración también es un mecanismo que permite controlar y disminuir la temperatura de la hoja (Seddon, 1974). Además, diversas especies desérticas pueden mantener ganancias de carbono significativas independientemente del estrés hídrico, como consecuencia de mecanismos fisiológicos y no estructurales (Gibson y Rundel, 2014) o tener características que permiten obtener agua de la

capa freática tal como lo hacen las especies freatófitas para evitar el estrés hídrico (Whitford, 2002).

Por otro lado, diversos estudios reportan también baja relación de la precipitación con la eficiencia en el uso del agua intrínseca ($EUA_{intrinsic} = A_{area}/g_s$) en especies de *Prosopis* (Salazar *et al.*, 2018; Vilela *et al.*, 2003; Villagra *et al.*, 2005). Dichos estudios tienen un enfoque poblacional a diferencia de este estudio, donde a nivel comunidad las diferentes especies pueden diferenciar su utilización del agua para minimizar la competencia (Yang *et al.*, 2011). Sin embargo, los resultados coinciden con el bajo efecto que la precipitación tiene sobre la EUA instantánea al igual que lo encontrado en este estudio.

La relación obtenida de A_{area} vs conductancia (g_s) entre las especies de los sitios (Figura 13), muestra que en conjunto existe una relación significativa, pero en SJ la R^2 fue mayor y en EC no fue significativa. Tal relación demuestra como la conductancia determina en parte el flujo de CO_2 que llega a los sitios de carboxilación de la Rubisco en el estroma del cloroplasto, donde se realiza la fijación de CO_2 (Flexas *et al.*, 2013). La diferencia entre las relaciones de A_{area} y g_s de los sitios exhibe que cuando la conductancia en SJ es alta, las tasas de fotosíntesis son más altas, que incluso sobrepasan las tasas de fotosíntesis de EC al mismo valor de conductancia (mayor $EUA_{intrinsic}$), pero cuando la conductancia es baja, los valores de tasas de fotosíntesis son menores. Por lo tanto, la dependencia de la fotosíntesis con la conductancia es mayor en SJ, el sitio árido. En un estudio analizaron esta relación en hojas de especies de *Acacia* y *Eucalyptus*, y encontraron que la relación A_{area} vs g_s en especies bajo condiciones de estrés, está determinada, en parte, por el incremento de diferentes metabolitos en las hojas como malato y algunos azúcares, sugiriendo una corregulación de dichos metabolitos con los movimientos estomáticos, la composición y estructura de la pared celular para mejorar la eficiencia en el uso del agua (Gago *et al.*, 2016). Lo cual puede considerarse un mecanismo importante para las especies del sitio de mayor estrés SJ.

La EUA es un atributo que expresa la ganancia de carbono por unidad de agua pérdida, por lo que la hace un atributo económico crítico para las plantas en este tipo de ecosistemas (Ávila-Lovera *et al.*, 2018). Pero, la comparación de eficiencia en el uso del agua instantánea e intrínseca no es estrictamente buena a este nivel, pues son valores muy relativos a las condiciones ambientales del momento de la medición y, por lo tanto, presentan evidencia de la

eficiencia en el uso del agua solo a corto plazo. Un atributo que ha sido mejor relacionado con la EUA a largo plazo es la composición isotópica de Carbono ($\delta^{13}\text{C}$), ya que, durante la fotosíntesis, la Rubisco discrimina mayormente el isótopo de ^{13}C , cuando hay abundante suministro de CO_2 dentro de los sitios de carboxilación, una mayor discriminación ocurre y los tejidos se agotan relativamente de ^{13}C (Farquhar *et al.*, 1989). Esto debido a que, la ganancia de carbono depende de la diferencia entre la concentración de carbono interno y externo (ci/ca) que es influenciado por la demanda metabólica de CO_2 y el suministro de CO_2 a través de la difusión por los estomas y la capa límite (Goud *et al.*, 2019). Este atributo ha sido bien relacionado con la EUA (Farquhar *et al.*, 1982) y por ello, evaluar la composición isotópica puede ser una mejor aproximación para comparar la EUA a largo plazo en regiones áridas.

Según los resultados del ACP, SJ presentó mayor relación con la eficiencia en el uso de nutrientes. Lo cual tiene como significado una mayor tasa de fotosíntesis por unidad de nutriente foliar. El carbono foliar, aunque es un atributo que por lo regular no se diferencia grandemente entre especies y sitios, se ha reportado en diversos estudios con valores más altos asociado a zonas con menor precipitación (Zhang *et al.*, 2018). Los resultados del presente trabajo no mostraron diferencias significativas entre C_{mass} , pero fue ligeramente mayor en SJ. Por otro lado, N_{mass} en SJ presentó una media de $25.23 \pm 7.9 \text{ mg g}^{-1}$ que fue significativamente menor que la media de EC ($30.64 \pm 5.8 \text{ mg g}^{-1}$); sin embargo, ambos valores son más altos que la media mundial de 18.9 (Tian *et al.*, 2017), más alto que la media de $18.81 \pm 4.86 \text{ mg g}^{-1}$ de una zona árida de China (Zhang *et al.*, 2018) y fueron similares a otros reportes para la zona de estudio $23.66 \pm 0.52 \text{ mg g}^{-1}$ (Castellanos *et al.*, 2018; Acuña-Acosta, 2018). Los resultados de N_{mass} presentes en este estudio son una evidencia más del alto contenido de N en especies desérticas comparado con especies de otros biomas (Skujins, 1981; Hinojo *et al.*, 2013; Castellanos *et al.*, 2018; Wright *et al.*, 2001). El P_{mass} de SJ ($2.03 \pm 0.3 \text{ mg g}^{-1}$) también fue significativamente menor que EC ($1.59 \pm 0.6 \text{ mg g}^{-1}$), ambas medias son más altas que la media mundial de 1.2 de Tian *et al.* (2017) y concuerdan con Zhang *et al.* (2018) y Castellanos *et al.* (2018). Por otro lado, N y P con base en área, no se diferenciaron estadísticamente entre sitios, los valores promedio de las especies que también se estudiaron en Hinojo-Hinojo *et al.* (2018) fueron similares excepto *Mimosa laxiflora* y *Olneya tesota* en SJ, ya que en el presente trabajo las medias de estas especies fueron menores.

El uso de las proporciones estequiométricas permite definir las diferencias entre la limitación de nutrientes. Por ejemplo, a partir de la proporción N:P se puede conocer si hay limitación por N ($N:P < 14$) o hay limitación por P ($N:P > 16$) (Aerts y Chapin, 2000; Koerselman y Meuleman, 1996). El 62 % de las especies de SJ presentaron limitación de P, mientras que para EC un 44 % de las especies fueron limitadas por este nutriente. La comunidad de SJ tuvo una media mayor a 16 por lo que a nivel comunidad existe limitación de P, a diferencia de EC que presentó una media de N:P de 14.43 ± 4.93 , sin embargo, no existieron diferencias significativas de la media entre comunidades. En contraste con resultados previos la proporción N:P en ambos sitios fue mayor que la media de Zhang *et al.* (2018) de 12.27 ± 5.3 y fue similar a lo reportado para el área de estudio (16.8 ± 0.73) por Castellanos *et al.* (2018).

Estudios previos han hallado que las proporciones estequiométricas también tienen relaciones consistentes con condiciones climáticas como la temperatura media anual y se ha demostrado que N:P incrementa conforme disminuye la temperatura (Reich y Oleksyn 2004; Xu *et al.*, 2015). Pero en este contexto, no han sido bien demostradas las causas ecofisiológicas y funcionales de estos patrones. En este trabajo se presenta evidencia ecofisiológica de los procesos que ocurren en las especies y tipos funcionales en relación con las proporciones estequiométricas. Por ejemplo, los valores más bajos de C:N y C:P en el sitio semiárido, puede bien relacionarse con los patrones marcados de las especies fijadoras de N (baja concentración de fósforo y alto N) y caducifolias (alto N y bajo C) en esta comunidad. Mientras que los valores más altos de estas proporciones en SJ se relacionan bien con la conservación de recursos que presenta la fisiología de las especies perennifolias (mayor inversión de C en compuestos estructurales y bajas tasas de fotosíntesis).

Las proporciones C:N y C:P presentaron evidencia estadística para diferenciar las comunidades. Altas proporciones de C:N encontradas en hojas, como se encontraron en SJ, se han asociado a estrategias para maximizar la ganancia de C (Wright *et al.*, 2004) y al uso eficiente de la luz en ambientes con alta intensidad lumínica, donde hay mecanismos para incrementar las tasas de fotosíntesis para un mismo nivel de N (Sternner y Elser, 2002). A pesar de las diferencias en C:N la eficiencia en el uso de N (A_{mass}/N_{mass}), no se diferenció entre los sitios. Pero, aun cuando se consideran atributos relacionados, no siempre las altas proporciones C:N resultan en altas EUN, particularmente en zonas áridas, debido a procesos fisiológicos

como la fotorrespiración, la respiración, la fotoinhibición y otros mecanismos de defensa que contienen N foliar (Demmig-Adams y Adams, 2006).

VI.3. Efecto de la irradiancia y el estrés lumínico en los atributos de las comunidades

Las especies de ambas comunidades mostraron diferencias en los atributos relacionados con la irradiancia, el estrés lumínico y la fotoprotección. La respuesta de la fotosíntesis a la irradiancia refleja los procesos fisiológicos y bioquímicos subyacentes (Herrmann *et al.*, 2020). Las hojas adaptadas a alta irradiancia suelen tener tasas de fotosíntesis máxima altas reflejando mayor inversión en complejo cosechador de luz (Ögren y Evans, 1993; Evans, 1987). La mayoría de las especies aquí estudiadas presentaron curvas típicas de hojas de sol, con tasas de fotosíntesis altas y respiración. Las especies que presentaron curvas tipo sombra fueron *O. tesota* en ambos sitios y *F. macdougali* en EC. Hinojo-Hinojo (2011) reporta curvas de tipo sombra también en *O. tesota* y curvas tipo sombra intermedio en *P. velutina* y *M. distachya* que pertenece al mismo género que *M. laxiflora*. En general la mayoría de los parámetros en las especies evaluadas en dicho trabajo fueron consistentes con lo encontrado en este estudio.

Los parámetros de las curvas de luz pueden ser afectadas por algunos factores como la temperatura y el nivel del dosel. Herrmann *et al.* (2020) encuentran en su estudio que la capacidad fotosintética y los parámetros de las curvas de respuesta a la luz muestran cambios con la aclimatación a la temperatura principalmente en temperaturas extremas, pero los parámetros se mantienen constantes a temperaturas de 15 a 25 °C. En zonas áridas la temperatura puede variar grandemente en el día, pero durante la temporada de crecimiento suelen presentarse temperaturas muy altas, que pueden afectar las mediciones de fotosíntesis. El nivel del dosel también puede afectar los parámetros de las curvas de luz, como lo ha demostrado Campbell *et al.* (1992) a través de mediciones de curvas de luz en diferentes niveles del dosel de una especie de manzana *Malus domestica* Borkh. Probablemente la especie *O. tesota* que es una especie de árbol nativa del desierto Sonorense, presenta curvas tipos sombra debido a que las hojas alcanzables para la medición se encuentran en la parte inferior del dosel y la hoja medida posiblemente se encontraba más aclimatada a la sombra que a la alta irradiancia.

Debido a que el flujo de fotones disipados (DIO/CS) indica la cantidad de fotones que se liberan como fluorescencia y calor, es un buen indicador de los procesos relacionados con la fotoprotección del aparato fotosintético. A pesar de que no se presentaron diferencias de medias estadísticamente significativas entre los sitios, los resultados presentados por el ACP muestran mayor importancia de la disipación de fotones en la comunidad semiárida EC. Los parámetros de ABS/CS y TRO/CS fueron más altos significativamente en EC que en SJ. Esta mayor absorción puede ser indicativa de una mayor capacidad de utilización de la luz cuando el agua está disponible.

En condiciones de estrés, al mantener estomas cerrados para evitar pérdida de agua, la luz excesiva puede convertirse en factor estresante (Demmig-Adams y Adams, 1996). Existen diferentes mecanismos bioquímicos o estructurales para evitar el daño por exceso de luz. Kothari *et al.* (2019) encontraron en su estudio que los árboles creciendo bajo sol directo aloca más pigmentos fotoprotectores que las especies tolerantes a la sombra quienes no mostraron gran capacidad de fotoprotección cuando crecían bajo sol directo. Cuando una planta crece a la sombra, puede carecer de características fotoprotectoras debido al alto costo. Construir pigmentos y proteínas para fotoprotección requiere de nutrientes que en todo caso se utilizarían para asignación a clorofilas, Rubisco o componentes estructurales de los tejidos. Las plantas a pleno sol pueden necesitar los mecanismos para evitar costos mayores a largo plazo causado por fotodaño (Kothari *et al.*, 2019). Otro mecanismo de protección contra la luz es la capacidad de modificar el ángulo de las hojas abruptamente para evitar el intercepto de la luz excesiva de forma directa (Kothari *et al.*, 2019), varias especies en especial leguminosas que poseen hojas compuestas tienen este tipo de mecanismo de cierre foliar.

Algunas relaciones de los procesos fotoquímicos obtenidas en este trabajo muestran que son importantes parámetros en las comunidades vegetales estudiadas. El índice de funcionamiento total (PI_{tot}) que es un parámetro indicador del estado general y vitalidad de la planta (Strasser *et al.*, 2000), se correlacionó fuertemente con A_{mass} en el sitio semiárido y con A_{area} en el sitio árido (Tablas 12 y 13). Esto puede indicar que en EC la vitalidad de las plantas está más relacionada con la fotosíntesis realizada por unidad de masa (relacionada a alta área foliar específica y rápido crecimiento), mientras que en SJ está mejor relacionada con la fotosíntesis realizada por unidad de área (Lambers y Poorter, 1992).

En este trabajo, DIo/CS , PI_{tot} y Fv/Fm presentaron diferentes correlaciones negativas importantes con las tasas de fotosíntesis (Tablas 13 y 14). Las relaciones encontradas de la disipación y Fv/Fm con fotosíntesis han sido reportadas en diversos estudios (Kothari *et al.*, 2019; Marozas *et al.*, 2018) y demuestran que la fotoinhibición es un proceso determinante para las tasas de fotosíntesis. El proceso de disipación de la energía excesiva es un proceso vital para muchas de estas especies, pues los excesos de energía pueden dañar la parte más delicada del aparato fotosintético, el centro de reacción del PSII, que se encarga de la disociación del agua y la evolución de oxígeno. Además, puede dañar los pigmentos de antena y, por lo tanto, disminuir la eficiencia de la fotosíntesis y en casos extremos, puede provocar la muerte celular, del tejido y del organismo incluso (Ruban, 2016).

Zhu *et al.* (2003) analizaron las diferencias fotoquímicas de *Phragmites communis* L. en dos ecotipos de una región árida de China, y encontraron diferenciación en la composición y estructura de la membrana de los tilacoides. El ecotipo de duna con mayor estrés hídrico presentó mayor disipación, menor Fv/Fm y mayor $Chl\ a/b$ que el ecotipo de pantano. Tales diferencias resultaron en estrategias para evitar el daño serio por la irradiancia excesiva en el sitio de mayor estrés, a través del ajuste de síntesis de pigmentos fotosintéticos y una baja regulación de la actividad del PSII, además de un mejoramiento de la función del PSI para realizar transporte cíclico de electrones. Si bien en este trabajo no se encontraron diferencias significativas de Fv/Fm y DIo/CS entre los sitios, concordando con los resultados de Zhu *et al.* (2003) la proporción de $Chl\ a/b$ fue mayor en el sitio de mayor aridez (Tabla 12).

Thayer y Björkman (1990) señalan que la $Chl\ a/b$ aumenta conforme la irradiancia incrementa, y esto ha sido base para la clasificación bioquímica de hojas de sol y de sombra, pero Maina y Wang (2015) enfatizan que no solo la irradiancia determina la proporción de $Chl\ a/b$ sino que la disponibilidad de N se correlaciona negativamente con este atributo, lo cual implica que en zonas áridas la disponibilidad de agua y N probablemente conducen la plasticidad fenotípica bioquímica. Incluso, la relación general negativa y significativa encontrada de AFE vs $Chl\ a/b$ (Figura 13) muestra que los valores más altos de área foliar específica están más relacionados con una menor proporción de clorofila a y b . Tal como se ha reportado, el AFE es un atributo que disminuye conforme aumenta la aridez y disminuye con el contenido de N foliar (Wright *et al.*, 2004), en este caso, la menor proporción de $Chl\ a/b$ en SJ puede asociarse a hojas

más pequeñas y gruesas con menor contenido de N foliar, que son atributos relacionados con la aridez.

V.4. Relación nitrógeno-fotosíntesis

Conocer la relación de N con la fotosíntesis es ciertamente importante en la actualidad pues es un recurso fundamental para la producción de biomasa y es requerido en la incorporación de los modelos ecosistémicos para una mejor comprensión de los procesos a grandes escalas (Evans y Clarke, 2019).

Generalmente, las relaciones N vs fotosíntesis, ya sea basado en masa o área, han sido estudiadas a lo largo de diversos biomas y especies. Comúnmente se encuentran relaciones interespecíficas más fuertes de A_{mass} vs N_{mass} que de A_{area} vs N_{area} (Field y Mooney, 1986; Hikosaka, 2004). En este estudio, como se observa en la figura 13 la relación entre dichas variables no mostró significancia estadística, pero, en particular A_{area} vs N_{area} mostró tendencia positiva en ambos sitios. La falta de correlaciones entre el nitrógeno foliar y las tasas de fotosíntesis basadas en área y masa tiene diversas explicaciones y también se ha reportado en estudios anteriores (Hinojo-Hinojo, 2011).

Recientemente Evans y Clarke, (2019) describen que el N foliar conforma un 75 % dentro de los cloroplastos. La enzima encargada de la fijación de CO_2 , la Rubisco, representa hasta el 20 % del nitrógeno total. Y, además, también está relacionado a procesos fotoquímicos en los tilacoides con un 14 % del N en los complejos cosechadores de luz y, en términos de bioenergética un 10 % en ATPasa junto al Citocromo f (Evans y Clarke, 2019). Además, el 16 % del N se encuentra en otros componentes no relacionados con fotosíntesis. Sin embargo, la asignación de N, pueden variar según la especie y sus diferencias anatómicas (Kattge et al., 2011). Por ejemplo, se ha reportado que las especies con baja área foliar específica tienen mayor N en la pared celular (Onoda *et al.*, 2017) y que este nitrógeno está involucrado en proteínas estructurales fuertemente reticuladas. Por ello, en especies de bajo AFE suele haber menor asignación de N en proteínas fotosintéticas y, consecuentemente, menores tasas de fotosíntesis, lo cual pudimos observar en la relación de AFE vs N_{area} y N_{mass} (Figura 13).

El N foliar puede no estar relacionado con fotosíntesis cuando a) El incremento de los compuestos no está relacionado con la promoción de crecimiento, debido a que la adquisición de nitratos o fosfatos exceden la demanda para crecimiento. b) Existe una síntesis regulada metabólicamente de compuestos de reserva y almacenamiento que pueden competir por los recursos para crecimiento y defensa y c) La hoja ha comenzado el proceso de senescencia y los nutrientes están en proceso de retranslocación (Lambers y Oliveira, 2019).

Otras causas de la variación y diferencias propuestas por Field y Mooney (1986) son: La difusión de CO₂: debido a una gran variación en la conductancia estomática, la conductancia del mesófilo, el grosor de la hoja y el carbono intercelular, la asignación entre compuestos nitrogenados fotosintéticos y no fotosintéticos, la partición de N en el aparato fotosintético, la cinética de las enzimas fotosintéticas.

En el caso de este trabajo, las hojas analizadas se encontraban en la etapa de crecimiento y madurez, por lo tanto, la baja relación, general y en cada comunidad, de N vs fotosíntesis también puede ser causada por las diferentes especies y los tipos funcionales presentes en cada una. Estas relaciones generalmente se encuentran bien bajo perspectivas globales demostrando los patrones de la economía de la hoja. Pero en una comunidad donde existen especies con diferentes estrategias, tal como fijadoras de N, la relación fotosíntesis-nitrógeno puede verse modificada.

VI. CONCLUSIONES

La caracterización de los atributos ecofisiológicos y estequiométricos en las especies estudiadas del sitio árido SJ y el sitio semiárido EC mostró amplios rangos de valores, reflejando la diversidad de estrategias ecológicas y funcionales que existe en la región central de Sonora.

La mayor variabilidad encontrada en los atributos fotosintéticos, las eficiencias en uso de recursos y los índices de funcionamiento, comparado con los atributos estequiométricos, puede deberse a que son mediciones instantáneas que responden a una gran cantidad de condiciones locales más que condiciones generales.

La aridez no presentó el efecto esperado en los atributos funcionales de eficiencia en el uso de recursos y las tasas de fotosíntesis entre las especies de las comunidades del sitio árido SJ y el sitio semiárido EC. Esto sugiere que otros factores abióticos como la disponibilidad de nutrientes y la irradiancia, o los mismos factores funcionales de la especie en sí, determinan en parte los atributos relacionados con la eficiencia en el uso del agua y no solamente la aridez general del sitio afecta en la respuesta de las plantas.

Las relaciones de fotosíntesis con disipación de fotones, el índice de funcionamiento total y la eficiencia cuántica del PSII encontradas en las comunidades estudiadas y los tipos funcionales dominantes, resaltan la gran importancia de los mecanismos contra la fotoinhibición en las estrategias de especies desérticas. Pudiendo ser también un mecanismo que afecta las relaciones de fotosíntesis y agua en el gradiente.

Dentro del sitio árido SJ y el sitio semiárido EC, los tipos funcionales mantuvieron patrones con diferente asociación a las condiciones de aridez. En San Judas, las especies perennifolias tuvieron un comportamiento similar sin importar la capacidad de fijación de N, mientras que, las caducifolias en esta comunidad se diferenciaron bien entre fijadoras y no fijadoras de N. Por otro lado, en El Churi las especies fijadoras se comportaron similar sin importar el tiempo de vida de la hoja, y las caducifolias fijadoras de este sitio se asociaron de forma similar a las de SJ.

VIII. LITERATURA CITADA

- Ackerly, D. D., C. A. Knight, S. B. Weiss, K. Barton y K. P. Starmer. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: Contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130(3):449-457. doi:10.1007/s004420100805
- Acuña-Acosta, D. M. Relación de la fluorescencia de la clorofila con estequiometría de C, N y P en hojas de especies y tipos funcionales del Desierto Sonorense. Tesis de Licenciatura. Universidad de Sonora. Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas. Hermosillo, Sonora, México.
- Adams III, W. y Demmig-Adams. 2014. Lessons from Nature: A Personal Perspective. En: Demmig-Adams, B., Garab, G., y W. Adams III, (Eds.), *Advances in Photosynthesis and Respiration Including Bioenergy and Related Processes Non-Photochemical Quenching and Energy Dissipation in Plants, Algae and Cyanobacteria*. Dordrecht, The Netherlands: Springer Science+Business Media.
- Adams, M. A., T. L. Turnbull, J. I. Sprent y N. Buchmann. 2016. Legumes are different: Leaf nitrogen, photosynthesis, and water use efficiency. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(15):4098-4103. doi:10.1073/pnas.1523936113
- Aerts R. y F. S. Chapin. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30:1-67.
- Ackerly, D. D., C. A. Knight, S. B. Weiss, K. Barton y K. P. Starmer. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: Contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130(3):449-457. doi:10.1007/s004420100805
- Ahrar, M., D. Doneva, M. Tattini, C. Brunetti, A. Gori, M. Rodeghiero, G. Wohlfahrt, F. Biasioli, C. Varotto, F. Loreto y V. Velikova. 2017. Phenotypic differences determine drought stress responses in ecotypes of *Arundo donax* adapted to different environments. *Journal of experimental botany* 68:2439–2451. doi: 10.1093/jxb/erx125
- Aron, D. I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant physiology* 24(1):1-15. doi:10.1104/pp.24.1.1
- Asseff, J. M. P., E. J. P. Salamanca y C. T. González. 2007. Efecto del nitrógeno y la irradianza en la eficiencia fotosintética del Anamú *Petiveria alliacea* (Phytolaccaceae). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales: publicación del Ministerio de Educación Nacional* 31(118):49-55.
- Audesirk, T., G. Audesirk y B. Byers. 2013. *Biología. La vida en la tierra con fisiología*. Novena edición. Pearson: Educación de México. México.
- Austin, A. T. 2011. Has water limited our imagination for aridland biogeochemistry? *Trends in Ecology & Evolution* 26(5):229–235. doi:10.1016/j.tree.2011.02.003
- Ávila-Lovera, E., R. Haro, E. Ezcurra y L. S. Santiago. 2018. Costs and benefits of photosynthetic stems in desert species from southern California. *Functional Plant Biology* 46(2):175-186.

doi:10.1071/FP18203

- Azcón-Bieto, J. y M. Talón. 2003. *Fundamentos de fisiología vegetal*. McGrawHill-interamericana. Madrid.
- Baker, N. R. 2008. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review Plant Biology* 59:89-113.
- Berdugo, M., F. T. Maestre, S. Kefi, N. Gross, Y. Le Bagousse-Pinguet y S. Soliveres. 2017. Species-specific adaptations determine how aridity and biotic interactions drive the assembly of dryland plant communities. *BioRxiv*, 147181, 1–45. doi:10.1101/147181
- Bernacchi, C. J., E. L. Singsaas, C. Pimentel, A. R. Portis Jr. y S. P. Long. 2001. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 24(2):253-259. doi:10.1111/j.1365-3040.2001.00668.x
- Bierhuizen J. F. y R. O. Slatyer. 1965. Effect of atmospheric concentration of water vapour and CO₂ in determining transpiration–photosynthesis relationships of cotton leaves. *Agricultural Meteorology* 2:259-27. doi:10.1016/0002-1571(65)90012-9
- Björkman, O. y B. Demmig. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170:489-504.
- Boardman, N. K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology* 28:355-77.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotype plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13:115-155
- Bresinsky, A., C. Korner, J. W. Kadereit, G. Neuhaus y U. Sonnewald. 2013. *Strasburguer's plant science*. Springer doi:10.1007/978-3-642-15518-5
- Brito-Castillo, L., M. A. Crimmins y S. C. Díaz. 2010. Clima. 73-96 p. En: Molina-Freaner, F. E. y , T.R. Van Devender (Eds.), *Diversidad Biológica de Sonora*. UNAM. México D. F.
- Bruelheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez- Alfaro, B., Hennekens, S.M., Botta-Dukát, Z., Chytrý, M., Field, R., Jansen, F., Kattge, J., Pillar, V.D., Schrod, F., Mahecha, M.D., Peet, R.K., Sandel, B., van Bodegom, P., Altman, J., Alvarez-Dávila, E., Khan, M.A.S.A., Attorre, F., Aubin, I., Baraloto, C., Barroso, J.G., Bauters, M., Bergmeier, E., Biurrun, I., Bjorkman, A.D., Blonder, B., Čarni, A., Cayuela, L., Černý, T., Cornelissen, J.H.C., Craven, D., Dainese, M., Derroire, G., De Sanctis, M., Díaz, S., Doležal, J., Farfan-Rios, W., Feldpausch, T.R., Fenton, N.J., Garnier, E., Guerin, G.R., Gutiérrez, A.G., Haider, S., Hattab, T., Henry, G., Hérault, B., Higuchi, P., Hölzel, N., Homeier, J., Jentsch, A., Jürgens, N., Kaçki, Z., Karger, D.N., Kessler, M., Kleyer, M., Knollová, I., Korolyuk, A.Y., Kühn, I., Laughlin, D.C., Lens, F., Loos, J., Louault, F., Lyubenova, M.I., Malhi, Y., Marcenò, C., Mencuccini, M., Müller, J.V., Munzinger, J., Myers-Smith, I.H., Neill, D.A., Niinemets, Ü., Orwin, K.H., Ozinga, W.A., Penuelas, J., Pérez-Haase, A., Petřík, P., Phillips, O.L., Pärtel, M., Reich, P.B., Römermann, C., Rodrigues, A.V., Sabatini, F.M., Sardans, J., Schmidt, M., Seidler, G., Silva Espejo, J.E., Silveira, M., Smyth, A., Sporb, M., Svenning, J.-C., Tang, Z., Thomas, R., Tsiripidis, I., Vassilev, K., Violle, C., Virtanen, R., Weiher, E., Welk, E., Wesche, K., Winter, M., Wirth, C., Jandt, U. 2018. *Global traits-*

- environment relationships of plant communities. *Nature Ecology & Evolution* 2:1906-917. doi:10.1038/s41559-018-0699-8
- Bryce, J. y S. Hill. 1999. Energy production in plant cells. En: P. J. Lea y R. C. Leegood. (Eds.), *Plant Biochemistry and Molecular Biology*. 2da edn. John Wiley y Sons Ltd.
- Cadotte, M. W., C. A. Arnillas, S. W. Livingstone y S. L. E. Yasui. 2015. Predicting communities from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 30(9):510–511. doi:10.1016/j.tree.2015.07.001
- Campbell, R. J., R. P. Marini y J. B. Birch. 1992. Canopy Position Affects Light Response Curves for Gas Exchange Characteristics of Apple Spur Leaves. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 117(3):467-472.
- Čaňová, I., J. Ďurkovič y D. Hladká. 2008. Stomatal and chlorophyll fluorescence characteristics in European beech cultivars during leaf development. *Biologia Plantarum* 52(3):577.
- Casierra-Posada, F., J. E. Peña-Olmos y C. Ulrichs. 2011. Crecimiento y eficiencia fotoquímica del fotosistema II en plantas de fresa (*Fragaria* sp.) afectadas por la calidad de la luz: implicaciones agronómicas. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica* 14(2): 43-53. doi:10.31910/rudca.v14.n2
- Castellanos, A. E., J. M. Llano-Sotelo, L. I. Manchado-Encinas, J. E. López-Piña, J. R. Romo-Leon, J. Sardans y J. Peñuelas. 2018. Foliar C, N and P stoichiometry characterize successful plant ecological strategies in the Sonoran Desert. *Plant Ecology* 219:775–788. doi:10.1007/s11258-018-0833-3
- Castellanos-Villegas, A. E., L. C. Bravo, G. W. Koch, J. Llano, D. López, R. Méndez, J. C. Rodríguez, R. Romo, T. D. Sisk y G. Yanes. 2010. Impactos ecológicos por el uso del terreno en el funcionamiento de ecosistemas áridos y semiáridos. 157-186 p. En: F.E. Molina-Freaner y T.R. Van Devender. (Eds.), *Diversidad biológica de Sonora*. CONABIO- UNAM, México.
- Ciampi, S., E. Gentili, L. Guidi y G. F. Soldatini. 1996. The effect of nitrogen deficiency on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in sunflower. *Plant Science* 118(2):177-184. doi:10.1016/0168-9452(96)04442-1
- Collins, S. L., J. Belnap, N. B. Grimm, J.A. Rudgers, C.N. Dahm, P. D’Odorico, M. Litvak, D.O. Natvig, D.C. Peters, W.T. Pockman, R.L. Sinsabaugh, y B.O. Wolf. 2014. A multi-scale, hierarchical model of pulse dynamics in aridland ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 45:397–419.
- Cordell, S., G. Goldstein, D. Mueller-Dombois, D. Webb y P. M. Vitousek. 1998. Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity. *Oecologia* 113:188-196. doi:10.1007/s004420050367
- Day, A. y K. Ludeke. 1993. Plant Nutrientes in Desert Environment. En: Thompson, C. (Ed.). *Adaptations of Desert Organisms*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- de la Riva, E. G., T. Marañón, C. Violle, R. Villar y I. M. Pérez-Ramos. 2017. Biogeochemical and Ecomorphological Niche Segregation of Mediterranean Woody Species along a Local Gradient.

- De Martonne, E. 1927. Regions of interior-basin drainage. *Geographical Review* 17(3):397-414.
- Delgado-Baquerizo, M., D. J. Eldridge, F. T. Maestre, V. Ochoa, B. Gozalo, P. B. Reich y B. K. Singh. 2017. Aridity Decouples C:N:P Stoichiometry Across Multiple Trophic Levels in Terrestrial Ecosystems. *Ecosystems* 21(3):459-468. doi:10.1007/s10021-017-0161-9
- Demmig-Adams, B. y W. W. Adams III. 2006. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytologist* 172(1):11-21.
- Demmig-Adams, B y W. W. Adams III. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science* 1:21-26.
- Díaz, S., M. Cabido y F. Casanoves. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9(1):113-122. doi:10.2307/3237229
- Dimmit, M. 2000. Biomes and communities of the Sonoran Desert Region. 3-18 p. En: Steven J.P., Patricia W.C. (Eds.) *A natural history of the Sonoran Desert*. Tucson, Arizona
- Ding, L., Z. Lu, L. Gao, S. Guo y Q. Shen. 2018. Is Nitrogen a Key Determinant of Water Transport and Photosynthesis in Higher Plants Upon Drought Stress? *Frontiers in Plant Science* 9:1-12. doi:10.3389/fpls.2018.01143
- Duckworth, J. C., M. Kent y P. M. Ramsay. 2000. Plant functional types: An alternative to taxonomic plant community description in biogeography? *Progress in Physical Geography* 24(4):515-542. doi:10.1191/030913300701542778
- Duursma, R. A. 2015. Plantecophys - An R Package for Analysing and Modelling Leaf Gas Exchange Data. *PLoS ONE* 10, e0143346. doi:10.1371/journal.pone.0143346
- Eckardt N. A., G. W. Snyder, A.R. Jr. Portis y W. L. Orgen. 1997. Growth and photosynthesis under high and low irradiance of *Arabidopsis thaliana* antisense mutants with reduced ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/ oxygenase activase content. *Plant Physiology* 113:575-586
- Elser, J. J., D. R. Dobberfuhl, N. Mackay y J. H. Schampel. 1996. Size, and Life Stoichiomet Toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *BioScience* 46(9):674-684.
- Erskine, P.D., G. R. Stewart, S. Schmidt, M. H. Turnbull, M. Unkovich y J. S. Pate. 1996. Water availability- a physiological constraint on nitrate utilization in plants of Australian semi-arid Mulga woodlands. *Plant Cell Environ* 19:1149-1159.
- Evans, J. R. 1987. The relationship between electron transport components and photosynthetic capacity in pea leaves grown at different irradiances. *Australian Journal of Plant Physiology* 14:157-170.
- Evans, J. R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationship in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78:9-19. doi:10.1007/BF00377192
- Evans, J. R. y J. R. Seemann. 1984. Differences between wheat genotypes in specific activity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and the relationship to photosynthesis. *Plant Physiology* 74:759-765.
- Evans, J. R. y J. R. Seemann. 1989. The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus:

- costs, consequences and control. 183–205 p. En: Briggs W. R. (Ed.). *Photosynthesis*. Alan R. Liss, New York.
- Evans, J. R. y V. C. Clarke. 2019. The nitrogen cost of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* 70(1):7-15. doi:10.1093/jxb/ery366
- Ezcurra, E. 2006. Natural history and evolution of the world deserts. 1–26 p. En: Ezcurra, E. (Ed.) *Global Deserts Outlook*. UNEP, Nairobi.
- Farghali, K. A. 1998. Chlorophyll content and its stability in native species inhabiting the Egyptian Desert. *Journal of Arid Enviroments* 40: 1631-175.
- Farquhar, G. D., J. R. Ehleringer y K. T. Hubick. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40:503-537. doi:10.1146/annur ev.pp.40.060189.002443
- Farquhar, G. D., S. V. Caemmerer y J. A. Berry. 1980. A biochemical-model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149:78–90.
- Farquhar, G. D., y T. D. Sharkey. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33:317-345. doi:10.1146/annur ev.pp.33.060182.001533
- Fick, S. E. y R. J. Hijmans, 2017. Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*.
- Field, C. y H. A. Mooney. 1986. The photosynthesis–nitrogen relationship in wild plants. 25-55 p. En: Givnish T. J. (Ed.). *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press.
- Field, C., J. Merino y H. A. Mooney. 1983. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia* 60:384-389.
- Fischer, R. A. y N. C. Turner. 1978. Plant productivity in arid and semiarid zones. *Annual Review of Plant Physiology* 29:277-317.
- Flexas, J., U. Niinemets, A. Gallé, M. M. Barbour, M. Centritto, A. Diaz-Espejo, C. Douthe, J. Galmés, M. Ribas-Carbo, P. L. Rodriguez, F. Rosselló, R. Soolanayakanahally, M. Tomas, I. J. Wright, G. D. Farquhar y H. Medrano. 2013. Diffusional conductances to CO₂ as a target for increasing photosynthesis and photosynthetic water-use efficiency. *Photosynthesis Research* 117:45–59. doi:10.1007/s11120-013-9844-z
- Gago, J., C. Douthe, I. Florez-Sarasam, Jose, M. Escalona, J. Galmes, A. R. Fernie, J. Flexas y H. Medrano. 2014. Opportunities for improving leaf water use efficiency under climate change conditions. *Plant Science* 226:108-119. doi:10.1016/j.plantsci.2014.04.007
- Gago, J., D. D. M. Daloso, C. M. Figueroa, J. Flexas y A. R. Fernie. 2016. Relationships of Leaf Net Photosynthesis, Stomatal Conductance, and Mesophyll Conductance to Primary Metabolism: A Multispecies Meta-Analysis Approach 1:265–279. doi:10.1104/pp.15.01660
- García-Moya, E., y C. McKell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology* 51(1):81-88. doi:10.2307/1933601
- García-Trejo, J. F. y G. M. Soto Zarazúa. 2012. La nueva ecología, una perspectiva integradora hacia un

- paradigma de sustentabilidad. *Ciencia@UAQ* 5(1):1–12.
- Gibson, A. C., y P. W. Rundel. 2012. Ecophysiology of photosynthesis in desert ecosystems. 450-451 p. En: *Terrestrial Photosynthesis in a Changing Environment: A Molecular, Physiological, and Ecological Approach*. J. Flexas, F. Loreto y H. Medrano (Eds.). Cambridge University Press.
- Goltsev, V. N., H. M. Kalaji, M. Paunov, W. Bąba, T. Horaczek, J. Mojski, H. Kociel y S. I. Allakhverdiev. 2016. Variable chlorophyll fluorescence and its use for assessing physiological condition of plant photosynthetic apparatus. *Russian Journal of Plant Physiology* 63(6):869–893. doi:10.1134/S1021443716050058
- González-Medrano, F. 2012. Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación. secretaria de medio ambiente y recursos naturales. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología.
- González, S., H. Perales y M. Salcedo. 2008. La fluorescencia de la clorofila *a* como herramienta de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. *Revista Educación Bioquímica* 27(4):119–129.
- Goud, E., J. P. Sparks, M. Fishbein y A.A. Agrawal. 2019. Integrated metabolic strategy: a framework for predicting the evolution of carbon-water tradeoffs within plant clades. *Journal of Ecology* 107:1633-1644. doi:10.1111/1365-2745.13204
- Granados-Sánchez, D., F. López-Ríos y L. Gama-Flores. 1998. Adaptaciones y estrategias de las plantas de zonas áridas. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 4(1):169-178.
- Guerra-Cantú, J. A., S. Moreno-Limón, A. Martínez-Rodríguez, H. Gámez-González, M. Núñez-González y O. M. Moreno-Buentello. 2016. Determinación de pigmentos en orégano (*Poliomintha bustamanta* B. L. Turner.) En dos condiciones de crecimiento. *Investigación y Desarrollo en Ciencia y Tecnología de Alimentos*. 1(1):353-359.
- Hansatech. 2018. Retrieved from [http://ww.hansatech-instruments.com/docs/the fluorescence transient.pdf](http://ww.hansatech-instruments.com/docs/the_fluorescence_transient.pdf)
- Hatfield, J. L. y C. Dold. 2019. Water-use efficiency: Advances and challenges in a changing climate. *Frontiers in Plant Science*, 10:1-14. doi:10.3389/fpls.2019.00103
- Hawkesford, M. J., S. Kopriva y L. J. De Kok. 2014. Nutrient Use Efficiency in Plants. Nutrient use efficiency in plants concepts and approaches. Springer International Switzerland. doi:10.1007/978-3-319-10635-9
- Hazrati, S., Z. Tahmasebi-Sarvestani, S. A. M. Modarres-Sanavy, A. Mokhtassi-Bidgoli y S. Nicola. 2016. Effects of water stress and light intensity on chlorophyll fluorescence parameters and pigments of *Aloe vera* L. *Plant Physiology and Biochemistry* 106:141-148. doi:10.1016/j.plaphy.2016.04.046
- Heberling, M. 2013. A practical guide to measuring leaf-level photosynthesis. <https://sites.google.com/site/fridleylab/home/protocols>
- Hernández, H. M. 2006. La Vida en los Desiertos Mexicanos. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.

- Herrmann, H. A., J. Marc y S. Giles. 2020. From empirical to theoretical models of light response curves- linking photosynthetic and metabolic acclimation. *Photosynthesis Research* 145(1):5-14. doi:10.1007/s11120-019-00681-2
- Hikosaka, K. 2004. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: Patterns, physiological causes, and ecological importance. *Journal of Plant Research* 117(6):481-494. doi:10.1007/s10265-004-0174-2
- Hinojo-Hinojo, C. 2011. Caracterización de la fotosíntesis y atributos foliares de especies de plantas de las zonas áridas y semiáridas de la región centro de Sonora. Tesis de Licenciatura. Universidad de Sonora. Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas. Hermosillo, Sonora, México.
- Hinojo-Hinojo, C., A. E. Castellanos y J. M. Llano-Sotelo. 2013. Wide ranges of functional traits in the flora from the central region of Sonora: A diversity to be explored. En: Gottfried, G. J., Folliott, P. F., Gebow, B. S., Eskew, L. G. y Collins, L. C. *Merging science and management in a rapidly changing world: Biodiversity and management of the Madrean Archipelago III and 7th Conference on Research and Resource Management in the Southwestern Deserts*; 1 al 5 de mayo del 2012. Tucson, Arizona.
- Hinojo-Hinojo, C., A. E. Castellanos, J. Llano-Sotelo, J. Peñuelas, R. Vargas y J. R. Romo-León. 2018. High V_{max}, J_{max} and photosynthetic rates of Sonoran Desert species: Using nitrogen and specific leaf area traits as predictors in biochemical models. *Journal of Arid Environments* 156:1-8. doi:10.1016/j.jaridenv.2018.04.006
- Huxman, T. E., K. A. Snyder, D. Tissue, A. J. Leffler, K. Ogle, W. T. Pockman, D. R. Sandquist, D. L. Potts y S. Schwinning. 2004. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia* 141:254-268.
- INEGI. 2015. Guía para la interpretación de cartografía Uso del suelo y vegetación Escala 1:250 000 Serie V. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México.
- Ito, A., y M. Inatomi. 2012. Water-use efficiency of the terrestrial biosphere: A model analysis focusing on interactions between the global carbon and water cycles. *Journal of Hydrometeorology* 13(2):681–694. doi:10.1175/JHM-D-10-05034.1
- Jackson, R. B., J. S. Sperry y T. E. Dawson. 2000. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends Plant Sci.* 5, 482–488. doi: 10.1016/S1360-1385(00)01766-0
- Kalaji, H. M., G. Schansker, R. J. Ladle, V. Goltsev, K. Bosa, S. I. Allakhverdiev, M. Brestic, F. Bussotti, A. Calatayud, P. Dąbrowski, N. I. Elsheery, L. Ferroni, L. Guidi, S. W. Hogewoning, A. Jajoo, A. N. Misra, S. G. Nebauer, S. Pancaldi, C. Penella, D. Poli, M. Pollastrini, Z. B. Romanowska-Duda, B. Rutkowska, J. Serôdio, K. Suresh, Wiesław Szulc, E. Tambussi, M. Yannicari y M. Zivcak. 2014. Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: Practical issues. *Photosynthesis Research* 122(2):121-158. doi:10.1007/s11120-014-0024-6
- Kassambara, A. y F. Mundt. 2017. Factoextra: Extract and visualize the results of multivariate data analyses. CRAN <https://cran.r-project.org/web/packages/factoextra/factoextra.pdf>

- Kattge, J., G. Bönisch, S. Díaz, S. Lavorel, Prentice, I. C., Leadley, P., Tautenhahn, S., Werner, G. D. A., Aakala, T., Abedi, M., Acosta, A. T. R., Adamidis, G. C., Adamson, K., Aiba, M., Albert, C. H., Alcántara, J. M., Alcázar C, C., Aleixo, I., Ali, H., ... Wirth, C. 2020. *TRY plant trait database – enhanced coverage and open access*. 26(1):119-188. doi:10.1111/gcb.14904
- Kattge, J., S. Díaz, S. Lavorel, I. C. Prentice, P. Leadley, G. Bönisch, E. Garnier, M. Westoby, P. B. Reich, I. J. Wright, J. H. C. Cornelissen, C. Violle, S. P. Harrison, P. M. van Bodegom, M. Reichstein, B. J. Enquist, N. A. Soudzilovskaia, D. D. Acherly, M. Anand, O. Atkin, M. Bahn, T. R. Baker, D. Baldocchi, R. Bekker, C. C. Blanco, B. Blonder, W. J. Bond, R. Bradstock, D. E. Bunker, F. Casanoves, J. Cavender-Bares, J. Q. Chambers, F. S. Chapin III, J. Chave, D. Coomes, W. K. Cornwell, J. M. Craine, B. H. Dobrin, L. Duarte, W. Durka, J. Elser, G. Esser, M. Estiarte, W. F. Fagan, J. Fang, F. Fernandez-Méndez, A. Fidelis, B. Finegan, O. Flores, H. Ford, D. Frank, G. T. Freschet, N. M. Fyllas, R. V. Gallagher, W. A. Green, A. G. Gutierrez, T. Hickler, S. I. Higgins, J. G. Hodgson, A. Jalili, S. Jansen, C. A. Joly, A. J. Kerkhoff, D. Kirkup, K. Kitajima, M. Kleyer, S. Klotz, J. M. H. Knops, K. Kramer, I. Kühn, H. Kurokawa, D. Laughlin, T. D. Lee, M. Leishman, F. Lens, T. Lens, S. L. Lewis, J. Lloyd, J. Llusia, F. Louault, S. Ma, M. D. Mahecha, P. Manning, T. Massad, B. E. Medlyn, J. Messiers, A.T. Moles, S. C. Müller, K. Nadrowski, S. Naeem, Ü. Niinemets, S. Nöllert, A. Nüske, R. Ogaya, J. Oleksyn, V. G. Onipchenko, Y. Onoda, J. Ordoñez, G. Overbeck, W. A. Ozinga, S. Patiño, S. Paula, J. G. Pausas, J. Peñuelas, O. L. Phillips, V. Pillar, H. Poorter, L. Poorter, P. Poschlod, A. Prinzing, R. Proulx, A. Ramming, S. Reinsch, B. Reu, L. Sack, B. Salgado-Negret, J. Sardans, S. Shiodera, B. Shipley, A. Siefert, E. Sosinski, J. F. Soussana, E. Swaine, N. Swenson, K. Thompson, P. Thornton, M. Waldram, E. Weiher, M. White, S. White, S. J. Wright, B. Yguel, S. Zaehle, A. E. Zannae y C. Wirth. 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17(9): 2905–2935.
- Kautsky, H. y A. Hirsch. 1931. Neue Versuche zur Kohlensäure assimilation. *Naturwissen* 19:964.
- Killingbeck, K. y W. Whitford. 1996. High foliar nitrogen in desert shrubs: an important ecosystem trait or defective desert doctrine? *Ecology*. 77(6):1728-1737. doi:10.2307/2265778
- Kirkham, M. B. 2005. *Principles of soil and plant water relations*. Elsevier Academic Press, Amsterdam, The Netherlands.
- Koerselman, W. y A. F. M. Meuleman. 1996. The vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 1441-1450
- Köhler, I. H., A. J. Macdonald y H. Schnyder. 2016. Last-century increases in intrinsic water-use efficiency of grassland communities have occurred over a wide range of vegetation composition, nutrient inputs, and soil pH. *Plant Physiology* 170(2):881-890.
- Kothari, S., R. Montgomery y J. Cavender-Bares. 2019. Throwing shade: Physiological responses to light explain competition and facilitation in a tree diversity experiment. *BioRxiv*, 845701. doi:10.1101/845701
- Kraft, N. J., O. Godoy y J. Levine. 2015. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(3):797–802. doi:10.1073/pnas.1413650112
- Krause, G. H. y E. Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The Basics. *Annual*

Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 42:313-349.
doi:10.1146/annurev.pp.42.060191.001525

- Laity, J. 2009. Deserts and desert environment. Wiley-Blackwell, USA.
- Lambers, H. y H. Poorter. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 22:187-261
- Lambers, H. y R. S. Oliveira. 2019. *Plant Physiological Ecology*. Springer, Cham.
- Lambers, H., S., Chapin, III y T.L. Pons. 2008. *Plant physiological ecology*. Springer, New York.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. 3a ed. Springer, Berlín, Alemania.
- Long, S. P., S. Humphries y P. G. Ealkowski. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45:633-662.
- Maina, J. N. y Q. Wang. 2015. Seasonal Response of Chlorophyll a/b Ratio to Stress in a Typical Desert Species: *Haloxylon ammodendron*. *Arid Land Research and Management* 29(3):321-334. doi:10.1080/15324982.2014.980588
- Marozas, V., A. Augustaitis, A. Pivoras, M. Baumgarten, G. Mozgeris, J. Sasnauskienė, A. Dautartė, J. Abraitienė, S. Bičėnienė, G. Mordas, V. Ulevičius y R. Matyssek. 2018. Comparative analyses of gas exchange characteristics and chlorophyll fluorescence of three dominant tree species during the vegetation season in hemi-boreal zone. *Journal of Agricultural Meteorology* 75(1):3-12. doi:10.2480/agrmet.D-18-00004
- Martínez Ramos, M. 2008. Grupos funcionales. 365-412 p. En: *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México,
- Martínez-Yrizar, A., R. S. Felger y A. Búrquez. 2010. Los ecosistemas terrestres: un diverso capital natural. 129-156 p. En: F. E. Molina-Freaner y T. R. Van Devender. (Eds.) *Diversidad biológica de Sonora*. UNAM, México.
- Martín-López, B., J. A. González, S. Díaz, I. Castro y M. García-Llorente. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Revista Ecosistemas* 16(3):69-80. doi:doi.org/10.7818/re.2014.16-3.00
- Maxwell, K. y G. N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51:659-668. doi:10.1093/jexbot/51.345.659
- May, F., I. Giladi, M. Ristow, Y. Ziv y F. Jeltsch. 2013. Plant functional traits and community assembly along interacting gradients of productivity and fragmentation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15(6):304-318. doi:10.1016/j.ppees.2013.08.002
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher y M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21(4):178-185. doi:10.1016/j.tree.2006.02.002
- Messier, J., B. J. McGill y M. J. Lechowicz. 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* 13:838-848.
- Mitra, G. N. 2015. Regulation of nutrient uptake by plants: a biochemical and molecular approach.

Springer, New Delhi.

- Montgomery, R. A., G. Goldstein y T. J. Givnish. 2008. Photoprotection of PSII in Hawaiian lobeliads from diverse light environments. *Functional Plant Biology* 35:595–605
- Nabors, M. 2006. *Introducción a la botánica*. Pearson Educación, Madrid, España.
- Nilsen, E.T. y D. M. Orcutt. 1996. *Physiology of plants under stress. Abiotic factors*. John Wiley and Sons, New York.
- Nolan, R. H., T. Tarin, R. Rumman, J. Cleverly, K. A. Fairweather, S. Zolfaghar, N. S. Santini, A. P. O. Grady y D. Eamus. 2018. Contrasting ecophysiology of two widespread arid zone tree species with differing access to water resources. *Journal of Arid Environments* 153:1-10. doi:10.1016/j.jaridenv.2018.01.003
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual review of ecology and systematics* 4(1):25-51. doi:10.1146/annurev.es.04.110173.000325
- Ögren, E. y J. R. Evans. 1993. Photosynthetic light-response curves. *Planta* 189(2):182-190. doi:10.1007/BF00195076
- Onoda, Y., I. J. Wright, J. R. Evans, K., Hikosaka, K. Kitajima, Ü. Niinemets, H. Poorter, T. Tosens y M. Westoby. 2017. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist* 214(4):1447-1463. doi:10.1111/nph.14496
- Peñuelas, J., J. Sardans, R. Ogaya y M. Estiarte. 2008. Nutrient stoichiometric relations and biogeochemical niche in coexisting plant species: effect of simulated climate change. *Polish Journal of Ecology* 56:613-622.
- Peñuelas, J., J. Terradas y F. Lloret. 2011. Solving the conundrum of plant species co-existence: water in space and time matters most. *New Phytologist* 189:5–8.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, M. G. A. van der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino y J. H. C. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61(3):167-234. doi:10.1071/BT12225
- Pollastrini, M., V. Holland, W. Brüggemann, H. Bruelheide, I. Dănilă, B. Jaroszewicz, F. Valladares y F. Bussotti. 2016. Taxonomic and ecological relevance of the chlorophyll a fluorescence signature of tree species in mixed European forests. *New Phytologist* 212(1): 51-65. doi: 10.1111/nph.14026
- Reich, P. B. 2014. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology* 102:275-301. doi:10.1111/1365-2745.12211
- Reich, P. B. y J. Oleksyn. 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(30):11001-11006. doi:10.1073/pnas.0403588101
- Reich, P. B., I. J. Wright, J. M. Craine, J. Oleksyn, M. Westoby y M. B. Walters. 2003. The evolution of

- plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164(S3):S143-S164. doi:10.1086/374368
- Reynolds, J. F., P. R. Kemp, K. Ogle y R. J. Fernández. 2004. Modifying the ‘pulse-reserve’ paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water and plant responses. *Oecologia* 141:194-210.
- Ruban, A. V. 2016. Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: Mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage. *Plant Physiology* 170(4):1903-1916. doi:10.1104/pp.15.01935
- Ruiz-Navarro, A., V. Fernández, J. Abadía, A. Abadía, J. I. Querejeta, J. Albaladejo y G. G. Barberá. 2019. Foliar fertilization of two dominant species in a semiarid ecosystem improves their ecophysiological status and the use efficiency of a water pulse. *Environmental and Experimental Botany* 167:103854. doi:10.1016/j.enxvbot.2019.103854
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Salazar, P. C., R. M. Navarro-Cerrillo, G. Cruz y R. Villar. 2018. Intraspecific leaf functional trait variability of eight *Prosopis pallida* tree populations along a climatic gradient of the dry forests of northern Peru. *Journal of Arid Environments* 152:12-20. doi:10.1016/j.jaridenv.2018.01.010
- Sardans, J., A. Rivas-Ubach y J. Peñuelas. 2012. The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: A review and perspectives. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14(1):33-47.
- Sharkey, T. D., C. J. Bernacchi, G. D. Farquhar y E. L. Singsaas. 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. 1035–1040. *Plant, Cell and Environment* 30:1035-1040. doi:10.1111/j.1365-3040.2007.01710.x
- Schlesinger, W. H., J. Palmer Winkler y J. P. Magonigal. 2000. Soils and the global carbon cycle. 93-101 p. En Wigley, T. M. L. y D.S. Schimel (Eds.) *The global carbon cycle*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schlesinger, W. H., S. L. Tartowski y S. M. Schmidt. 2006. Nutrient cycling within an arid ecosystem. 133-149p. En K. M. Havstad, L. E. Huenneke y W. H. Schlesinger (Eds.) *Structure and function of a Chihuahuan Desert ecosystem*. The Jornada Basin Long-Term ecological research site, Oxford, USA.
- Schulze, E. 1986. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Annual Review of Plant Biology*. 37, 247–274. doi: 10.1146/annurev.pp.37.060186.001335
- Seddon, G. 1974. Xerophytes, xeromorphs and sclerophylls: the history of some concepts in ecology. *Biological Journal of the Linnean Society* 6:65-87.
- Shiple, B., M. J. Lechowicz, I. Wright y P. B. Reich. 2006. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* 87(3):535-541.

- Silvertown, J., Y. Araya y D. Gowing. 2015. Hydrological niches in terrestrial plant communities: A review. *Journal of Ecology* 103(1):93-108. doi:10.1111/1365-2745.12332
- Skujins, J. 1981. Nitrogen cycling in arid ecosystems. 477-491 p. En: Clark, F.E. y Rosswall, T., (Eds.), *Terrestrial agement impacts*. Swedish National Sciencie Research Council, Stockholm, Sweden.
- Smith, R. J y P. J. Lea. 1999. Nitrogen fixation. En: Lea, P. J. y R. C. Leegood, (Eds.), *Plant Biochemistry and Molecular Biology*. John Wiley y Sons. United Kingdom.
- Smith, R. L., T. M. Smith, E. S. Román y C. C. Sánchez. 2007. Madrid, España: Pearson Educación.
- Soh, W. K., C. Yiotis, M. Murray, A. Parnell, I. J. Wright, R. A. Spicer ... y J. C. McElwain. 2019. Rising CO2 drives divergence in water use efficiency of evergreen and deciduous plants. *Science advances* 5(12), eaax7906.
- Solomon, E. P., L. R. Berg y D. W. Martin. 2013. Ecología de comunidades. 1173–1195 p. En: Cervantes-González S. R., T. Eliosa-García (Eds.), *Biología*. Cengage Learning, Inc., México, D.F
- Souza, M. L., A. A. Duarte, M. B. Lovato, M. Fagundes, F. Valladares y J. P. Lemos-Filho. 2018. Climatic factors shaping intraspecific leaf trait variation of a neotropical tree along a rainfall gradient. *PLoS ONE* 13(12):1-20. doi:10.1371/journal.pone.0208512
- Sterner, R. W. y J. J. Elser. 2002. *Ecological Stoichiometry. The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University. Nueva Jersey, U.S.A.
- Strasser, R. J., A. Srivastava y M. Tsimilli-Michael. 2000. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. 445–483 p. En: Yunus, M., Pathre, U., Mohanty, P. (Eds.), *Probing Photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation*. Taylor and Francis, London.
- Taiz, L. y E. Zeiger. 2003. *Plant Physiology*. 3ra edición. Sinauer Associates Inc., Sunderland, 782 p.
- Thayer, S. S. y O. Björkman. 1990. Leaf Xanthophyll content and composition in sun and shade determined by HPLC. *Photosynthesis Research* 23(3):331-343. doi:10.1007/BF00034864
- Tian, D., Z. B. Yan, K. J. Niklas, W. X. Han, J. Kattge, P. B. Reich, Y. K. Luo, Y. H. Chen, Z. Y. Tang, H. F. Hu, I. J. Wright, B. Schmid y J. Y. Fang. 2017. Global leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry and their scaling exponent. *National Science Review* 5(5):728-739. doi:10.1093/nsr/nwx142
- Tinoco-Ojanguren, C., J. L. Andrade, O. Briones y A. E. Castellanos. 2018. Functional Diversity in Plants: Implications for Conservation Issues of the Mexican Biodiversity. En: Ortega-Rubio, A. (Ed.), *Mexican Natural Resources Management and Biodiversity Conservation*. Springer International Publishing AG, part of Springer Nature.
- Urbina, I., J. Sardans, C. Beierkuhnlein, A. Jentsch, S. Backhaus, K. Grant, J. Kreyling y J. Peñuelas. 2015. Shifts in the elemental composition of plants during a very severe drought. *Environmental and Experimental Botany* 111:63-73. doi:10.1016/j.envexpbot.2014.10.005
- Vidussi, F., H. Claustre, J. G. Bustillos, C. Cailliau y J. C. Marty. 1996. Determination of chlorophylls and carotenoids of marine phytoplankton: separation of chlorophyll a from divinyl-chlorophyll a and zeaxanthin from lutein. *Journal of Plankton Research* 18(12):2377-2382.

- Vilagrosa, A., E. Chirino, J.-J. Peguero-Pina, T. S. Barigah, H. Cochard y E. Gil-Pelegrin. 2012. Xylem cavitation and embolism in plants living in water-limited ecosystems. 63-109 p. En: Aroca, R. (Ed.). Plant Responses to Drought Stress. Berlin: Springer.
- Vilela, A. E., M. J. Rennella y D. A. Ravetta, 2003. Responses of tree-type and shrub-type *Prosopis* (Mimosaceae) taxa to water and nitrogen availabilities. Forest Ecology and Management. 186:327-337. doi:10.1016/S0378-1127(03)00299-8
- Villagra, P. E., J. A. Boninsegna, J. A. Alvarez, M. Cony, E. Cesca y R. Villalba. 2005. Dendroecology of *Prosopis flexuosa* woodlands in the Monte desert: implications for their management. Dendrochronologia 22:209-213. doi:10.1016/j.dendro.2005.05.005
- Violle, C., B. J. Enquist, B. J. McGill, L. Jiang, H. Albert, C. Hulshof, V. Jung y J. Messier. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. Trends in Ecology and Evolution 27(4):244-252. doi:10.1016/j.tree.2011.11.014
- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel y E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! Oikos 116(5):882-892. doi:10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
- Vitousek, P. M., J. M. Aber, R. W. Howarth, G. E. Likens, P. A. Matson, D. W. Schindler, W. H. Schlesinger y G. D. Tilman. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: causes and consequences. Ecological applications 7(3):737-750. doi:10.1890/1051-0761(1997)007[0737:HAOTGN]2.0.CO;2
- Walker, A. P., A. P., Beckerman, L. Gu, J. Kattge, L. A. Cernusak, T. F. Domingues, J. C. Scales, G. Wohlfahrt, S. D. Wullschleger y F. I. Woodward. 2014. The relationship of leaf photosynthetic traits $-V_{\text{cmax}}$ and J_{max} - to leaf nitrogen, leaf phosphorus, and specific leaf area: a meta-analysis and modeling study. Ecology and evolution 4(16):3218-3235.
- Ward, D. 2009. The Biology of Deserts. Oxford University Press Inc. New York
- Warren, C. R. y M. A. Adams. 2004. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. Trends in plant science 9(6):270-274. doi: 10.1016/j.tplants.2004.04.004 PMID: 15165557
- Westoby, M. y I. J. Wright. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. Trends in Ecology and Evolution 21(5):261-268. doi:10.1016/j.tree.2006.02.004
- Whitford, W. G. 2002. Ecology of Desert Systems. Cambridge University Press. Cambridge.
- Wickens, G. E. 1998. Ecophysiology of economic plants in arid and semi-arid lands. Springer, Berlin.
- Wilson, J. B. 1999. Guilds, Functional Types and Ecological Groups Guilds, functional types and ecological groups. Oikos 86(3):507-522.
- Wink, M. 2003. Evolution of secondary metabolites from an ecological and molecular phylogenetic perspective. Phytochemistry 64:3-19 doi:10.1016/S0031-9422(03)00300-5
- Woodward, F. I. y W. Cramer. 1996. Plant functional types and climatic changes: Introduction. Journal of Vegetation Science 7(3):306-308.

- Wright, I. J., P. B. Reich y M. Westoby. 2001. Strategy-shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high and low rainfall, and high and low nutrient habitats. *Functional Ecology* 15:423-434. doi:10.1046/j.0269-8463.2001.00542.x
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M-L. Navas, Ü. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas y R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827. doi:10.1038/nature02403
- Xu, S. J., X. Y. Fan, L. L. Wang, X. F. Zhang y L. Z. An. 2015. The patterns of nitrogen and phosphorus stoichiometry across communities along altitudinal gradients in Qilian Mountains, China. *Biochemical Systematics and Ecology* 62:58-65.
- Xu, Z., G., Zhou y H. Shimizu, 2010. Plant responses to drought and rewatering. *Plant Signal. Behav.* 5, 649-654. doi: 10.4161/psb.5.6. 11398
- Yamori, W. 2016. Photosynthetic response to fluctuating environments and photoprotective strategies under abiotic stress. *Journal of Plant Research* 129:379-395 doi:10.1007/s10265-016-0816-1
- Yang, H., K. Auerswald, Y. F. Bai y X. G. Han. 2011. Complementarity in water sources among dominant species in typical steppe ecosystems of Inner Mongolia, China. *Plant and Soil* 340:303-313.
- Yang, X., X. Chi, C. Ji, H. Liu, W. Ma, A. Mohhammat, Z. Shi, X. Wang, S. Yu, M. Yue y Z. Tang. 2016) Variations of leaf N and P concentrations in shrubland biomes across northern China: Phylogeny, climate, and soil. *Biogeosciences* 13(15):4429-4438. doi:10.5194/bg-13-4429-2016
- Zhang, X., T. Guan, J. Zhou, W. Cai, N. Gao, H. Du, L. Jiang, L. Lai y Y. Zheng. 2018. Community characteristics and leaf stoichiometric traits of desert ecosystems regulated by precipitation and soil in an arid area of China. *International Journal of Environmental Research and Public Health* 15(1):109. doi:10.3390/ijerph15010109
- Zhong, C., X. Cao, J. Hu, L. Zhu, J. Zhang, J. Huang y Q. Jin. 2017. Nitrogen Metabolism in Adaptation of Photosynthesis to Water Stress in Rice Grown under Different Nitrogen Levels. *Frontiers in Plant Science* 8:1079. doi: 10.3389/fpls.2017.01079
- Zhu, X. Y., S. M., Wang y C. L. Zhang. 2003. Composition and characteristic differences in photosynthetic membranes of two ecotypes of reed (*Phragmites communis* L.) from different habitats. *Photosynthetica* 41(1):97-104.
- Živčák, M., K. Olšovská, P. Slamka, J. Galambošová, V. Rataj, H. B. Shao y M. Brestič. 2014. Application of chlorophyll fluorescence performance indices to assess the wheat photosynthetic functions influenced by nitrogen deficiency. *Plant, Soil and Environment* 60(5):210-215.

APÉNDICE

Tabla 1. Descripción y fórmula de los parámetros de la fluorescencia de la clorofila.

Parámetro	Descripción	Fórmula
Fm	Fluorescencia máxima cuando todos los CR están cerrados	Valor del pico de la curva OJIP
Fv	Fluorescencia variable, variable de la fluorescencia cuando todos los procesos no fotoquímicos son mínimos.	Fm-Fo
Fv/Fm	Eficiencia cuántica del PSII, capacidad cuántica del PSII en hojas adaptadas a oscuridad.	Fv/ Fm
PI _{abs}	Índice de funcionamiento de la actividad fotoquímica basado en la absorción	$[1-(F_o/F_m)]/(M_o/V_j)$ $[(F_m/F_o)/F_o].[(1-V_3)/V_3]$
PI _{tot}	Índice de funcionamiento total de la actividad fotoquímica	PI _{abs} .[(1-V _i)/(V _j)]
ABS/CS	Flujo de fotones absorbidos por pigmentos de la antena	Fo ^{oscuridad}
TR ₀ /CS	Flujo de fotones atrapados que son transferidos al CR que convertirá en energía redox Q _a a Q _a ⁻	$[1-(F_o/F_m)].F_o^{\text{oscuridad}}$
ET ₀ /CS	Flujo de transporte electrónico que conduce la fijación de CO ₂	$[1-(F_o/F_m)].(1-V_j).F_o^{\text{oscuridad}}$
DI ₀ /CS	Flujo de disipación de energía como calor o transferida a sistemas	(ABS/CS)-(TR ₀ /CS)
RC/CS	Centros de reacción por sección transversal	(ABS/CS)/(ABS/RC)

Tabla 2. Descripción de la nomenclatura de atributos funcionales y sus unidades.

Descripción	Atributo	Unidades
Tasa de fotosíntesis con base en área	A_{area}	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Tasa de fotosíntesis con base en masa	A_{mass}	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$
Conductancia estomática	gs	$\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Transpiración	Tr	$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Rendimiento cuántico de la fotosíntesis	ϕ	$\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol fotón}^{-1}$
Punto de compensación de la luz	PLC	$\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Punto de saturación de la luz	PSL	$\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Tasa de respiración oscura	Ro	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Velocidad de carboxilación máxima	V_{cmax25}	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Transporte de electrones	J_{max25}	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Eficiencia en el uso del agua instantánea	EUA_{inst}	$\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol H}_2\text{O}^{-1}$
Eficiencia en el uso del agua intrínseca	$\text{EUA}_{\text{intrins}}$	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$
Eficiencia en el uso del nitrógeno	EUN	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ N s}^{-1}$
Eficiencia en el uso del fósforo	EUP	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ P s}^{-1}$
Carotenos totales	Car tot	mg L^{-1}
Clorofila total	Chl tot	mg L^{-1}
Concentración de clorofila <i>a</i>	Chl <i>a</i>	mg g^{-1}
Concentración de clorofila <i>b</i>	Chl <i>b</i>	mg g^{-1}
Proporción de clorofila <i>a</i> y <i>b</i>	Chl <i>a/b</i>	-
Área foliar específica	AFE	kg m^{-2}
Eficiencia cuántica del PSII	Fv/Fm	-
Índice de funcionamiento por absorción	PI_{abs}	-
Índice de funcionamiento total	PI_{tot}	-
Centros de reacción por absorción	RC/ABS	-
Centros de reacción por área	RC/CS	-
Flujo de fotones absorbidos	ABS/CS	-
Flujo de fotones atrapados	TRo/CS	-
Flujo de fotones disipados	DIo/CS	-
Flujo de transporte de electrones	ETo/CS	-
Concentración de carbono foliar basado en masa	C_{mass}	mg g^{-1}
Concentración de nitrógeno foliar basado en masa	N_{mass}	mg g^{-1}
Concentración de fósforo foliar basado en masa	P_{mass}	mg g^{-1}
Concentración de carbono foliar basado en área	N_{area}	g N m^{-2}
Concentración de fósforo foliar basado en área	P_{area}	g P m^{-2}
Proporción carbono/nitrógeno foliar	C:N	-
Proporción carbono/fósforo	C:P	-
Proporción nitrógeno/fósforo	N:P	-

Tabla 3. Parámetros del flujo de fotones entre las especies de cada sitio. Se presentan media \pm desviación estándar.

	ABS/CS	TRo/CS	ETo/CS	DIo/CS	RC/CS	NPQ	RC/ABS
El Churi	268.3 \pm 45.3 ^A	211.4 \pm 27.7 ^A	144.0 \pm 19.9 ^A	56.9 \pm 22.6 ^A	172.4 \pm 26.3 ^A	0.10 \pm 0.09 ^A	0.66 \pm 0.12 ^A
<i>Encelia farinosa</i>	219.4 \pm 23.1	178.5 \pm 17.3	133.9 \pm 9.3	40.9 \pm 6.5	160.3 \pm 13.5	0.06 \pm 0.04	0.74 \pm 0.08
<i>Eysenhardtia orthocarpa</i>	280.0 \pm 29.4	223.1 \pm 20.7	150.6 \pm 14.6	56.9 \pm 10.1	179.7 \pm 13.6	0.10 \pm 0.02	0.65 \pm 0.08
<i>Fouquieria macdougallii</i>	277.4 \pm 49.3	213.0 \pm 21.2	135.2 \pm 19.7	64.4 \pm 30.0	174.2 \pm 14.6	0.12 \pm 0.11	0.64 \pm 0.10
<i>Ipomoea arborescens</i>	282.4 \pm 32.7	222.4 \pm 13.4	149.9 \pm 11.8	60.0 \pm 23.6	154.6 \pm 28.7	0.10 \pm 0.13	0.56 \pm 0.13
<i>Jatropha cardiophylla</i>	258.0 \pm 32.1	206.1 \pm 22.2	138.2 \pm 26.3	51.9 \pm 17.4	166.7 \pm 21.8	0.09 \pm 0.04	0.65 \pm 0.09
<i>Jatropha cordata</i>	274.0 \pm 37.5	213.1 \pm 23.1	154.6 \pm 22.3	60.9 \pm 28.6	166.9 \pm 27.9	0.19 \pm 0.15	0.62 \pm 0.15
<i>Mimosa laxiflora</i>	291.7 \pm 78.7	225.1 \pm 52.3	159.3 \pm 28.8	66.6 \pm 27.9	188.7 \pm 35.3	0.09 \pm 0.04	0.67 \pm 0.11
<i>Olneya tesota</i>	286.1 \pm 36.8	227.2 \pm 17.8	149.4 \pm 15.7	58.9 \pm 21.8	197.3 \pm 25.0	0.08 \pm 0.06	0.70 \pm 0.11
<i>Prosopis velutina</i>	228.8 \pm 40.8	177.2 \pm 23.5	126.6 \pm 24.2	51.5 \pm 17.9	157.4 \pm 12.7	0.20 \pm 0.07	0.70 \pm 0.10
San Judas	251.2 \pm 51.3 ^B	198.8 \pm 34.9 ^B	137.0 \pm 19.7 ^A	52.3 \pm 18.9 ^A	174.8 \pm 31.6 ^A	0.09 \pm 0.07 ^A	0.71 \pm 0.15 ^B
<i>Calliandra eriophylla</i>	296.3 \pm 30.7	233.0 \pm 21.6	159.4 \pm 7.9	63.3 \pm 13.0	195.2 \pm 20.8	0.14 \pm 0.07	0.66 \pm 0.08
<i>Cercidium microphyllum</i>	202.0 \pm 50.3	155.4 \pm 32.7	114.5 \pm 21.6	46.6 \pm 19.4	113.4 \pm 18.6	0.16 \pm 0.06	0.57 \pm 0.06
<i>Encelia farinosa</i>	226.1 \pm 50.8	179.9 \pm 33.7	128.0 \pm 12.9	46.2 \pm 18.5	183.1 \pm 13.2	0.05 \pm 0.02	0.84 \pm 0.14
<i>Fouquieria diguetii</i>	247.6 \pm 30.3	196.5 \pm 18.5	139.6 \pm 11.3	51.1 \pm 12.4	149.3 \pm 20.8	0.07 \pm 0.01	0.60 \pm 0.04
<i>Jatropha cardiophylla</i>	222.4 \pm 11.1	188.9 \pm 8.3	146.9 \pm 2.8	33.5 \pm 3.2	190.6 \pm 10.9	0.05 \pm 0.02	0.86 \pm 0.06
<i>Larrea tridentata</i>	272.2 \pm 42.8	209.9 \pm 22.7	126.6 \pm 20.8	62.2 \pm 20.4	160.3 \pm 11.5	0.10 \pm 0.07	0.60 \pm 0.07
<i>Mimosa laxiflora</i>	262.3 \pm 33.6	210.7 \pm 18.6	146.1 \pm 23.8	51.6 \pm 13.9	200.1 \pm 27.9	0.11 \pm 0.08	0.78 \pm 0.16
<i>Olneya tesota</i>	331.5 \pm 33.6	251.9 \pm 16.8	149.3 \pm 12.8	79.6 \pm 17.4	194.5 \pm 11.3	0.15 \pm 0.07	0.59 \pm 0.05

Tabla 4. C_{mass} (mg g^{-1}), N_{mass} (mg g^{-1}), P_{mass} (mg g^{-1}), N_{area} (g m^{-2}) y P_{area} (g m^{-2}) en las especies y sitios de estudio. Se presentan media \pm desviación estándar.

Sitio y especie	C_{mass}	N_{mass}	P_{mass}	N_{area}	P_{area}
EC	431.41 \pm 15.4 ^A	30.64 \pm 5.8 ^A	2.03 \pm 0.3 ^A	1.95 \pm 0.65 ^A	0.14 \pm 0.06 ^A
<i>Encelia farinosa</i>	418.70 \pm 8.67	24.83 \pm 4.25	2.32 \pm 0.55	2.43 \pm 0.15	0.25 \pm 0.06
<i>Eysenhardtia orthocarpa</i>	447.28 \pm 6.89	33.88 \pm 3.90	1.88 \pm NA	1.73 \pm 0.21	0.10 \pm NA
<i>Fouquieria macdougalii</i>	435.50 \pm 1.56	22.60 \pm 2.69	1.88 \pm 0.11	1.28 \pm 0.25	0.11 \pm 0.01
<i>Ipomoea arborescens</i>	413.30 \pm 7.46	32.43 \pm 3.61	1.99 \pm 0.28	1.49 \pm 0.27	0.09 \pm 0.02
<i>Jatropha cardiophylla</i>	427.47 \pm 5.42	26.70 \pm 2.95	2.35 \pm 0.21	1.65 \pm 0.30	0.13 \pm 0.03
<i>Jatropha cordata</i>	431.23 \pm 13.44	28.63 \pm 3.32	2.39 \pm NA	1.59 \pm 0.37	0.20 \pm 0.10
<i>Mimosa laxiflora</i>	428.30 \pm 5.07	39.30 \pm 4.65	1.89 \pm NA	2.41 \pm 0.26	0.12 \pm NA
<i>Olneya tesota</i>	430.27 \pm 7.75	31.67 \pm 5.11	1.99 \pm 0.41	2.16 \pm 0.31	0.14 \pm 0.03
<i>Prosopis velutina</i>	480.40 \pm 4.80	34.60 \pm 1.40	1.29 \pm 0.05	4.20 \pm 0.62	0.16 \pm 0.16
SJ	433.77 \pm 12.23 ^A	25.23 \pm 7.9 ^B	1.59 \pm 0.6 ^B	1.95 \pm 0.46 ^A	0.13 \pm 0.05 ^A
<i>Calliandra eriophylla</i>	426.07 \pm 1.08	17.13 \pm 3.29	0.87 \pm 0.15	1.47 \pm 0.27	0.07 \pm 0.01
<i>Cercidium microphyllum</i>	446.67 \pm 2.95	27.93 \pm 2.53	1.41 \pm 0.02	2.70 \pm 0.21	0.14 \pm 0.02
<i>Encelia farinosa</i>	419.00 \pm NA	23.90 \pm 4.10	2.55 \pm 0.80	1.95 \pm 0.17	0.21 \pm 0.05
<i>Fouquieria diguetii</i>	423.25 \pm 2.62	17.50 \pm 1.13	1.08 \pm 0.09	1.59 \pm 0.05	0.10 \pm 0.01
<i>Jatropha cardiophylla</i>	439.93 \pm 4.94	37.67 \pm 4.82	2.17 \pm 0.21	1.97 \pm 0.15	0.11 \pm 0.0
<i>Larrea tridentata</i>	460.35 \pm 4.45	17.20 \pm 2.69	1.44 \pm 0.34	2.25 \pm 0.58	0.19 \pm 0.06
<i>Mimosa laxiflora</i>	427.80 \pm 2.77	31.83 \pm 3.93	1.51 \pm 0.39	1.97 \pm 0.18	0.10 \pm 0.02
<i>Olneya tesota</i>	435.90 \pm 5.05	22.97 \pm 3.96	1.71 \pm 0.44	1.65 \pm 0.42	0.12 \pm 0.02