

UNIVERSIDAD DE SONORA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y TECNOLÓGICAS

TÍTULO DE LA TESIS

CARACTERIZACIÓN DE LA FOTOSÍNTESIS Y ATRIBUTOS FOLIARES DE ESPECIES
DE PLANTAS DE LAS ZONAS ÁRIDAS Y SEMIÁRIDAS DE LA REGIÓN CENTRO DE
SONORA

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

CON ESPECIALIDAD EN:

RECURSOS NATURALES TERRESTRES

PRESENTA:

CÉSAR HINOJO HINOJO

Hermosillo, Sonora

Agosto, 2011.

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

CONTENIDO

LISTA DE TABLAS	iii
LISTA DE FIGURAS	iv
I. RESUMEN	vi
II. INTRODUCCION	1
III. ANTECEDENTES	4
III. 1. El proceso de la fotosíntesis	4
III.2. Curva de respuesta de fotosíntesis neta a la luz	5
III.3. Descripción de las vías fotosintéticas	10
III.3.1 Consecuencias funcionales de las vías fotosintéticas	12
III.4. Medición de la fotosíntesis y otros parámetros relacionados	13
III.4.1. Medición por intercambio gaseoso neto con sistemas portátiles que usan	14
III.4.2. Tipos de sistemas	15
III.4.3. Variabilidad en las mediciones de fotosíntesis	16
III. 5. Fotosíntesis e intercambio gaseoso en especies de zonas áridas: perspectivas tradicionales y estado del conocimiento para especies de México y Sonora	17
III.6. Interrelaciones entre la fotosíntesis y atributos foliares	18
IV. JUSTIFICACIÓN	20
V. HIPÓTESIS	21
VI. OBJETIVOS	22
VI.1. Objetivo general	22
VI.2. Objetivos específicos	22
VII. MATERIALES Y METODOS	23
VII.1. Sitios de estudio	23
VII.2. Caracterización de la fotosíntesis de las especies	24

VII.3. Medición de atributos foliares relacionados a la fotosíntesis	26
VII.4. Otros parámetros medidos	27
VII.5. Relación de atributos ecofisiológicos con los tipos funcionales	27
VIII. RESULTADOS	28
VIII.1. Especies estudiadas	28
VIII.2. Fotosíntesis e intercambio gaseoso de las especies	28
VIII.3. Curvas de respuesta de la fotosíntesis a la luz	34
VIII.4. Atributos de intercambio gaseoso y foliares de los tipos funcionales	37
VIII.5. Interrelaciones entre atributos de intercambio gaseoso y atributos foliares	39
IX. DISCUSIÓN	48
IX.1. Valores de fotosíntesis e intercambio gaseoso en las especies estudiadas	48
IX.2. Las curvas de respuesta a la luz	53
IX.3. Amplitud de los rangos de los atributos medidos y comparación el rango de datos global	55
IX.4. Relaciones entre los atributos estudiados	56
IX.5. Tendencias en los atributos encontradas en los tipos funcionales y su implicación en estrategias de ganancia de carbono e intercambio gaseoso y adaptaciones a la aridez	59
IX.6. Comentarios finales	64
X. CONCLUSIONES	65
XI. LITERATURA CITADA	66

LISTA DE TABLAS

Tabla I: Ubicación geográfica y vegetación de los sitios en los que se muestrearon las especies.	23
Tabla II: Condiciones ambientales promedio observadas durante las mediciones de intercambio gaseoso en campo.	25
Tabla III: Especies estudiadas y sitios donde fueron muestreadas.	29
Tabla IV: Parámetros obtenidos de las curvas de respuesta de la fotosíntesis a la luz para 21 especies.	36
Tabla V: Área foliar específica (AFE), contenido de nitrógeno foliar en base a área (Narea), contenido de nitrógeno foliar en base a masa (Nmasa), capacidad fotosintética en base a área (Aarea), capacidad fotosintética en base a masa (Amasa), conductancia estomática (gs), eficiencia de uso de agua (EUA), eficiencia de uso de nitrógeno (EUN) y relación dióxido de carbono intercelular-dióxido de carbono atmosférico (ci/ca) de los tipos funcionales.	37
Tabla VI: Rangos típicos de fotosíntesis neta en diferentes grupos de plantas.	48
Tabla VII: Rangos típicos de conductancia estomática en diferentes grupos de plantas.	49
Tabla VIII: Rangos típicos de tasas de transpiración en diferentes grupos de plantas.	52
Tabla IX: Valores de eficiencia de uso de agua para especies que habitan en diferentes biomas reportados en la literatura y su comparación con los obtenidos en el presente estudio.	53
Tabla X: Rangos de los atributos funcionales de especies de todo el mundo recopilados en la base de datos TRY (Kattage et al., 2011) comparados con los encontrados en el presente estudio.	56

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Parámetros que se obtienen del análisis de la curva de respuesta de la fotosíntesis a la luz.	6
Figura 2: Curvas de respuesta de la fotosíntesis a la luz en 4 especies.	8
Figura 3: Curvas de respuesta de la fotosíntesis a la luz en especies del Desierto de Sonora.	10
Figura 4: Factores que influyen en las tasas de fotosíntesis de las especies, y hacen que este parámetro sea muy variable.	16
Figura 5: Mapa de la ubicación de los sitios de muestreo en las isoyetas del estado de Sonora	24
Figura 6: Histograma de la capacidad fotosintética en las especies.	30
Figura 7: Histograma de la transpiración en las especies.	30
Figura 8: Histograma de la conductancia estomática en las especies.	31
Figura 9: Histograma de la eficiencia de uso de agua en las especies.	32
Figura 10: Histograma del área foliar específica (AFE) en las especies.	33
Figura 11: Histograma del contenido de nitrógeno foliar específica (AFE) en las especies.	33
Figura 12: Histograma de la eficiencia de uso de nitrógeno (EUN) en las especies.	34
Figura 13: Curvas típicas de la respuesta de la fotosíntesis a la luz para 21 especies obtenidas con el modelo de hipérbola no rectangular.	36
Figura 14: Respuesta a de la fotosíntesis neta a la luz por tipo funcional.	38
Figura 15: Graficas de conductancia estomática contra la capacidad fotosintética de las especies.	40
Figura 16: Relación entre la conductancia estomática y la transpiración en las especies estudiadas.	40
Figura 17: Relación entre la transpiración y la capacidad fotosintética expresada por unidad de área de las especies.	41
Figura 18: Relación entre el área foliar específica y la capacidad fotosintética de las especies.	42

Figura 19: Relación entre el contenido de nitrógeno foliar y la capacidad fotosintética de las especies.	43
Figura 20: Relación entre el área foliar específica y el contenido de nitrógeno foliar.	43
Figura 21: Relación entre la capacidad fotosintética expresada por área (A_{area}) y la expresada por masa (A_{masa}).	44
Figura 22: Relación entre la capacidad fotosintética y la eficiencia de uso de agua.	45
Figura 23: Relación entre la capacidad fotosintética y la eficiencia de uso de nitrógeno.	46
Figura 24: Relación entre la proporción de la concentración de CO_2 intercelular/ CO_2 atmosférico (c_i/c_a) y la eficiencia de uso de agua de las especies.	46
Figura 25: Relación entre el contenido de nitrógeno foliar y la proporción de la concentración de CO_2 intercelular/ CO_2 atmosférico (c_i/c_a) de las especies.	47
Figura 26: Relación entre la conductancia estomática y la proporción de la concentración de CO_2 intercelular/ CO_2 atmosférico (c_i/c_a) de las especies.	47

I. RESUMEN

El conocimiento de los atributos de la fotosíntesis de las especies y las diferencias entre ellas son de gran valor para comprender la sobrevivencia de una especie o un genotipo en un ambiente determinado. A nivel nacional, este conocimiento en especies mexicanas es relativamente pobre, y más aún para especies de zonas áridas y semiáridas. El objetivo del presente estudio es caracterizar la fotosíntesis y características ecofisiológicas de la fotosíntesis a nivel de hoja de especies que habitan en las zonas áridas y semiáridas de la región centro de Sonora para entender las diferentes adaptaciones y estrategias fisiológicas a las condiciones de aridez en las diferentes especies. Para esto, se determinaron los atributos de capacidad fotosintética, tasa de respiración, conductancia estomática, transpiración, rendimiento cuántico, eficiencia de uso de recursos instantánea, área foliar específica y contenido de nitrógeno, así como las relaciones existentes entre estos atributos, en 52 especies, mismas que son las más comúnmente encontradas en los principales tipos de vegetación de la región central de Sonora. Las especies se clasificaron en los tipos funcionales de árboles perennifolios, árboles caducifolios, arbustos perennifolios, arbustos caducifolios, anuales de verano, pastos, herbáceas perennes, trepadoras y helechos. La capacidad fotosintética de las especies se correlaciona positivamente con la conductancia estomática, transpiración, eficiencias de uso de recursos y área foliar específica, pero no con el contenido de nitrógeno foliar, y en algunas de estas relaciones existen diferencias entre los tipos funcionales. Se encontraron tendencias en los valores de los atributos en los diferentes tipos funcionales, aunque algunos presentaron una amplia variación en algunos de sus atributos. Esta variación se interpretó como diferentes estrategias de ganancia de carbono e intercambio gaseoso, ya sea de conservadoras, gastadoras o de uso eficiente de los recursos (agua y nitrógeno). El valor de los rangos de los atributos más representados entre las especies estudiadas pueden considerarse altos. Por otro lado, los datos encontrados para las especies en este estudio abarcan rangos muy amplios en los valores de todos los atributos medidos, incluso representando todo o casi todo el espectro reportado para estos atributos a nivel global, lo cual es un reflejo de la alta diversidad en estrategias ecológicas y funcionamiento de las especies que habitan en las zonas áridas y semiáridas del estado de Sonora, así como la diversidad de nichos que ocupan en los ecosistemas estudiados.

II. INTRODUCCION

El proceso de la fotosíntesis representa casi la única vía de entrada de energía y materia a los ecosistemas de nuestro planeta, y es así como casi toda la vida de la Tierra depende de ella (Salisbury y Ross, 1993). En las plantas, alrededor del 40% de su peso seco corresponde a carbono fijado por fotosíntesis (Lambers et al., 2008). Dado que este es un proceso fundamental en todas las etapas del ciclo vital de las plantas, el conocimiento de los atributos de la fotosíntesis de las especies y las diferencias entre ellas son de gran valor para comprender la sobrevivencia de una especie o un genotipo en un ambiente determinado (Lambers et al., 2008).

A nivel global, la capacidad fotosintética en la hoja tiene fuerte correlación positiva con los atributos de área foliar específica, contenido de nitrógeno foliar, contenido de fósforo foliar y con la respiración; y negativa con el tiempo de vida de la hoja (Wright et al., 2004). Estas correlaciones operan independientemente de la forma de crecimiento, el tipo funcional o el bioma de las especies.

Aunque durante el siglo pasado hubo grandes avances en la comprensión de la fotosíntesis de las especies, y que este proceso ha sido estudiado en especies alrededor de todo el mundo, parece que el conocimiento sobre la fotosíntesis en las especies que habitan en las zonas áridas y semiáridas del mundo, y en particular para las que habitan en México, es aún incompleto.

Se sabe actualmente que aunque las vías fotosintéticas C4 y CAM alcanzan temperaturas óptimas para la fotosíntesis, puntos de saturación de la luz y eficiencias de uso de agua altos, aparentes ventajas fisiológicas ante ambientes áridos y cálidos, la vía fotosintética C3 es la más común en las floras de los desiertos (Smith et al., 1997; Ziegler et al., 1981). Este hecho sugiere que hay otras alternativas ecofisiológicas para que una especie tenga éxito ante estas condiciones. Aunque generalmente se conciben a las especies de zonas áridas y semiáridas como poco productivas y de baja actividad fotosintética, a nivel global las especies que habitan en las zonas con baja precipitación anual y temperatura media anual e irradiancias altas poseen las mayores concentraciones de nitrógeno foliar por área y las mayores capacidades fotosintéticas para una misma área foliar específica (Wright et al., 2005). De hecho, es en los desiertos donde se han encontrado las especies con mayores tasas fotosintéticas del mundo (Ehleringer, 1983; Mooney et al., 1976). Poco se sabe sobre la

diversidad de estrategias y patrones de intercambio gaseoso que utilizan las especies que habitan en estas regiones para su ganancia de carbono y como esta se relaciona con su diversidad funcional.

El Desierto Sonorense presenta algunas peculiaridades con respecto a los demás desiertos, particularmente en cuanto al clima y su flora.

Aunque en las zonas áridas y semiáridas se caracterizan por una baja disponibilidad del agua en el año, impredecibilidad en la precipitación y una alta variabilidad interanual, llegando a existir lugares donde no se presenta precipitación alguna en todo el año o en varios años, en el caso del Desierto Sonorense las temporadas de lluvias se presentan en 2 estaciones principalmente, en verano e invierno (Brito-Castillo et al., 2010). Las lluvias torrenciales monsoonicas de verano ocurren todos los años (Brito-Castillo et al., 2010) contribuyendo aproximadamente entre 60-70% del total anual (Brown, 1994), mientras que las lluvias de invierno son más impredecibles pudiendo ser en algunos años buena o en otros ser nula o casi nula (Brito-Castillo et al., 2010).

En el Desierto sonorense, aunque su diversidad de especies de plantas no es muy alta, posee la mayor diversidad de formas de crecimiento de los desiertos de Norteamérica (Shreve, 1942; Cody, 1991). Debido a la continuidad geográfica, climática y biológica entre el Desierto Sonorense y las comunidades vegetales tropicales muy estacionales del Pacífico mexicano (Rzedowski, 2006) gran parte de la flora de las zonas áridas y semiáridas de Sonora está compuesta por taxa de origen tropical. Igualmente esta región presenta el límite sur de un número importante de especies con afinidad neártica (Castellanos-Villegas et al., 2010). Es debido a esta afinidad florística y a su patrón de precipitación biestacional que muchas especies que aquí habitan son caducifolias o su actividad es muy estacional. Esto quizás haría de las especies que habitan las zonas áridas y semiáridas de Sonora diferentes a las del resto del mundo, sin embargo el conocimiento de las capacidades fotosintéticas de las especies nativas de estas regiones del estado es aún muy limitado (Castellanos-Villegas et al., 2010). Así el Desierto Sonorense pudiera ser un bioma clave para entender las diferentes adaptaciones y/o estrategias fisiológicas relacionadas con la ganancia de carbono e intercambio gaseoso que pueden existir en las especies que habitan zonas áridas y semiáridas.

Los objetivos del presente estudio son caracterizar la ecofisiología de la fotosíntesis a nivel de hoja de especies que habitan en la región central de Sonora, relacionarla con atributos foliares morfo-estructurales y químicos, y su eficiencia en el uso de recursos, tratando así de responder a las preguntas: ¿qué patrones o tendencias existen en la fotosíntesis e intercambio gaseoso de las especies que en esta región habitan?, ¿cómo estas corresponden a adaptaciones a la aridez? y ¿cómo se relacionan los atributos foliares y características ecofisiológicas de la fotosíntesis con la diversidad funcional de su flora?.

III. ANTECEDENTES

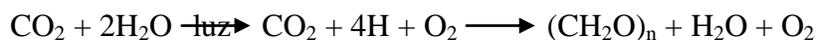
III. 1. El proceso de la fotosíntesis

La fotosíntesis es el proceso por el cual las plantas utilizan los fotones de la luz para formar moléculas orgánicas a partir de la fijación de dióxido de carbono atmosférico. Esta representa la principal entrada de energía libre a la biosfera, y de hecho la mayor parte de la vida que habita en el planeta depende de la actividad fotosintética actual o del pasado (Jones, 1992; Lambers et al., 2008; Salisbury y Ross, 1993).

Para las plantas es importante en casi todo su ciclo vital para su crecimiento y sobrevivencia, tanto que alrededor del 40% de su peso seco consiste en carbono fijado por la fotosíntesis (Lambers et al., 2008). Para los demás organismos es importante principalmente porque de ahí proviene materia y energía que es transferida a través de los diferentes eslabones de la cadena alimenticia.

En las plantas superiores, órganos como las flores, frutos, semillas, tallos, brotes, etc., son capaces de realizar la fotosíntesis. Sin embargo, las hojas son el órgano especializado para llevar a cabo este proceso.

En términos generales, la fotosíntesis se puede describir de la siguiente manera:



donde el dióxido de carbono es reducido hasta formar moléculas de azúcar dentro del cloroplasto a través de varias reacciones, con la consecuente liberación de oxígeno. En este proceso se pueden distinguir 3 etapas (Jones, 1992):

1. Fase luminosa o fotoquímica, donde energía radiante (con longitudes de onda entre 400-700nm) es absorbida por los pigmentos fotosintéticos como las clorofilas, usada para disociar moléculas de agua y los electrones (mediante la cadena de transporte de electrones de la membrana tilacoidal) y protones resultantes son utilizados para generar los compuestos de alta energía ATP y NADPH. Es en esta fase donde se produce oxígeno por esta disociación.

2. Fase oscura o bioquímica, en la cual se llevan a cabo varios pasos para la reducción del CO_2 (ciclo de Calvin) a triosas fosfato o azúcares usando los compuestos producidos en la fase anterior.
3. Suministro de CO_2 , es el paso de este compuesto desde el aire hasta el sitio de reducción dentro del cloroplasto.

Las 3 etapas pueden ser limitadas por varios factores, afectando así la magnitud de la fotosíntesis a realizar (Lambers et al., 2008; Farquhar et al., 1980), entre ellos la apertura estomática y el estado hídrico de la planta, la intensidad del flujo de fotones incidentes fotosintéticamente activos; bioquímicamente por la concentración y actividad de la enzima Ribulosa-Bifosfato Carboxilasa-Oxigenasa (RUBISCO), velocidad de regeneración de la Ribulosa Bifosfato (RUBP), producción de NADPH^+ y ATP, transporte de electrones, etc.

Los estomas son las estructuras que se encargan de regular el intercambio gaseoso entre las hojas y la atmósfera. El dióxido de carbono que pasa a través de los estomas debe llegar al sitio de carboxilación o fijación (generalmente en las células del mesófilo) en fase líquida. Debido a que las células del mesófilo están completamente hidratadas y la superficie de sus paredes se encuentran saturadas, la difusión de vapor de agua hacia la atmósfera a través de los estomas es una consecuencia inevitable de la entrada de CO_2 a la hoja (Mooney, 1972). Así, este hecho representa un dilema evolutivo sobre cómo aumentar la ganancia de carbono evitando una pérdida excesiva de agua, donde las plantas tratan de optimizar este intercambio ante un hábitat o condiciones ambientales determinadas (Mooney, 1972). Esto es particularmente crítico en condiciones de aridez, debido a la gran diferencia que se presenta entre el potencial hídrico del aire y el de la hoja que incrementa las tasas de pérdida de agua.

III.2. Curva de respuesta de fotosíntesis neta a la luz

La respuesta de la fotosíntesis en las hojas a la irradiancia puede conocerse mediante el uso de las curvas de respuesta a la luz (Long y Hallgren, 1988). Estas se construyen a partir de mediciones de la fotosíntesis neta efectuadas a varias irradiancias diferentes o niveles de luz (medidos como el flujo de fotones incidentes de radiación fotosintéticamente activa sobre la hoja), graficando posteriormente a la irradiancia como variable independiente y la fotosíntesis

neta como variable dependiente. La forma típica de gráfica resultante consiste en un incremento lineal inicial de la fotosíntesis a irradiancias menores a $100-150 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ seguido de una disminución continua del incremento de la fotosíntesis con la irradiación hasta que esta se satura de luz y alcanza un valor máximo. A esta forma es a la que se conoce como curva de respuesta de la fotosíntesis a la luz.

Del análisis de la respuesta de la fotosíntesis al flujo de fotones fotosintéticamente activos se pueden obtener varios valores importantes (Figura 1)(ver Long y Hallgren, 1988): a) la respiración oscura es el intercambio gaseoso medido en completa oscuridad, es decir, toda evolución de CO_2 en ausencia de luz; b) el rendimiento cuántico es la pendiente de la parte lineal al inicio de la curva y es una medida de la eficiencia con la que los fotones son utilizados para la fotosíntesis a determinadas condiciones, c) el punto de compensación de la luz es el nivel de luz o fotones fotosintéticamente activos incidentes donde la fotosíntesis iguala a la respiración siendo el intercambio gaseoso neto cero, y d) la capacidad fotosintética es el valor máximo posible de fotosíntesis determinado a irradiancias saturantes o como la asíntota de la curva.

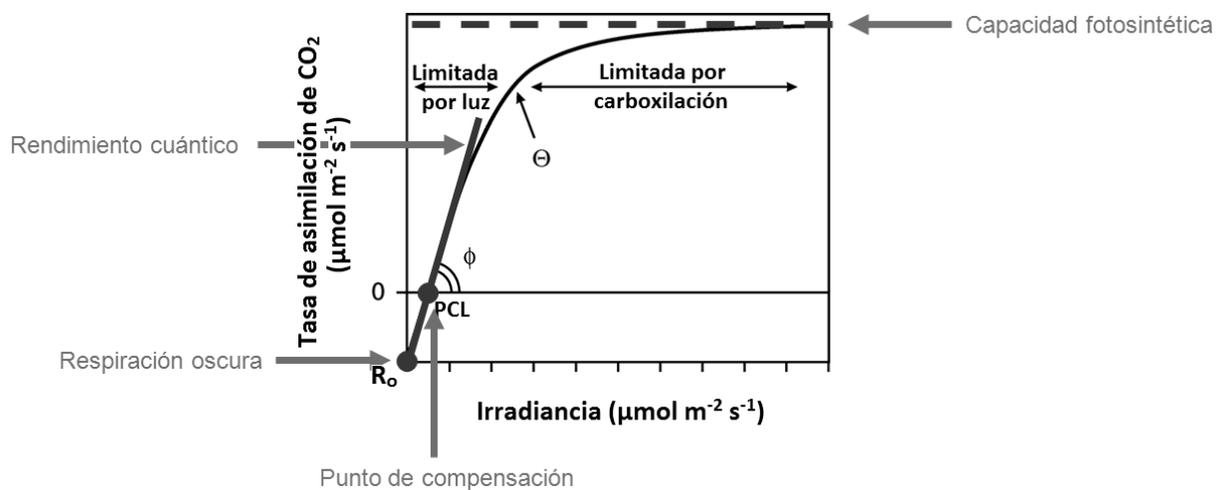


Figura 1: Parámetros que se obtienen del análisis de la curva de respuesta de la fotosíntesis a la luz. Modificado de Lambers et al. (2008).

La tasa de fotosíntesis varía según la intensidad luminosa o el flujo de fotones incidentes fotosintéticamente activos en el tejido, pero a altas intensidades luminosas o alto flujo de

fotones fotosintéticamente activos la fotosíntesis se satura, ya sea porque está limitado por la capacidad de transporte de electrones (misma que limita la regeneración de la RUBP) o por la actividad de la enzima RUBISCO (Farquhar et al., 1980), y alcanza su valor máximo para las condiciones ambientales en las cuales se determine.

La forma de la curva de respuesta a la luz puede ser descrita por una hipérbola no rectangular según la siguiente ecuación (Thornley, 1976):

$$A_n = \frac{\phi I + A_{maxg} - \sqrt{\{(\phi I + A_{maxg})^2 - 4\Theta\phi I A_{maxg}\}}}{2\Theta}$$

donde A_n es la fotosíntesis neta, ϕ es el rendimiento cuántico basado en la luz incidente en la hoja, I es la irradiancia medida como el flujo de fotones de radiación fotosintéticamente activa incidente en la hoja, A_{maxg} es la fotosíntesis gruesa (fotosíntesis neta + respiración en oscuridad) saturada por luz, y Θ es el factor de curvatura (con valores entre 0 y 1).

Diversos autores han encontrado que estos parámetros (capacidad fotosintética, respiración oscura, punto de compensación de la luz y rendimiento cuántico) están relacionados con la adaptación de las especies a las condiciones ambientales en que estas habitan o en las que han crecido (Figura 2) (ver Boardman, 1977 y Lambers et al., 2008). Así, por lo general especies u hojas que crecen en sitios sombreados su fotosíntesis se satura a bajas irradiancias, y su capacidad fotosintética, respiración oscura y punto de compensación a la luz son bajos; mientras que las especies de hábitats soleados u hojas que han crecido donde la intensidad luminosa es muy alta su fotosíntesis se satura a mayores irradiancias, su capacidad fotosintética, respiración oscura y puntos de compensación de la luz son altos.

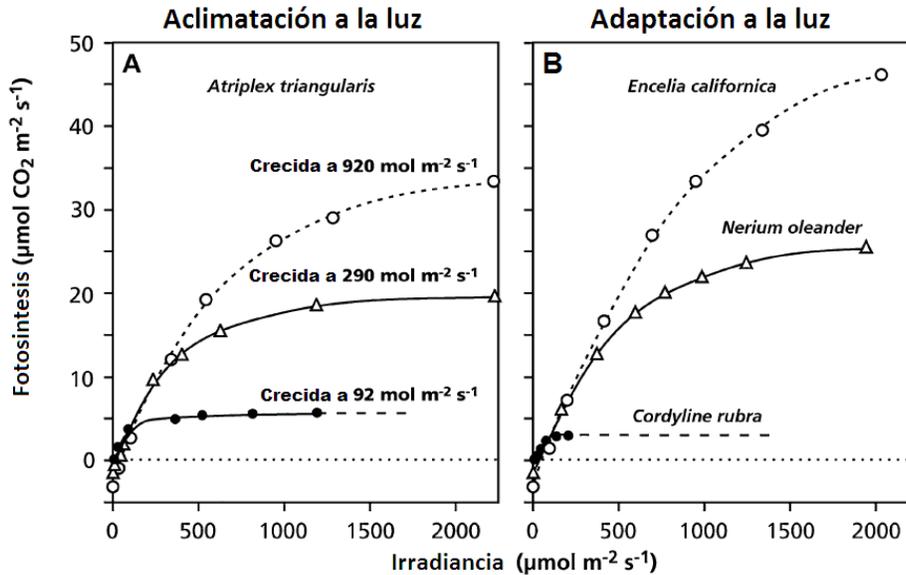


Figura 2: Curvas de respuesta de la fotosíntesis a la luz en 4 especies. A) Curvas obtenidas de plantas crecidas a diferentes intensidades de luz en la especie *Atriplex triangularis*, donde el cambio en la forma de estas curvas se debe a la aclimatación al ambiente lumínico y B) Curvas obtenidas de especies que crecen típicamente en ambientes con alta irradiancia (*Encelia californica*), intermedia (*Nerium oleander*) y baja (*Cordyline rubra*). Obtenida de Björkman (1981).

Estas diferencias en los parámetros obtenidos a partir de la curva de respuesta a la luz son debido a diferencias bioquímicas y estructurales de las hojas (Boardman, 1977; Lambers et al., 2008). La mayor capacidad fotosintética de las especies u hojas que crecen en sitios soleados está asociada a su mayor cantidad de cloroplastos por unidad de área foliar (debido a que presentan un mesófilo más grueso y que tienen más cloroplastos por célula) y de compuestos, como las enzimas del Ciclo de Calvin, que están en un mayor volumen de estroma, y más membranas tilacoidales expuestas al estroma (las cuales contienen a los citocromos b6f y la ATPasa), además de su mayor capacidad fotosintética por unidad de área y clorofila que les permite que la alta irradiancia sea utilizada efectivamente, en comparación con especies u hojas que crecen en la sombra. La mayor respiración oscura de especies de sol es debido a su mayor demanda de energía de respiración para el mantenimiento de su gran cantidad de células y cloroplastos por unidad de área foliar, y por la demanda de ATP asociada al transporte de productos de la fotosíntesis desde la hoja y otros procesos asociados a la alta actividad fotosintética. Las especies de sitios sombreados poseen puntos de compensación a la luz bajos, los cuales les permiten tener una fotosíntesis neta positiva aun a muy bajas

irradiancias. El decremento en la convectividad de la curva con el incremento de la irradiancia de crecimiento se debe a un aumento de la cantidad de clorofila por unidad de área foliar y la medida en que la luz penetra en la hoja (Leverenz, 1987).

Para las plantas que habitan en los desiertos el recurso para la fotosíntesis en mayor abundancia es la energía solar incidente (Smith et al., 1997), por lo cual, se esperarían curvas de respuesta a la luz del tipo de especies o hojas adaptadas a alta intensidad lumínica. Un patrón que se ha reportado es que en algunas especies que habitan en desiertos carecen de saturación verdadera en condiciones sin estrés (Figura 3). Esta ausencia de saturación de la luz se puede deber a una extensión de la parte de la curva limitada por el transporte de electrones hacia intensidades lumínicas relativamente altas (Smith et al., 1997), facilitada por una alta concentración de RUBISCO por unidad de área foliar en relación a la capacidad para el transporte de electrones y regeneración de la RUBP (Mooney et al., 1976). Sin embargo, la ausencia de saturación de la luz es de menos ventaja en aquellas formas de crecimiento que desarrollan doseles densos, con mayor grado de extinción de la luz, o en aquellas que experimentan gran estrés ambiental, las cuales están sometidas a limitantes ambientales que sobrepasan su capacidad para utilizar las altas densidades de flujo fotónico típicas del mediodía (Smith et al., 1997).

Aunque el ambiente lumínico típico de los desiertos es favorable para el mantenimiento de altas tasas fotosintéticas, las temperaturas que comúnmente acompañan a esta condición no lo son, razón por la cual muchas especies llevan a cabo costos extras para reducir la energía luminosa incidente mediante cubiertas en la hoja, movimientos foliares, etc. (Smith et al., 1997; Ehleringer, 1985).

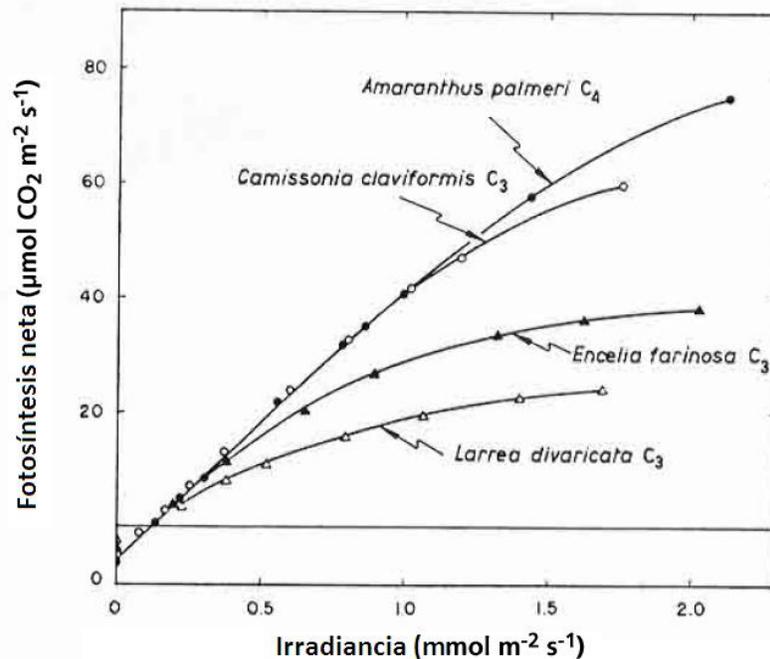


Figura 3: Curvas de respuesta de la fotosíntesis a la luz en especies del Desierto de Sonora. Estas especies carecen de una saturación de la luz verdadera por lo que aun a las máximas irradiancias continúan incrementando su fotosíntesis. Obtenida de Ehleringer, 1985.

III.3. Descripción de las vías fotosintéticas

Existen tres vías fotosintéticas conocidas actualmente. La vía C₃ es la más común y primitiva (Ehleringer y Monson, 1993). En esta vía una molécula de dióxido de carbono se combina con la RuBP (ribulosa- 1,5- bifosfato) en una reacción catalizada por la enzima RUBISCO, lo cual resulta en la formación de dos moléculas de fosfoglicerato (PGA), compuesto de 3 carbonos. Las moléculas de PGA se reducen a triosas fosfato. Este proceso es el Ciclo de Calvin. La RUBISCO además de catalizar la reacción del CO₂, también tiene afinidad por el O₂ la cual resulta en una ruta alterna llamada fotorespiración. La fotorrespiración es menos eficiente que la fijación de CO₂, debido a que la primera requiere 2 moléculas de O₂ para formar 2 moléculas de PGA además de que requiere un mayor gasto energético en comparación con la primera (Farquhar et al., 1980; Wingler et al., 2000). Bajo condiciones atmosféricas normales de 20% O₂, 0.035% CO₂ y a 20°C, dos de cada diez moléculas de RuBP son oxigenadas, proporción que puede aumentar cuando la temperatura o el estrés se incrementan (Lambers et al., 2008; Wingler et al., 2000). Aunque es una forma ineficiente de obtener fotosintatos, la fotorespiración tiene un papel de protección contra la fotooxidación, fotoinhibición y otros

tipos de estrés, además de que provee precursores para otros procesos metabólicos (Kozaki y Takeba, 1996; Wingler et al., 2000).

La vía C_4 es evolutivamente más reciente que la C_3 (Ehleringer y Monson, 1993) y ha surgido de manera independiente al menos 48 veces en las plantas superiores, estando presente en 3 familias de monocotiledóneas y en 16 de dicotiledóneas (Sage, 2004). Esta se caracteriza por que el CO_2 en las células del mesófilo se une con fosfoenolpiruvato (PEP) para formar oxaloacetato, un compuesto de 4 carbonos, en una reacción catalizada por la enzima PEP carboxilasa. El oxaloacetato se difunde de las células del mesófilo hasta unas células que recubren los haces vasculares, comúnmente llamadas células de la vaina del haz, donde este compuesto es descarboxilado y el CO_2 liberado entra al ciclo de Calvin (C_3) normal. La PEP carboxilasa tiene una alta afinidad por el CO_2 y una mayor velocidad máxima de carboxilación que la RUBISCO; como consecuencia la PEP carboxilasa funciona como una bomba que concentra el CO_2 en las células de la vaina del haz, haciendo que la concentración de CO_2 sea muy alta en comparación con las células normales de las plantas C_3 por lo cual la fotorespiración es casi nula (Ehleringer y Monson, 1993).

La vía CAM es bioquímicamente similar a la C_4 . Entre 25 y 30 familias de plantas poseen esta vía, casi todas angiospermas con excepción de algunos helechos (Lambers et al., 2008). La enzima que fija inicialmente el CO_2 es también la PEP carboxilasa, produciendo oxaloacetato, el cual es reducido a malato y almacenado en las grandes vacuolas como ácido málico. La fijación de CO_2 ocurre en su mayoría durante la noche. Durante el día el ácido málico es descarboxilado y el CO_2 liberado entra al ciclo de Calvin, mientras que el PEP resultante es convertido en almidón. El proceso de almacenamiento del ácido málico (acidificación) durante la noche y la descarboxilación diurna (desacidificación) resultan en una fluctuación en el pH de los tejidos, mientras que la formación del PEP, su conversión a almidón y su carboxilación hacen que haya también una fluctuación en la concentración de azúcares. Todas las plantas que utilizan esta vía fotosintética comparten algunos atributos (Lambers et al., 2008): alta actividad de la enzima PEP carboxilasa durante la noche y de una enzima descarboxilasa durante el día, vacuolas grandes en las células con cloroplastos donde se almacenan los ácidos orgánicos, algún grado de succulencia, y apertura estomática durante la noche y cierre durante el día.

III.3.1 Consecuencias funcionales de las vías fotosintéticas

Una consecuencia importante de la vía fotosintética C_3 es que bajo altas temperaturas y condiciones estresantes el desempeño fotosintético puede verse fuertemente afectado por la fotorrespiración. En este sentido las vías fotosintéticas C_4 y CAM poseen características bioquímicas y fisiológicas para hacer frente a este problema, así como a la baja disponibilidad del agua y nutrientes propios de las zonas áridas y semiáridas.

Las vías C_4 y CAM, debido a la alta afinidad de la enzima PEP carboxilasa por el CO_2 , son capaces de mantener la fotorrespiración casi nula, incluso a altas temperaturas (Lambers et al., 2008). Esto tiene efectos importantes en la eficiencia del uso de la luz (Ehleringer y Monson, 1993). Tanto en la vía C_4 como la CAM la fijación de CO_2 tiene costos energéticos adicionales a los del ciclo C_3 , principalmente porque se gastan más moléculas de ATP debido a las reacciones de la formación del malato y la regeneración del PEP; este efecto se ve reflejado en una menor eficiencia del uso de la luz (rendimiento cuántico) por estas vías a temperaturas menores a $30^\circ C$. Sin embargo, a temperaturas por encima de este valor la eficiencia de uso de la luz en las especies con vía C_3 se ve afectada por el incremento en la tasa de fotorrespiración, mientras que la eficiencia de las C_4 se mantiene constante. La fotosíntesis en la vía CAM también se ve afectada por las altas temperaturas por efectos en la cinética de la enzima PEP carboxilasa (Lambers et al., 2008).

Los mecanismos de concentración del CO_2 hacia las células del haz de la vaina propios de la vía fotosintética C_4 permiten una alta eficiencia de uso de agua y de nitrógeno, en comparación con las especies C_3 (Ehleringer y Monson, 1993; Lambers et al., 2008). Por ejemplo, esta concentración del CO_2 les permite tener altas tasas de fotosíntesis sin necesidad de una gran conductancia estomática y así una transpiración relativamente baja resultando en una alta eficiencia de uso de agua, además de una alta capacidad fotosintética aun con bajas concentraciones de RUBISCO (y con ello bajo contenido de nitrógeno foliar) alcanzando así una alta eficiencia en el uso del nitrógeno. La vía fotosintética CAM es la que permite mayor eficiencia en el uso del agua debido a que sus estomas abren durante la noche cuando el gradiente de humedad entre la hoja y la atmósfera es menor (Ehleringer y Monson, 1993).

III.4. Medición de la fotosíntesis y otros parámetros relacionados

La fotosíntesis ha sido medida de diferentes maneras. Entre las principales están los análisis de crecimiento, el uso de marcadores radioactivos para carbono u oxígeno para monitorear la incorporación de estos, y el intercambio de gases neto de CO₂ ó liberación de O₂ (Jones, 1992; Šesták et al., 1971). Cada uno de estos posee sus ventajas y desventajas.

El análisis de crecimiento permite estimar la producción fotosintética neta a largo plazo a partir de mediciones de peso seco de las plantas, dimensiones foliares e índice de área foliar a intervalos de tiempo. La fotosíntesis neta se estima como el incremento de material vegetal por unidad de material asimilatorio (hojas) por unidad de tiempo (Beadle, 1988), sin embargo en estos análisis se le denomina tasa de asimilación neta o tasa foliar unitaria medida en unidades de kg m⁻² tiempo⁻¹. Esta medida incluye perdidas de respiración durante la noche y de partes no fotosintéticas, por lo cual puede no ser equivalente a las mediciones de fotosíntesis medidas por intercambio gaseoso (Jones, 1992). Esta metodología puede ser aplicada a plantas individuales, poblaciones o comunidades, pero debido a que requiere mediciones destructivas es necesario el uso de grupos homogéneos de plantas o parcelas (Beadle, 1988). Las desventajas de este método son que es un método destructivo y que no es apropiado para estimar la fotosíntesis en periodos cortos de tiempo como días, horas, minutos o segundos.

El uso de marcadores radioactivos para estimar la fotosíntesis consiste en encerrar una hoja en una cámara, en donde es expuesta a aire con una concentración conocida de ¹⁴CO₂ durante un tiempo determinado. Al finalizar este periodo el tejido se detiene la actividad del tejido congelándolo inmediatamente y la cantidad de ¹⁴CO₂ incorporado en la hoja se determina con un contador de centelleos (instrumento utilizado para medir la radiación ionizante). Si la hoja es expuesta por un periodo corto, la medición es una aproximación a la fotosíntesis gruesa (tasa de entrada de CO₂ total) realizada por la hoja; a mayores periodos de exposición la medida tiene a ser una aproximación a la fotosíntesis neta (tasa entrada total de CO₂ menos la tasa de pérdida de CO₂ por respiración) debido a que el ¹⁴CO₂ absorbido puede volver a ser liberado (Jones, 1992). Las desventajas de usar este método son que las mediciones pueden no ser muy exactas, siendo solo aproximaciones, principalmente debido a que ¹²CO₂ liberado por

respiración puede diluir las concentraciones de $^{14}\text{CO}_2$ en la cámara y debido al problema que presenta la duración del periodo de exposición (Jones, 1992; Long y Hallgren, 1988).

El intercambio de gases es quizás el método más comúnmente usado en la actualidad. Este puede ser aplicado a diferentes escalas, desde la fotosíntesis de una hoja, en toda la planta, y hasta grandes áreas con vegetación. Para mediciones de la fotosíntesis neta de grandes áreas se utiliza un método micrometeorológico conocido como correlación turbulenta. Para mediciones a menor escala (una sola hoja o una planta) se utilizan métodos que consisten en encerrar la hoja, parte o planta de interés en una cámara con un flujo de aire conocido, donde las diferencias en concentración del gas CO_2 a la entrada y salida de la cámara representan la fotosíntesis neta elaborada, generalmente por segundo. Este es el método usado para las determinaciones en el presente estudio, por lo cual será tratado más ampliamente.

Se han desarrollado otros métodos más modernos para estimar la capacidad fotosintética, que no dependen de mediciones de peso seco o de intercambio gaseoso y presentan menos interferencia por el ambiente, como los que utilizan la fluorescencia de la clorofila (Wang et al., 2007). Sin embargo, las estimaciones de la fotosíntesis usando fluorescencia presentan algunas problemas que hacen que difícilmente estas sustituyan a las mediciones de intercambio gaseoso neto (Maxwell y Johnson, 2000).

III.4.1. Medición por intercambio gaseoso neto con sistemas portátiles que usan analizadores de gases infrarrojos

Los sistemas de medición de fotosíntesis portátiles han sido más ampliamente utilizados desde la década de los 80's, y se han hecho más comunes debido a que ofrecen una alternativa simple para medir la fotosíntesis de manera precisa y confiable (Long y Hallgren, 1988). Estos sistemas básicamente están compuestos de una cámara, que puede ser de diferentes tamaños, desde pequeñas para una sola hoja, hasta grandes para toda una planta, donde se encierra a la planta o la parte de interés; un volumen o flujo de aire, según el diseño; un analizador de gas infrarrojo para determinar las concentraciones de los gases y una computadora que realice los cálculos necesarios y almacene los datos.

III.4.2. Tipos de sistemas

Si bien la principal desventaja de los sistemas portátiles de medición de fotosíntesis es que al quedar el material de interés confinado en una cámara, es inevitable la alteración de su ambiente (Long y Hallgren, 1988), donde el grado de alteración de las condiciones naturales puede variar según el diseño del sistema y control ambiental según la sofisticación del equipo usado, siendo algunos capaces de controlar la temperatura, luz, humedad y concentración de CO_2 y O_2 .

Existen principalmente 3 tipos de sistemas para medir el intercambio gaseoso neto con analizadores de gases infrarrojos: sistemas confinados, semiconfinados y abiertos.

En los confinados, no entra ni sale aire del sistema. Así, el aire pasa de la cámara al analizador, donde se determina la concentración continuamente, y este es recirculado de nuevo hacia la cámara hasta que el intercambio neto llega a cero. La fotosíntesis entonces se determina con el cambio de concentración de CO_2 por tiempo.

Los sistemas semiconfinados o de compensación son una variante de los confinados, con la diferencia de que la disminución de la concentración de CO_2 en la cámara causada por la fotosíntesis es eliminada por una adición de CO_2 equivalente, manteniéndose así siempre constante la concentración de CO_2 en la cámara. Es así como la medición de la fotosíntesis está en un estado de equilibrio dinámico (Long y Hallgren, 1988).

En los sistemas abiertos si hay una entrada de aire del exterior, mismo que pasa por la cámara con un flujo conocido. El analizador de gases determina la concentración de CO_2 y H_2O en el aire, a la entrada y a la salida de la cámara. Así, la fotosíntesis es medida como la diferencia entre estos dos valores por unidad de tiempo. Estos son el tipo de sistemas más modernos y en los que se puede tener el mayor control de las condiciones o una menor manipulación de las condiciones naturales. El equipo usado para las determinaciones en campo de la fotosíntesis en el presente estudio utiliza un sistema de este tipo.

Además de medir la tasa de fotosíntesis, los equipos modernos cuentan con varios sensores que permiten tener un mayor conocimiento de lo que está ocurriendo en la hoja y en la cámara. Generalmente estos pueden determinar la presión atmosférica, concentración de CO_2 del aire, concentración de CO_2 intercelular, humedad del aire, transpiración, conductancia estomática al

agua, temperatura de la hoja, temperatura del aire en la cámara y flujo de fotones incidentes de radiación fotosintéticamente activa en la hoja, principalmente.

III.4.3. Variabilidad en las mediciones de fotosíntesis

Los valores de las mediciones de fotosíntesis en una misma especie pueden ser muy variables. Estos pueden variar dependiendo de factores como el equipo y las técnicas de medición, del tejido y planta usados, de las condiciones ambientales de medición, del ambiente e historia del crecimiento de la planta (Figura 4). Mooney (1983) sugiere que aunque algunas tendencias en la fotosíntesis pueden ser distinguidas a partir de datos obtenidos de la literatura entre las distintas agrupaciones ecológicas de plantas, comparaciones precisas entre estos pueden no ser justificables; y que las mejores comparaciones deben ser hechas entre datos obtenidos por el mismo grupo de investigación usando el mismo protocolo experimental en diferentes especies, más que comparaciones hechas en datos obtenidos por diferentes grupos de investigación en diferentes tipos de plantas.

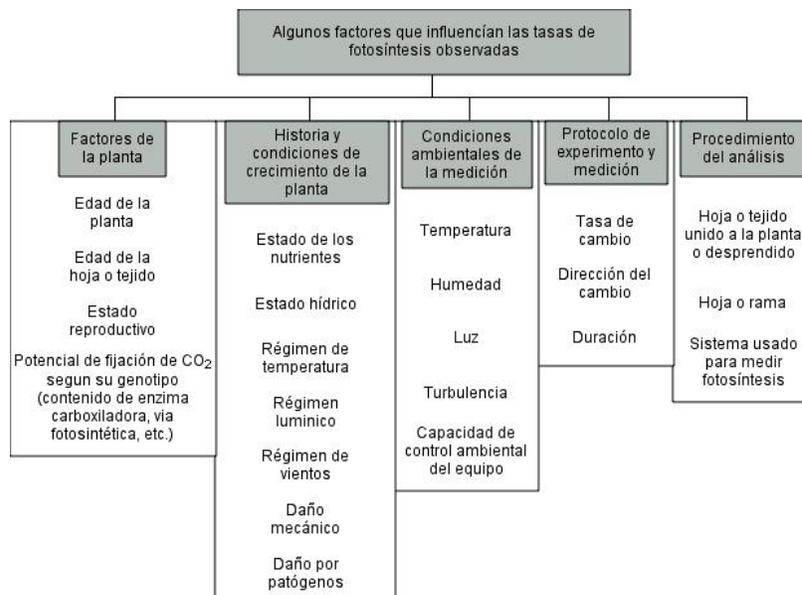


Figura 4: Factores que influyen en las tasas de fotosíntesis de las especies, y hacen que este parámetro sea muy variable. Modificado de Mooney (1983).

III. 5. Fotosíntesis e intercambio gaseoso en especies de zonas áridas: perspectivas tradicionales y estado del conocimiento para especies de México y Sonora

Durante la segunda mitad del siglo pasado hubieron muchos avances en la comprensión de la fotosíntesis de las especies gracias al desarrollo de instrumentos para medir el intercambio gaseoso en las plantas. Numerosos estudios se concentraron en cuantificar los patrones diurnos y estacionales del intercambio gaseoso y las respuestas de la fotosíntesis a diferentes factores ambientales en especies de zonas áridas, principalmente. Esto debido a que se creía que se avanzaría más rápidamente en el entendimiento de la respuesta de las plantas a los factores ambientales estudiando a plantas que crecen en ambientes extremos, más que con el estudio de las plantas que crecen en ambientes moderados (Gates, 1975).

Las xerofitas son especies de plantas que habitan en zonas donde la disponibilidad de agua es baja (ver Seddon, 1974). La mayoría de estas especies se considera que poseen caracteres xeromórficos: están recubiertas con pelos, recubrimientos de cera, con estomas protegidos, cutícula gruesa, esclerófilas, mucilago, hojas ericoides o hojas reducidas a espinas, o con tallos afilos, hojas en posición vertical, cierre de hojas, etc. Tradicionalmente se consideraba que todos estos caracteres eran adaptaciones de las plantas para reducir la pérdida de agua mediante una reducción en la transpiración.

Así, las especies de zonas áridas parecían tener estrategias de conservación del agua. Sin embargo, con el desarrollo de los métodos para medir la transpiración en plantas aparecieron evidencias que indicaban lo contrario, que algunas especies xerófilas presentaban tasas de transpiración mayores comparadas con especies no xerófilas, por lo que el papel de los caracteres xeromórficos en la fisiología de la planta fue cuestionado (detalles de este debate en Seddon, 1974).

Investigaciones tempranas revelaron que las especies de zonas áridas poseen tasas bajas de fotosíntesis, las cuales conforme las condiciones estresantes incrementaban estas tasas se hacían aún menores (p ej. Lange et al., 1975; Strain, 1975). En la actualidad se han reportado especies de zonas áridas con tasas muy altas de fotosíntesis (p ej. Ehleringer y Cook, 1984 para *Encelia farinosa*; Ehleringer, 1983 para *Amaranthus palmeri*).

Tomando esto en cuenta, hoy en día sería incorrecto generalizar a las especies de estas zonas como conservadoras de agua o de bajas tasas fotosintéticas, sino que parece que existen diferentes estrategias en cuanto al intercambio gaseoso en estas especies en su adecuación a la escasez del agua.

A nivel nacional, el conocimiento de las características fotosintéticas de especies mexicanas es relativamente pobre. Castellanos et al. (2010) presentaron una revisión sobre las especies de las zonas áridas y semiáridas del estado de Sonora en las que se ha reportado su tasa de fotosíntesis o conductancia estomática. La lista comprende a 55 especies, que corresponden a una amplia variedad de formas de crecimiento y tipos funcionales, e incluyen a las especies más comunes y ampliamente distribuidas que se encuentran en el Desierto Sonorense. Es evidente que con una flora que asciende a miles de especies, conocimiento de los aspectos ecofisiológicos de la fotosíntesis de especies sonorenses requiere aun de esfuerzos mayores.

III.6. Interrelaciones entre la fotosíntesis y atributos foliares

Wright et al. (2004) reportaron a escala global, para 2,548 especies de 175 sitios que representaban todos los biomas del mundo, una interrelación entre la fotosíntesis y respiración foliar, área foliar específica, contenido foliar de nitrógeno y fósforo, y el tiempo de vida de la hoja. Estas interrelaciones constituyen un espectro universal de la economía de la hoja que consiste en propiedades fisiológicas, químicas y estructurales claves, y ocurren independientemente de la forma de crecimiento, tipo funcional o bioma de las especies.

En este espectro, capacidad fotosintética en la hoja tiene fuerte relación positiva con los atributos de contenido de nitrógeno foliar, contenido de fósforo foliar y con la respiración; y negativa con el tiempo de vida de la hoja y peso foliar específico ($= 1/\text{área foliar específica}$). La generalidad de estas relaciones sugiere que la selección natural erradica las estrategias de inversión en hojas que no son económicamente competitivas de manera similar en las especies de plantas; es decir, existe una compensación evolutiva entre las capacidades fotosintéticas de las hojas, sus costos de construcción y su longevidad (Shipley et al., 2006). Por ejemplo, una hoja con un tiempo de vida muy corto, peso foliar específico alto y con baja capacidad

fotosintética no sería económicamente competitiva debido a que en este corto periodo no alcanzaría a pagar (en recursos o en masa) lo que la planta invirtió en su construcción.

Shipley et al. (2006) señalan que aunque se han encontrado estas tendencias universales entre las especies, estas tienen una gran variación, la cual puede esconder adaptaciones específicas a condiciones ambientales particulares o particularidades de sitios o especies.

IV. JUSTIFICACIÓN

Aunque se presume que existe un amplio conocimiento sobre el intercambio gaseoso y fotosíntesis en especies nativas de zonas áridas y semiáridas, poco se conoce actualmente para especies de plantas que habitan dichas regiones en México. En realidad el conocimiento en este tema procede de información sobre pocas especies muy particulares y se ha generalizado (Smith et al., 1997).

Comúnmente se asume que las especies nativas de zonas áridas y semiáridas poseen bajas capacidades fotosintéticas. Esto no es del todo cierto. De hecho, a nivel global las especies que habitan en las zonas con baja precipitación anual y temperatura media anual e irradiancias altas poseen las mayores concentraciones de nitrógeno foliar por área y las mayores capacidades fotosintéticas para una misma área foliar específica (Wright et al., 2005). Debido a que aproximadamente tres cuartos del nitrógeno total de la hoja forma parte de compuestos relacionados con la actividad fotosintética de las plantas (Field y Mooney, 1986), el contenido de nitrógeno de una hoja se correlaciona con la capacidad fotosintética de las especies a escala global. Por esto, no necesariamente se esperarían bajas capacidades fotosintéticas en estas especies. En la actualidad no existe alguna revisión que trate sobre la fotosíntesis de especies zonas áridas y semiáridas ampliamente.

De igual manera, se asume que las especies de zonas aridas y semiaridas tienden a la esclerófilia. De hecho, tienden a tener baja área foliar específica, así como una menor área foliar específica (mas esclerófilas) para una misma longevidad de la hoja en comparación con especies de ambientes no áridos (Reich et al., 1999; Vendramini et al., 2002; Wright y Westoby, 2002; Wright et al., 2001; Wright et al., 2005).

Tomando en cuenta el conocimiento limitado sobre la fotosíntesis en especies de zonas áridas y semiáridas, así como las particularidades climatológicas y florísticas del Desierto Sonorense, es importante realizar estudios sobre este tema en este que puede ser un bioma clave para entender las diferentes adaptaciones y/o estrategias fisiológicas relacionadas con la ganancia de carbono e intercambio gaseoso que pueden existir en las especies que habitan zonas áridas y semiáridas.

V. HIPÓTESIS

La alta diversidad de formas de crecimiento encontrada en la flora del Desierto Sonorense se presume estará relacionada con su diversidad funcional, lo que debería significar estrategias diferentes en ganancia de carbono. Estas estrategias se verán reflejadas en diferentes tendencias en los atributos foliares como inversión y ganancia de carbono por unidad de área, masa ó nitrógeno foliar y características ecofisiológicas de la fotosíntesis.

VI. OBJETIVOS

VI.1. Objetivo general

Caracterizar la fotosíntesis y características ecofisiológicas de la fotosíntesis a nivel de hoja de especies que habitan en la región centro de Sonora para entender las diferentes adaptaciones fisiológicas a las condiciones de aridez en diferentes especies.

VI.2. Objetivos específicos

Determinar los atributos ecofisiológicos de la capacidad fotosintética, tasa de respiración, conductancia estomática, transpiración, rendimiento cuántico, eficiencia de uso de recursos instantánea, y los atributos foliares de área foliar específica y contenido de nitrógeno de especies que habitan en esta región.

Determinar las relaciones existentes entre los diferentes atributos ecofisiológicos de las especies estudiadas.

Caracterizar las adaptaciones fisiológicas de la fotosíntesis a las condiciones de aridez y estrategias de los tipos funcionales y las especies.

VII. MATERIALES Y METODOS

VII.1. Sitios de estudio

Para contemplar las comunidades vegetales más representativas de la región central de Sonora se seleccionaron 14 localidades, tratando de seguir un gradiente en vegetación y en grado de perturbación (Tabla I). Los muestreos se realizaron en 5 sitios situados entre las isoyetas de 500-600 mm, 5 entre 400-500 mm, 2 entre 300-400 mm y 2 entre 200-300 mm (Figura 5). Estos sitios representan comunidades naturales con vegetación de matorral subtropical, mezquital, matorral desértico micrófilo, sabanas inducidas de zacate buffel y campos abandonados. Estos sitios se ubican cerca de la frontera entre la subdivisión de Las Planicies de Sonora del Desierto Sonorense y la región del matorral espinoso de piedemonte (Shreve y Wiggins, 1964).

Tabla I: Ubicación geográfica y vegetación de los sitios en los que se muestrearon las especies.

Sitio	Latitud	Longitud	Elevacion (msnm)	Tipo de vegetación
A	N 29.023 °	O 111.137 °	149	Campo agrícola abandonado
B	N 28.966 °	O 110.961 °	667	Matorral subtropical
C	N 28.700 °	O 110.540 °	430	Matorral subtropical
D	N 28.710 °	O 110.540 °	402	Sabana inducida de buffel
E	N 29.563 °	O 111.011 °	452	Mezquital perturbado
F	N 29.684 °	O 110.145 °	553	Mezquital perturbado
G	N 29.559 °	O 110.123 °	513	Mezquital perturbado
H	N 29.474 °	O 110.217 °	489	Matorral subtropical
I	N 29.465 °	O 110.248 °	559	Matorral subtropical
J	N 29.439 °	O 110.315 °	408	Vegetacion riparia
K	N 29.435 °	O 110.334 °	404	Mezquital
L	N 29.346 °	O 110.497 °	372	Matorral micrófilo
M	N 29.327 °	O 110.561 °	326	Vegetacion riparia
N	N 29.240 °	O 110.726 °	294	Mezquital

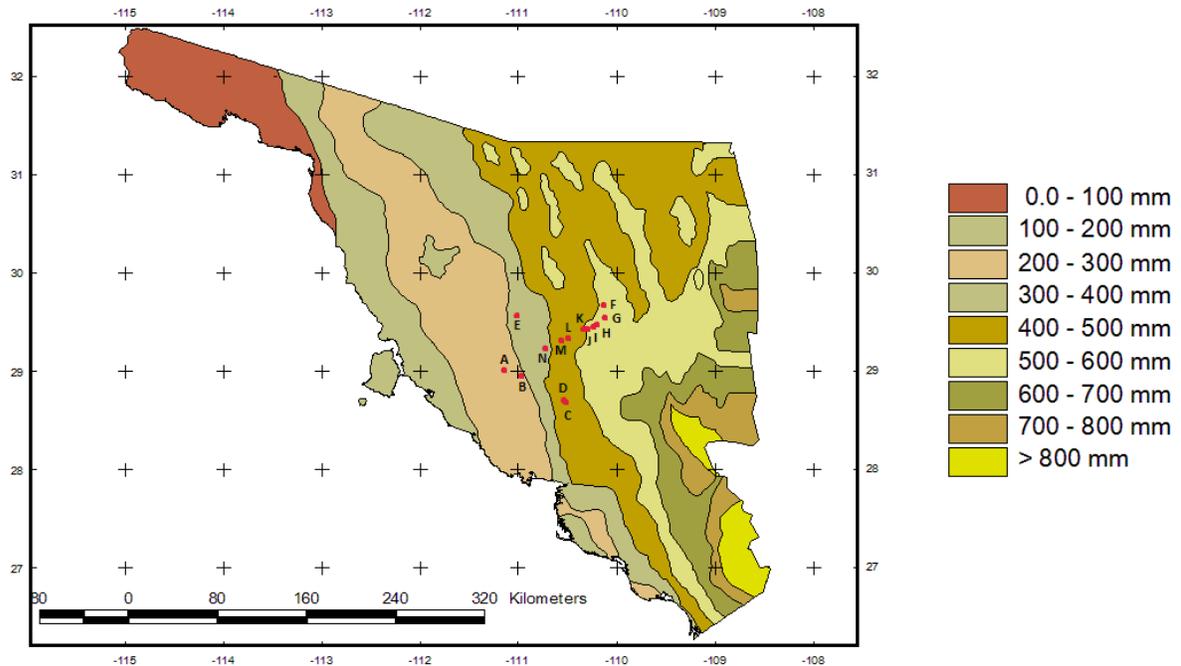


Figura 5: Mapa de la ubicación de los sitios de muestreo en las isoyetas del estado de Sonora.

Dentro de las principales actividades antropogénicas que se han desarrollado en esta región y que han tenido impactos ecológicos importantes en los ecosistemas (Castellanos-Villegas et al., 2010) se encuentran el pastoreo extensivo, desde el siglo XVIII; la cosecha de leña, desde el siglo XX; agricultura de riego, desde 1940; establecimiento de sabanas de buffel para un pastoreo más intensivo, desde 1960; y el establecimiento de UMAs, desde 1990. Estas actividades han impactado los ecosistemas a diferentes escalas, a lo largo del tiempo, lo cual ha creado un mosaico complejo en cuanto a su estructura y funcionamiento (Castellanos-Villegas et al., 2009); es así como los sitios de estudio poseen también diferentes grados de perturbación, lo cual se refleja en su composición de especies, cobertura y condición de la vegetación y del suelo.

VII.2. Caracterización de la fotosíntesis de las especies

Durante el mes de septiembre y la primer mitad de octubre del 2010 se llevaron a cabo muestreos en los 14 sitios para determinar algunos parámetros de la fotosíntesis de las especies que en estos habitan. El periodo de muestreo fue dentro de la temporada de lluvias de verano

con el fin de evitar efectos limitantes del estrés hídrico en la capacidad fotosintética. Sin embargo, no se realizaron mediciones del potencial hídrico en las plantas medidas. Todas las mediciones en campo se realizaron entre 8:00 a. m. y 12:00 p. m.

En cada sitio se determinó en condiciones de campo (Tabla II) la fotosíntesis de hojas a irradiancias altas (generalmente 1500-2000 μmol fotones $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) como medida de la capacidad fotosintética (A_{max}), conductancia estomática al vapor de agua (g_s), transpiración (E), eficiencia de uso de agua (EUA = cantidad de CO_2 fijado por unidad de agua transpirada) y concentración de CO_2 intercelular de las especies más comunes, usando un sistema de fotosíntesis portátil LCI (ADC BioScientific, Inglaterra) provisto con una cámara tipo mediana. Este equipo permite también medir simultáneamente otros parámetros importantes como la temperatura de la hoja (T_h), temperatura del aire en la cámara (T_a), concentración de CO_2 en el aire de la cámara y flujo de fotones fotosintéticamente activos incidente (FFFA). Se midieron al menos 3 plantas por especie, en una hoja por planta, con tres mediciones por hoja, salvo en contadas ocasiones donde no hubo suficientes individuos.

Tabla II: Condiciones ambientales promedio observadas durante las mediciones de intercambio gaseoso en campo. Estas no fueron controladas y representan las condiciones naturales a las que las especies están expuestas en la mañana durante la temporada de lluvias de verano.

Valor	Humedad aire (mBar)	Humedad relativa (%)	DPV (mBar)	Temp. (°C)	CO_2 aire vpm
Mínimo	18.7	20.3	10.7	26.1	326.0
Máximo	35.2	65.5	94.1	49.8	407.0
Media	25.7	36.2	42.4	39.6	357.8
Desv. Est.	3.2	9.0	15.4	4.6	15.2

Cada hoja medida fue colectada en sobres de papel y almacenada en hielo para su transportación. Estas fueron escaneadas individualmente junto con una referencia de 4cm^2 de área. El área real utilizada en las mediciones de fotosíntesis fue determinada usando el software para analizar imágenes ImageJ 1.43u (National Institutes of Health, USA). Este valor fue utilizado para corregir las mediciones de intercambio gaseoso.

A partir de estos datos se calculó la eficiencia de uso de agua (EUA) y de nitrógeno (EUN, ver más abajo para detalles sobre la medición de contenido de nitrógeno) instantáneas para cada medición de A_{max} según la siguiente ecuación:

$$EUA = \frac{A_{max}}{E}$$

$$EUN = \frac{A_{max}}{N_{area}}$$

donde E es la transpiración y N_{area} es el contenido de nitrógeno foliar expresado por unidad de área.

VII.3. Medición de atributos foliares relacionados a la fotosíntesis

Posterior a la medición de área foliar, cada hoja fue secada en un horno (marca Felisa) a $\approx 70^{\circ}\text{C}$ durante 2-7 días. Se determinó el peso seco de cada una hasta el 0.0001g más cercano. El área foliar específica (AFE) se determinó de la siguiente manera:

$$AFE = \frac{\textit{Area foliar}}{\textit{Peso seco foliar}}$$

Además se determinó en estas hojas su contenido de nitrógeno por unidad de área ($N_{\text{área}}$) y por unidad de peso (N_{peso}) por el método de fenato para nitrógeno total de Kjeldahl usando un analizador rápido de fluidos Modelo RFA 300 marca ALPKEM. En términos generales el método consiste en que muestras de hoja previamente secadas y molidas se someten a un tratamiento de digestión, utilizando un equipo modelo Digestor 2020 (marca Tecator), en una solución de ácido sulfúrico para extraer el nitrógeno presente en las muestras en forma de amonio. La solución resultante es procesada en el analizador rápido de fluidos, donde se combina con fenol, el cual le da una cierta tonalidad de color. La cantidad de nitrógeno en las muestras se determina con base en colorimetría realizada por el analizador.

VII.4. Otros parámetros medidos

En algunas especies se exploró la respuesta de la fotosíntesis a la intensidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos, tomando 3 niveles de luz principales: $\approx 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, entre 50 y $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, y a la máxima radiación solar directa encontrada (a saturación: capacidad fotosintética) generalmente entre $1500\text{-}2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Con base en estos datos de fotosíntesis contra el flujo de fotones fotosinteticamente activos incidente se determinó la respiración oscura (R_o) como el valor de fotosíntesis a $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, el rendimiento cuántico (ϕ) como la pendiente de la recta entre los valores de fotosíntesis del primer y segundo nivel de luz, el punto de compensación de la luz (PCL) como la intensidad del flujo de fotones fotosintéticamente activos donde la fotosíntesis neta es 0, y la fotosíntesis en el tercer nivel de luz como el valor de la capacidad fotosintética (A_{max}). Las curvas típicas de las especies se obtuvieron utilizando los valores promedios de R_o , ϕ y A_{max} de las especies en un modelo de hipérbola no rectangular según la siguiente ecuación (Thornley, 1976):

$$A_n = \frac{\phi I + A_{\text{max}g} - \sqrt{\{(\phi I + A_{\text{max}g})^2 - 4\Theta\phi I A_{\text{max}g}\}}}{2\Theta}$$

donde A_n es la fotosíntesis neta, ϕ es el rendimiento cuántico basado en la luz incidente en la hoja, I es la irradiancia medida como el flujo de fotones de radiación fotosintéticamente activa incidente en la hoja, $A_{\text{max}g}$ es la fotosíntesis gruesa (fotosíntesis neta + respiración en oscuridad) saturada por luz, y Θ es el factor de curvatura (con valores entre 0 y 1). El valor de Θ se asumió de 0.95 (Cannell y Thornley, 1998).

VII.5. Relación de atributos ecofisiológicos con los tipos funcionales

Cada especie se clasificó en tipos funcionales según su forma de crecimiento y fenología. Para cada tipo funcional se calculó su valor promedio de los atributos ecofisiológicos (A_{max} , g_s , E , EUA , EUN , AFE , N_{area} y N_{peso}), además de su desviación estándar. Se exploraron las relaciones entre las diferentes combinaciones de los parámetros medidos mediante análisis de regresiones simples, y de correlación de Spearman mediante el software SigmaPlot 11.0 (Systat Software, Inc. 2008). Las pruebas de normalidad y de varianza constante, requeridas para el análisis de regresión simple son realizadas por el mismo programa.

VIII. RESULTADOS

VIII.1. Especies estudiadas

Se muestrearon un total de 52 especies (Tabla III), que representan una amplia variedad de formas de crecimiento, a excepción de plantas con vía fotosintética CAM. Las especies estudiadas son las más comúnmente encontradas en la flora de la región central de Sonora. En la tabla III se enlistan las especies y el sitio donde fueron muestreadas. Las especies *Cucurbita digitata*, *Jatropha cinérea* y *Ricinus communis* fueron muestreadas bajo condiciones de riego.

VIII.2. Fotosíntesis e intercambio gaseoso de las especies

Se obtuvieron datos de fotosíntesis e intercambio gaseoso para 51 especies. Solo la especie *Ipomoea nil* no arrojó datos confiables debido a que las plantas se encontraban en estado de estrés, sin embargo las hojas si se incluyen para el análisis de atributos foliares.

Las capacidades fotosintéticas de las especies muestreadas se encuentran entre 5 y 70 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 6), donde la mayoría de éstas (33 especies o el 63.5%) es mayor que 10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y menor que 30 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, los cuales son valores intermedios. Las menores capacidades fotosintéticas, es decir, las que están por debajo de 10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, corresponden a las especies *Abutilon* sp. (5.80 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), *Cucurbita palmeri* (9.85 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), *Fouquieria macdougalii* (8.14 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), *Jatropha cinerea* (7.6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y *Marsdenia edulis* (7.38 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Las especies con capacidades fotosintéticas excepcionalmente altas, por encima de los 40 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, son *Amaranthus palmeri* (45.65 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), *Bouteloua aristidoides* (50.97 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), *Euphorbia* sp. (69.10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), *Haploppapus* sp. (46.83 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y *Pennisetum ciliare* (45.81 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Tabla III: Especies estudiadas y sitios donde fueron muestreadas. Para información de los sitios ver la tabla I. La nomenclatura utilizada es la misma que utiliza SEINet (<http://swbiodiversity.org/seinet/index.php>).

Especies	Localidades													
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
<i>Abutilon berlandieri</i> A. Gray ex S. Wats				X	X		X							
<i>Abutilon</i> sp.			X											
<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. & Bonpl. Ex Wild.					X	X			X		X			
<i>Acacia occidentalis</i> Rose				X										
<i>Acacia</i> sp.														X
<i>Amaranthus palmeri</i> S. Wats.	X													
<i>Ambrosia cordifolia</i> (A. Gray) W. W. Payne									X					
Asclepiadaceae sp.													X	
Asteraceae sp.							X							
<i>Bouteloua aristidoides</i> (Kunth) Griseb.					X									
<i>Bouteloua cortipendula</i> (Michx.) Torr.												X		
<i>Bouteloua rothrockii</i> Vasey			X	X							X			
<i>Bursera laxiflora</i> S. Watson		X	X					X						
<i>Cardiospermum corindum</i> L.		X			X									
<i>Cathestecum brevifolium</i> Swallen				X										X
<i>Celtis pallida</i> Torr.						X	X							
<i>Cheilanthes pringlei</i> Davenport									X					
<i>Chloris</i> sp.											X			
<i>Coursetia glandulosa</i> A. Gray									X					
<i>Cucurbita digitata</i> A. Gray	X													
<i>Cucurbita palmeri</i> L. H. Bailey	X													
<i>Datura discolor</i> Bernh.													X	
<i>Echinopepon wrightii</i> (A. Gray) S. Wats.										X				
<i>Encelia farinosa</i> A. Gray ex Torr.		X	X											X
<i>Euphorbia</i> sp.					X									
<i>Evolvulus arizonicus</i> A. Gray								X						
<i>Eysenhardtia orthocarpa</i> (A. Gray) S. Wats.			X											
<i>Fouquieria macdougalii</i> Nash		X	X											
<i>Guaiacum coulteri</i> A. Gray								X						
<i>Happlopappus</i> sp.					X									
<i>Iberillea sonora</i> Greene			X								X			
<i>Ipomoea arborescens</i> Sweet			X	X										
<i>Ipomoea cardiophylla</i> A. Gray													X	
<i>Ipomoea nil</i> Roth			X											
<i>Jatropha cardiophylla</i> (Torr.) Muell. -Arg.	X	X	X	X		X								
<i>Jatropha cinerea</i> (Ortega) Muell. -Arg.	X													
<i>Jatropha cordata</i> (Ortega) Muell. -Arg.		X	X					X						
<i>Kallstroemia grandiflora</i> Torr. Ex A. Gray				X										
<i>Lantana camara</i> L.														X
<i>Marsdenia edulis</i> S. Watson										X				
<i>Mimosa distachya</i> Vent.			X	X		X								
<i>Nissolia schottii</i> (Torr.) A. Gray					X			X						
<i>Olneya tesota</i> A. Gray		X	X		X						X	X		
<i>Parkinsonia microphylla</i> Torr.												X		
<i>Parkinsonia preacox</i> (Ruiz & Pav.) J. A. Hawkins						X		X						
<i>Pennisetum ciliare</i> (L.) Link	X			X										
<i>Phaulothamnus spinescens</i> A. Gray							X						X	
<i>Prosopis juliflora</i> var. <i>velutina</i> (Woot.) Sarg.			X		X	X								X
<i>Ricinus communis</i> L.	X													
<i>Ruellia nudiflora</i> (Engelm. & A. Gray) Urban							X		X					
<i>Senna covesii</i> (A. Gray) Irwin & Barneby												X		
<i>Tidestromia lanuginosa</i> (Nutt.) Standl.				X										

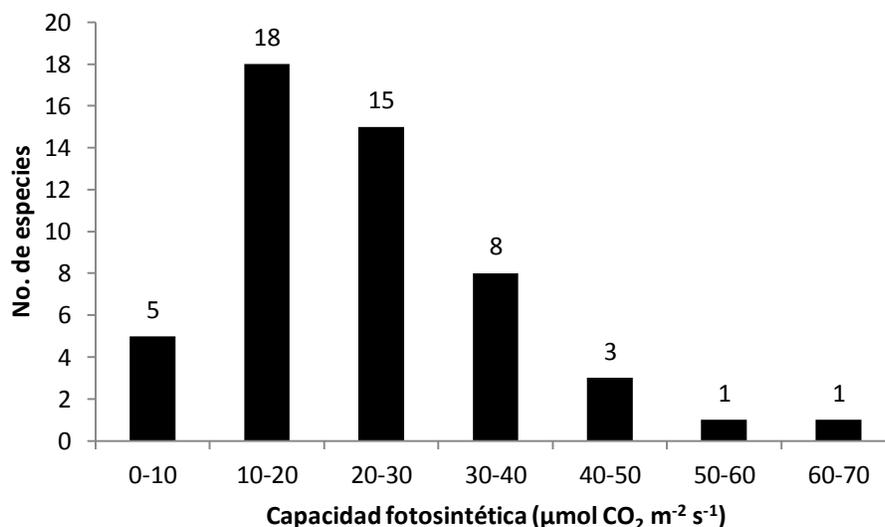


Figura 6: Histograma de la capacidad fotosintética en las especies.

Para las tasas de transpiración, las especies presentaron valores desde 3 hasta alrededor de 27 mmol H₂O m⁻² s⁻¹ y la mayoría de estas (40 especies o 78.4%) transpira entre 5 y 20 mmol H₂O m⁻² s⁻¹ (Figura 7). Las especies que presentaron los valores menores son *Asclepiadaceae* sp., *Abutilon* sp., *Fouquieria macdougalii*, *Ibervillea sonora*, *Guaiacum coulteri* y *Chloris* sp. Las especies que presentaron mayor transpiración fueron *Euphorbia* sp. (27.27 mmol H₂O m⁻² s⁻¹), *Pennisetum ciliare* (23.03 mmol H₂O m⁻² s⁻¹), *Cheilanthes pringlei* (22.64 mmol H₂O m⁻² s⁻¹), *Haploppapus* sp. (22.39 mmol H₂O m⁻² s⁻¹) y *Senna covesii* (20 mmol H₂O m⁻² s⁻¹).

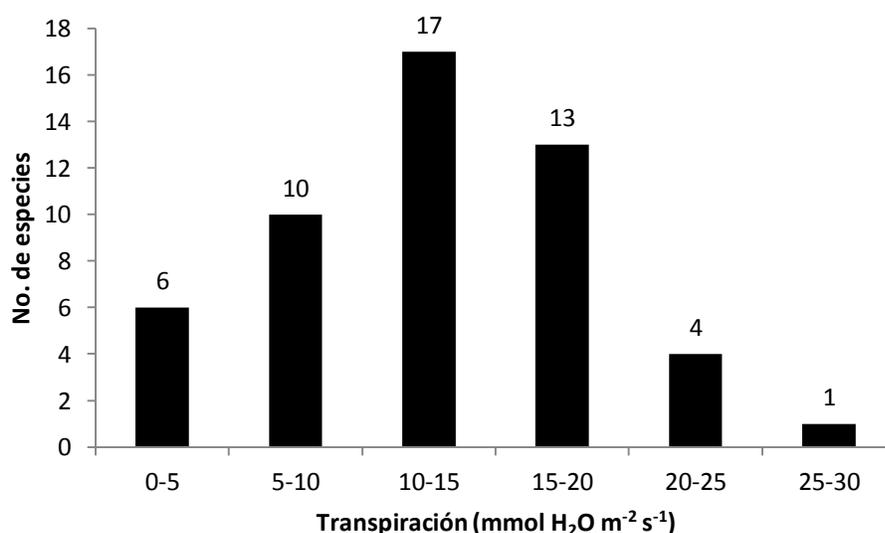


Figura 7: Histograma de la transpiración en las especies.

En cuanto a conductancias estomáticas (g_s), las especies se encuentran desde valores cercanos a 0.1 hasta 1.8 mol H₂O m⁻² s⁻¹ (Figura 8), donde la mayoría (44 especies o el 84.6%) presenta valores menores a 1 mol H₂O m⁻² s⁻¹. Tres de estas especies presentaron valores excepcionalmente bajos, menores a 0.1 mol H₂O m⁻² s⁻¹: *Abutilon* sp., *Fouquieria macdougalii* y *Bouteloua curtipendula*. Solo 7 especies poseen valores mayores a 1 mol H₂O m⁻² s⁻¹: *Amaranthus palmeri* (1.49 mol H₂O m⁻² s⁻¹), *Encelia farinosa* (1.13 mol H₂O m⁻² s⁻¹), *Eysenhardtia orthocarpa* (1.17 mol H₂O m⁻² s⁻¹), *Haploppapus* sp. (1.25 mol H₂O m⁻² s⁻¹), *Ipomoea cardiophylla* (1.61 mol H₂O m⁻² s⁻¹), *Jatropha cordata* (1.21 mol H₂O m⁻² s⁻¹) y *Ricinus communis* (1.73 mol H₂O m⁻² s⁻¹).

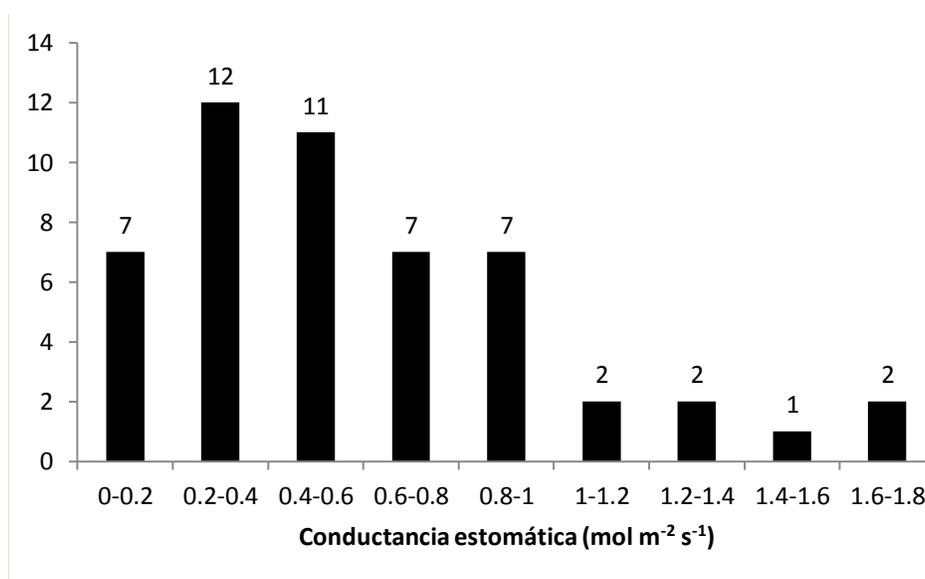


Figura 8: Histograma de la conductancia estomática en las especies.

Tomando en cuenta la fotosíntesis que realizan estas especies por unidad de agua transpirada (Figura 9), es decir, su eficiencia de uso de agua (EUA), la mayoría de las especies (38 especies o el 73.1%) poseen valores entre 1 y 2.5 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$. Solo 3 especies presentan valores bajos de EUA, menores a 1 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$: el helecho *Cheilanthes pringlei* (0.86 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$), *Jatropha cinerea* (0.66 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) y *Marsdenia edulis* (0.95 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$). Especies con valores excepcionalmente altos, mayores a 3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, son: *Asclepiadaceae* sp. (3.12 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$), *Bouteloua aristidoides* (3.52 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$), *Bouteloua curtipendula* (4.17 $\mu\text{mol CO}_2$

mmol⁻¹ H₂O), *Chloris* sp. (5.65 μmol CO₂ mmol⁻¹ H₂O), *Datura discolor* (3.08 μmol CO₂ mmol⁻¹ H₂O) *Ibervillea sonora* (3.58 μmol CO₂ mmol⁻¹ H₂O).

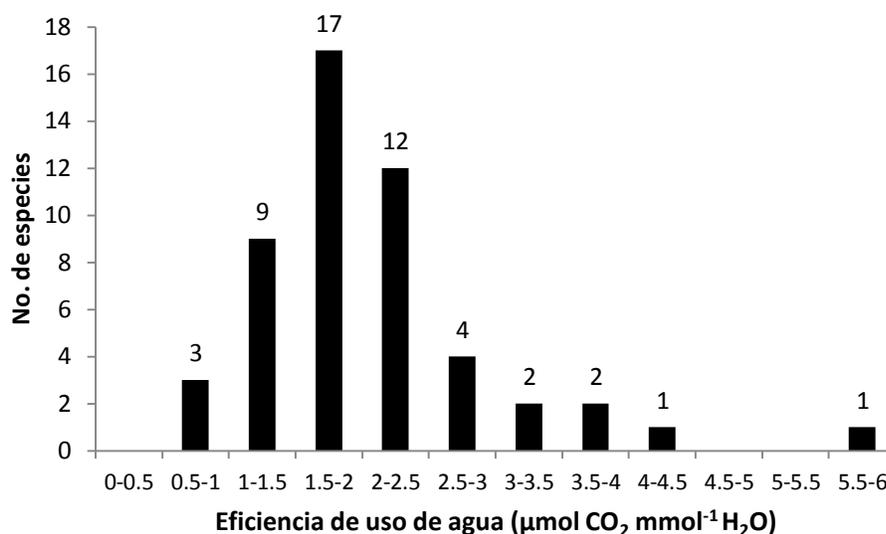


Figura 9: Histograma de la eficiencia de uso de agua en las especies.

Los valores de área foliar específica (AFE) de las especies muestradas se encuentra entre los 6 y 68 m² kg⁻¹ (Figura 10), donde la mayoría (32 especies o el 61.5%) está entre 10 y 20 m² kg⁻¹. Las especies con menor AFE son *Abutilon californicum*, *Celtis pallida*, *Guaiacum coulteri*, *Jatropha cinerea*, *Kallstroemia grandiflora*, *Parkinsonia microphylla* y *Prosopis velutina*, todas con valores menores a 10 m² kg⁻¹. Las especies con valores excepcionalmente altos, mayores a 30 m² kg⁻¹, son *Datura discolor* (36.97 m² kg⁻¹), *Asclepiadaceae* sp. (46.22 m² kg⁻¹), *Echinopepon wrightii* (60.27 m² kg⁻¹) e *Ipomoea cardiophylla* (67.54 m² kg⁻¹); siendo estas últimas 3 especies trepadoras.

El contenido de nitrógeno foliar pudo ser determinado en 48 de las 52 especies estudiadas. El rango de los valores para las especies fue desde 0.25% hasta 5.36%, donde la mayoría (28 especies o el 58.3% del total) posee valores entre 2% y 4% (Figura 11). Las especies con valores menores fueron *Kallstroemia grandiflora* (0.25%), *Euphorbia* sp. (0.38%), *Bouteloua aristoides* (0.44%) y *Evolvulus arizonicus* (0.47%). Las especies con los valores mayores fueron *Amaranthus palmeri* (4.04%), *Bouteloua curtispindula* (4.75%), *Cheilanthes pringlei* (4.58%), *Cucurbita digitata* (5.36%), *Cucurbita palmeri* (4.63%), *Datura discolor* (5.36%),

Echinopepon wrightii (4.49%), *Ipomoea arborescens* (4.16%), *Ipomoea cardiophylla* (4.34%) y *Ricinus communis* (4.84%).

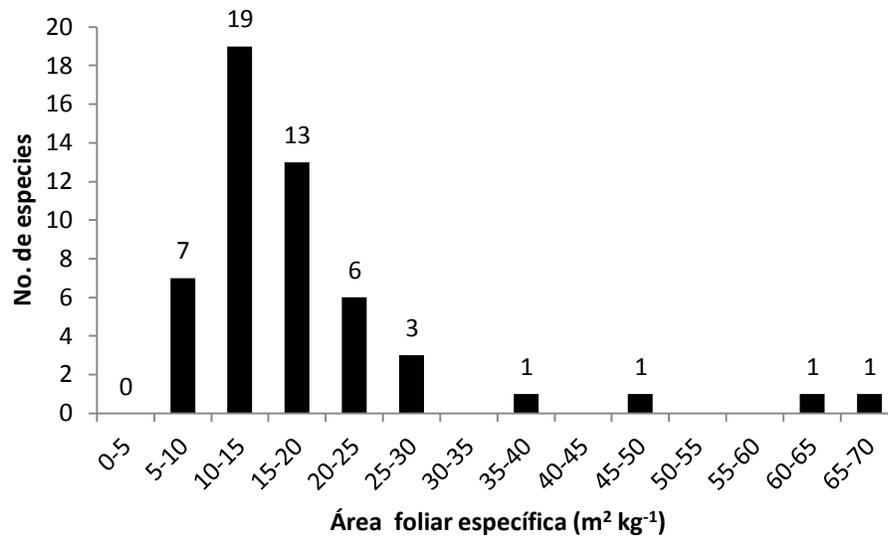


Figura 10: Histograma del área foliar específica (AFE) en las especies.

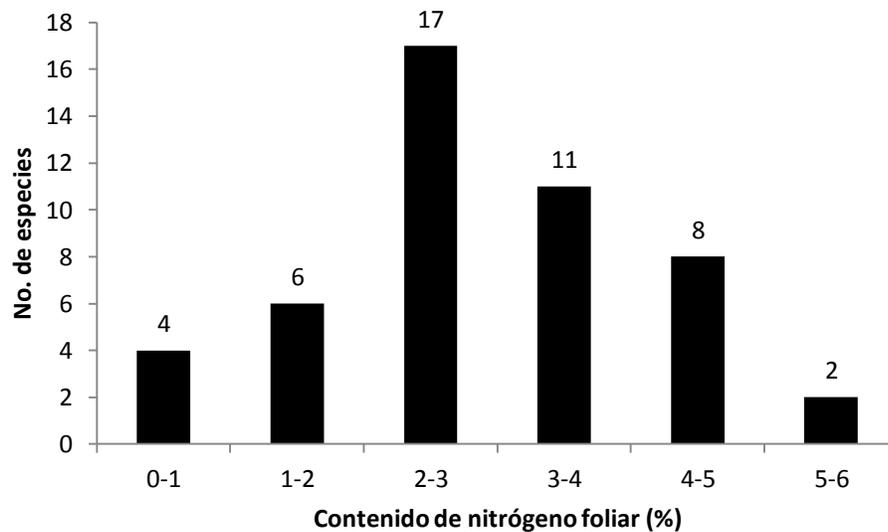


Figura 11: Histograma del contenido de nitrógeno foliar específica (AFE) en las especies.

Se pudo obtener la eficiencia de uso de nitrógeno para 46 de las 52 especies. La gran mayoría de las especies (40 especies o el 86.9% del total) presentó valores menores a $30 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N s}^{-1}$ (Figura 12). Las especies con los menores valores de eficiencia de uso de nitrógeno

fueron *Abutilon* sp. ($3.26 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N s}^{-1}$), *Cucurbita palmeri* ($3.44 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N s}^{-1}$), *Guaiacum coulteri* ($3.95 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N s}^{-1}$) y *Jatropha cinerea* ($2.16 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N s}^{-1}$). Especies con valores mayores a la mayoría de las especies fueron *Bouteloua aristidoides* ($119.81 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N s}^{-1}$), *Euphorbia* sp. ($445.36 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N s}^{-1}$), *Evolvulus arizonicus* ($151.52 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N s}^{-1}$), *Kallstroemia grandiflora* ($125.03 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N s}^{-1}$) y *Pennisetum ciliare* ($59.77 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N s}^{-1}$).

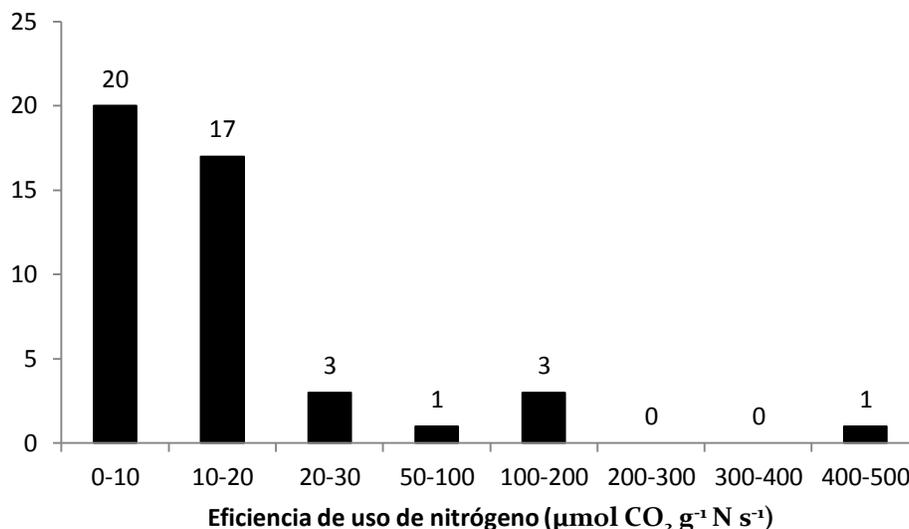


Figura 12: Histograma de la eficiencia de uso de nitrógeno (EUN) en las especies.

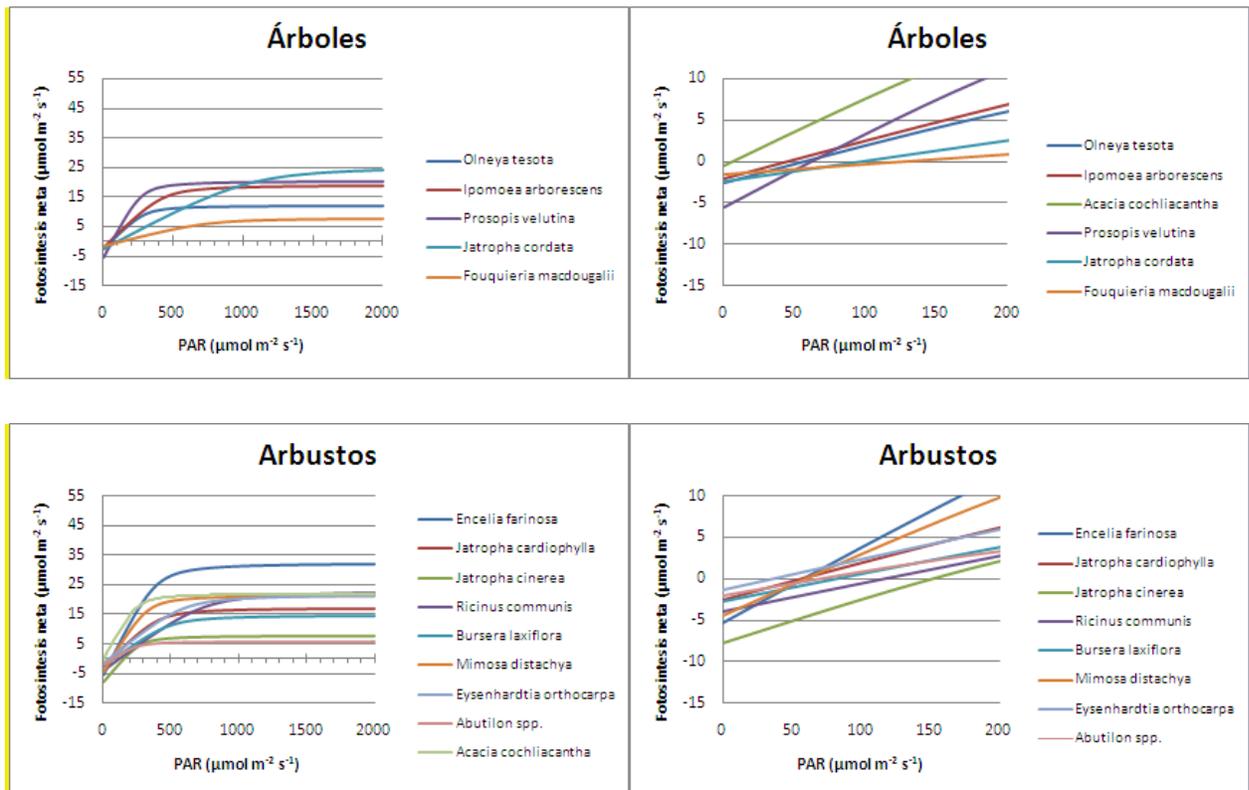
VIII.3. Curvas de respuesta de la fotosíntesis a la luz

Las curvas de respuesta a de la fotosíntesis a la luz fueron estudiadas en 21 de las 52 especies, que corresponden a 5 especies de árboles, 9 de arbustos, 4 de pastos, 1 herbácea anual y 2 trepadoras (Figura 13, Tabla IV). Las curvas fueron obtenidas utilizando la fórmula de una hipérbola no rectangular, según se describió en la metodología.

El rango de valores encontrados para la respiración en la oscuridad (R_o) va desde $0.55 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en *Acacia cochliacantha* hasta $11.07 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en *Cathestecum brevifolium*. Los rendimientos cuánticos de las especies se encontraron entre $0.124 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1}$ fotones en *Fouquieria macdougalii* hasta poco más de 1 en algunos pastos. Los valores del punto de compensación de la luz (PCL) se encontraron desde $6.53 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en *Acacia cochliacantha* hasta $144.76 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en *Jatropha cinerea*.

Especies cuya curva de respuesta a la luz se satura a irradiancias bajas (alrededor de los 300 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$) son *Abutilon* sp., *Acacia cochliacantha*, *Cucurbita palmeri* y *Olneya tesota* con valores R_0 y PCL algo bajos (curva tipo sombra); y *Jatropha cinerea*, *Mimosa distachya* y *Prosopis juliflora* var. *velutina*, con valores de R_0 y PCL de intermedios a altos.

Especies cuya curva de respuesta a la luz se empieza a saturar a irradiancias más altas (alrededor de los 500 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$ o más, curva tipo sol) son *Bursera laxiflora*, *Encelia farinosa*, *Eysenhardtia orthocarpa*, *Ipomoea arborescens*, *Jatropha cardiophylla*, *Jatropha cordata*, *Ricinus communis*, *Amaranthus palmeri*, y los pastos *Bouteloua aristidoides*, *B. rothrockii*, *Cathestecum brevifolium* y *Pennisetum ciliare*. *Cucurbita digitata* y *Fouquieria macdougallii* tienen rendimientos cuánticos bajos, lo cual puede darle una apariencia a su curva de que carece de saturación, pero poseen valores de R_0 algo bajos y PCL altos.



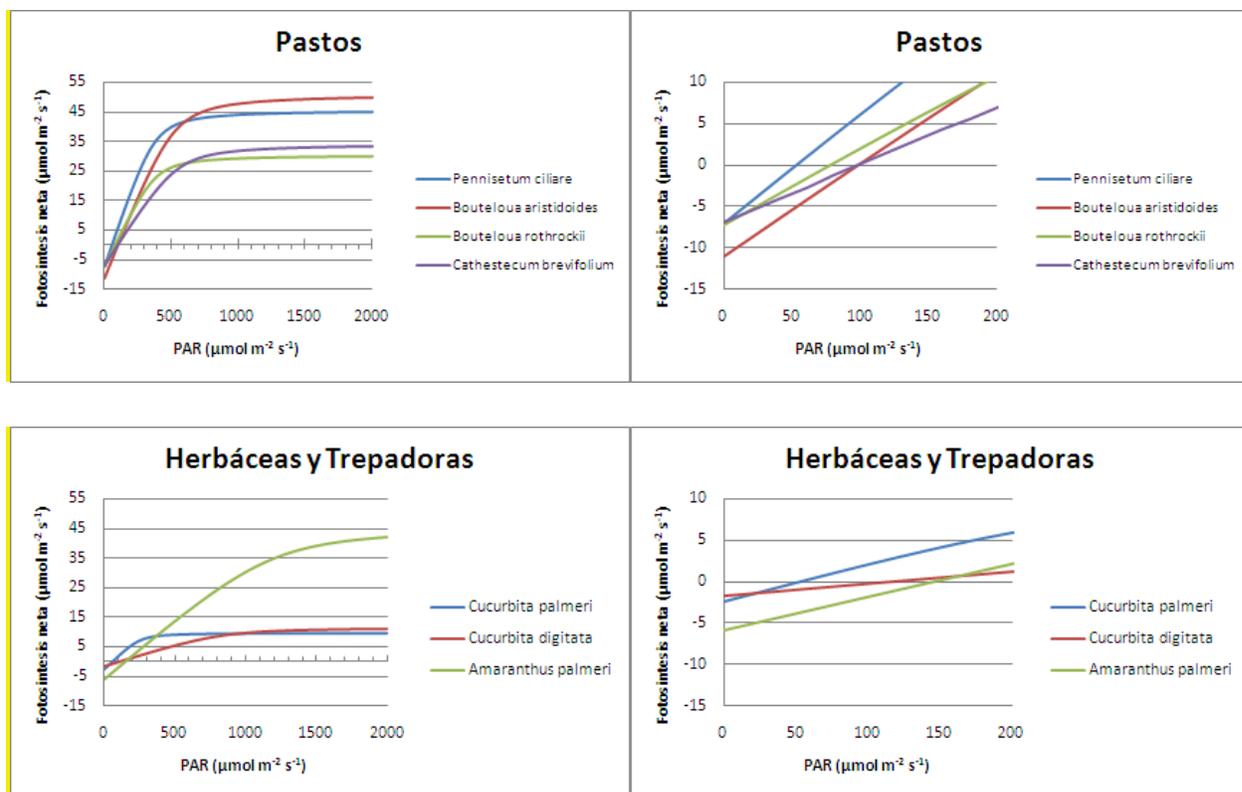


Figura 13: Curvas típicas de la respuesta de la fotosíntesis a la luz para 21 especies obtenidas con el modelo de hipérbola no rectangular.

Tabla IV: Parámetros obtenidos de las curvas de respuesta de la fotosíntesis a la luz para 21 especies.

			R_0	\pm	ϕ	\pm	PCL	Amax	\pm
Árboles	Perennifolios	<i>Olneya tesota</i>	2.59	0.30	0.0467	0.0047	55.48	12.01	4.59
		<i>Prosopis juliflora</i> var. <i>velutina</i>	5.46	0.47	0.0908	0.0060	60.15	20.46	7.29
	Caducifolios	<i>Fouquieria macdougalii</i>	1.58	0.05	0.0124	0.0032	127.10	8.14	0.77
		<i>Ipomoea arborescens</i>	2.01	0.33	0.0465	0.0047	43.15	19.07	0.81
		<i>Jatropha cordata</i>	2.46	0.24	0.0251	0.0071	97.95	25.56	1.71
Arbustivos	Caducifolios	<i>Acacia cochliacantha</i>	0.55	0.59	0.0840	0.0094	6.53	22.08	6.06
		<i>Abutilon</i> sp.	2.12	0.27	0.0297	0.0044	71.41	5.80	0.18
		<i>Bursera laxiflora</i>	2.70	0.77	0.0335	0.0091	80.61	14.72	12.86
		<i>Encelia farinosa</i>	5.29	0.39	0.0918	0.0124	57.61	32.19	12.35
		<i>Eysenhardtia orthocarpa</i>	1.40	0.34	0.0372	0.0058	37.57	21.81	0.37
	Caducifolios	<i>Jatropha cardiophylla</i>	2.51	0.37	0.0452	0.0091	55.66	17.13	4.85
		<i>Jatropha cinerea</i>	7.76	0.27	0.0536	0.0037	144.76	17.13	0.38
		<i>Mimosa distachya</i>	4.50	0.74	0.0755	0.0118	59.65	21.41	5.42
		<i>Ricinus communis</i>	3.89	0.37	0.0339	0.0066	114.78	22.85	0.53
		Pastos	<i>Bouteloua aristoides</i>	11.07	1.39	0.1132	0.0251	97.75	50.97
<i>Bouteloua rothrockii</i>	7.34		0.99	0.0939	0.0190	78.15	30.24	12.29	
<i>Cathestecum brevifolium</i>	6.93		8.12	0.0714	0.3533	97.13	34.25	5.86	
<i>Pennisetum ciliare</i>	7.16		0.61	0.1338	0.0109	53.54	45.81	14.46	
Herbácea anual de verano		<i>Amaranthus palmeri</i>	5.79	0.76	0.0405	0.0188	143.09	45.65	5.30
Trepadoras		<i>Cucurbita palmeri</i>	2.45	0.31	0.0464	0.0062	52.88	9.85	3.25
		<i>Cucurbita digitata</i>	1.65	0.28	0.0147	0.0045	112.61	11.31	4.15

VIII.4. Atributos de intercambio gaseoso y foliares de los tipos funcionales

Las especies se agruparon en según su forma de crecimiento y su fenología en los siguientes tipos funcionales: árboles perennifolios, árboles caducifolios, arbustos perennifolios, arbustos caducifolios, helechos, herbáceas anuales de verano, herbáceas perennes, pastos y trepadoras. Se encontraron algunas tendencias en los atributos de intercambio gaseoso y atributos foliares (Tabla V).

Tabla V: Área foliar específica (AFE), contenido de nitrógeno foliar en base a área (N_{area}), contenido de nitrógeno foliar en base a masa (N_{masa}), capacidad fotosintética en base a área (A_{area}), capacidad fotosintética en base a masa (A_{masa}), conductancia estomática (g_s), eficiencia de uso de agua (EUA), eficiencia de uso de nitrógeno (EUN) y relación dióxido de carbono intercelular-dióxido de carbono atmosférico (c_i/c_a) de los tipos funcionales. Los menores valores están resaltados de azul y los mayores de rojo.

Tipo	Subtipo	AFE (m ² kg ⁻¹)	N _{masa} (%)	N _{area} (g N m ⁻²)	A _{area} (μmol m ⁻² s ⁻¹)	A _{masa} (nmol g ⁻¹ s ⁻¹)	g _s (mol m ⁻² s ⁻¹)	EUA (μmolCO ₂ mmol ⁻¹ H ₂ O)	EUN (μmolCO ₂ g ⁻¹ N)	C _i /C _a
Arboles	Perennifolios (3)	9.14 ± 2.05	2.13 ± 0.61	2.59 ± 1.08	14.42 ± 5.27	129.83 ± 22.88	0.27 ± 0.14	2.09 ± 0.60	5.23 ± 1.25	0.58 ± 0.28
	Caducifolios (6)	15.29 ± 5.16	2.93 ± 0.76	2.03 ± 0.57	20.99 ± 7.28	292.52 ± 117.59	0.60 ± 0.38	1.79 ± 0.47	10.54 ± 3.54	0.67 ± 0.08
Arbustos	Perennifolios (1)	8.43	2.75	3.40	17.79	140.88	0.34	1.38	5.10	0.63
	Caducifolios (16)	12.88 ± 1.96	3.02 ± 0.84	2.59 ± 0.98	21.60 ± 8.64	265.54 ± 110.70	0.65 ± 0.43	1.72 ± 0.48	8.26 ± 4.82	0.67 ± 0.09
	Helechos (1)	14.01	4.58	3.27	19.44	272.38	0.94	0.86	5.94	0.84
Herbáceas	Anuales de verano (6)	18.60 ± 10.53	2.61 ± 2.12	1.75 ± 1.63	38.62 ± 19.64	678.59 ± 534.10	0.81 ± 0.52	2.46 ± 0.43	104.31 ± 172.92	0.52 ± 0.18
	Perennes (3)	20.03 ± 4.94	2.10 ± 1.52	1.13 ± 0.79	22.80 ± 10.22	443.10 ± 229.98	0.62 ± 0.32	1.65 ± 0.31	57.76 ± 80.40	0.69 ± 0.02
	Pastos (6)	18.31 ± 3.71	2.49 ± 1.82	1.31 ± 1.03	35.05 ± 11.26	603.40 ± 143.60	0.33 ± 0.25	3.21 ± 1.64	53.53 ± 48.74	
	Trepadoras (10)	30.86 ± 19.40	3.52 ± 1.24	1.56 ± 0.81	14.83 ± 6.28	451.06 ± 279.52	0.67 ± 0.47	1.84 ± 0.84	13.52 ± 7.26	0.74 ± 0.11

Los árboles y arbustos perennifolios presentan de los valores más bajos de A, g_s y AFE, y valores de EUA algo altos y bajos de c_i/c_a, N_{masa} y EUN. Los árboles y arbustos caducifolios poseen valores intermedios en todos los atributos, con la excepción de que N_{masa} en los arbustos caducifolios es más alto que en los perennifolios.

Los atributos de intercambio gaseoso y foliares solo fueron caracterizados en una especie de helecho: *Cheilanthes pringlei*. Esta posee los valores más bajos de EUA y bajos también de EUN, valores intermedios de AFE y A y altos de N_{masa}, g_s y c_i/c_a.

Las hierbas anuales de verano poseen valores bajos de c_i/c_a y altos de EUA. Aunque los valores de A, g_s, AFE y N presentan bastante variación, A y g_s son siempre altos y AFE intermedios. Las hierbas perennes presentan valores intermedios de AFE, A, g_s y c_i/c_a, y bajos de EUA y N, y altos pero muy variables de EUN.

Los pastos presentan valores bajos de g_s y N , intermedios de AFE, muy altos de A y de EUA. En general, aunque algunos pastos presentan valores bajos de c_i/c_a , en varios de los individuos muestreados de varias especies se presentaron valores negativos de c_i , lo cual resulta en un problema para determinar el valor promedio de c_i/c_a en este tipo funcional.

Las especies de trepadoras, presentan los mayores valores de AFE, y los de EUA y c_i/c_a intermedios. Presentan también aunque valores bajos de A_{area} y N_{area} , su A_{masa} y N_{masa} son algo altos.

En general, la mayoría de los tipos funcionales presentan EUN relativamente bajas (ver discusión), a excepción de que en las anuales de verano, herbáceas perennes y los pastos este atributo fue bastante variable, presentándose especies con valores menores a $30 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N s}^{-1}$) y otras con valores muy altos. Entre el rango bajo de valores, las trepadoras poseen los valores mayores.

La diferencia en la respuesta de la luz y la capacidad fotosintética en los tipos funcionales se ilustra en la Figura 14. Aunque esta respuesta puede ser algo similar entre trepadoras, arboles perennifolios, herbáceas perennes y árboles caducifolios, especies de arbustos, anuales de verano y pastos son capaces de alcanzar una mayor fotosíntesis neta a altas irradiancias.

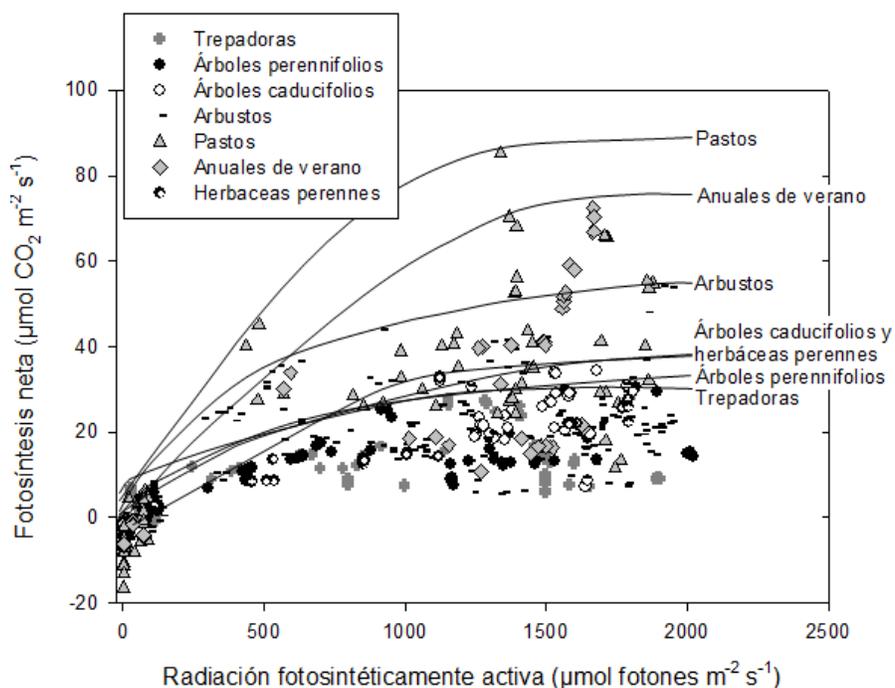


Figura 14: Respuesta a de la fotosíntesis neta a la luz por tipo funcional. Las líneas corresponden a los valores de fotosíntesis neta más altos registrados para cada uno.

VIII.5. Interrelaciones entre atributos de intercambio gaseoso y atributos foliares

Se exploraron las interrelaciones existentes entre atributos de intercambio gaseoso y atributos foliares de las especies para entender más afondo el significado de los valores de los atributos en las especies y en los tipos funcionales.

La conductancia estomática tuvo una correlación positiva significativa con la capacidad fotosintética de las especies, ya sea cuando esta última se expresa en base a área (Figura 15a) o en base a masa (Figura 15b), pero el coeficiente de correlación (correlación de Spearman) es mayor cuando la capacidad fotosintética se expresa por unidad de masa. Al graficar la conductancia estomática contra la capacidad fotosintética expresada por unidad de área (Figura 15a) se observa que algunos tipos funcionales ocupan lugares específicos en el área, donde los arboles perennifolios están solo en el extremo inferior, ósea que las especies poseen bajas conductancias y bajas capacidades fotosintéticas; las trepadoras se encuentran solo a lo largo de toda la parte inferior del área, lo cual indica que aun a conductancias estomáticas altas su capacidad fotosintética es baja. Un número mayor de especies de anuales de verano y pastos se encuentran por encima de cualquier otra especie en el área, es decir que estas tienen una mayor capacidad fotosintética por unidad de conductancia estomática que el resto de las especies; otro grupo de tres especies de anuales de verano conformado por *Amaranthus palmeri*, *Datura discolor* y *Haplopappus* sp. poseen altas conductancias y alta capacidad fotosintética pero su tendencia es comparable con el resto de las especies.

La conductancia estomática tiene también una correlación positiva significativa con la tasa de transpiración de las especies (Figura 16). Así, a mayor conductancia estomática de las especies se esperaría también una mayor pérdida de agua por transpiración.

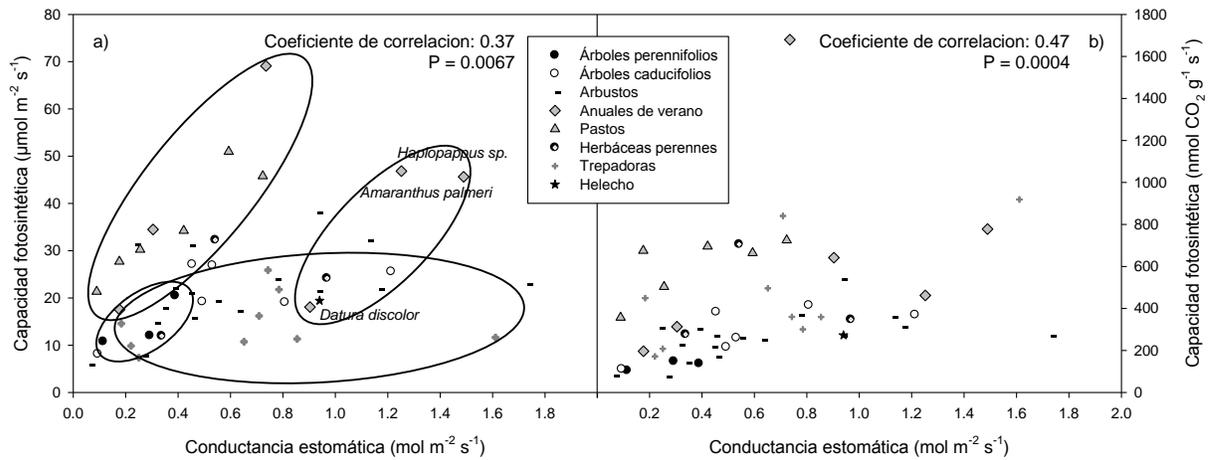


Figura 15: Graficas de conductancia estomática contra la capacidad fotosintética de las especies. En a) la capacidad fotosintética esta expresada por unidad de área, y los elipses indican algunas tendencias interesantes en los datos de los tipos funcionales. En b) la capacidad fotosintética es expresada por unidad de masa.

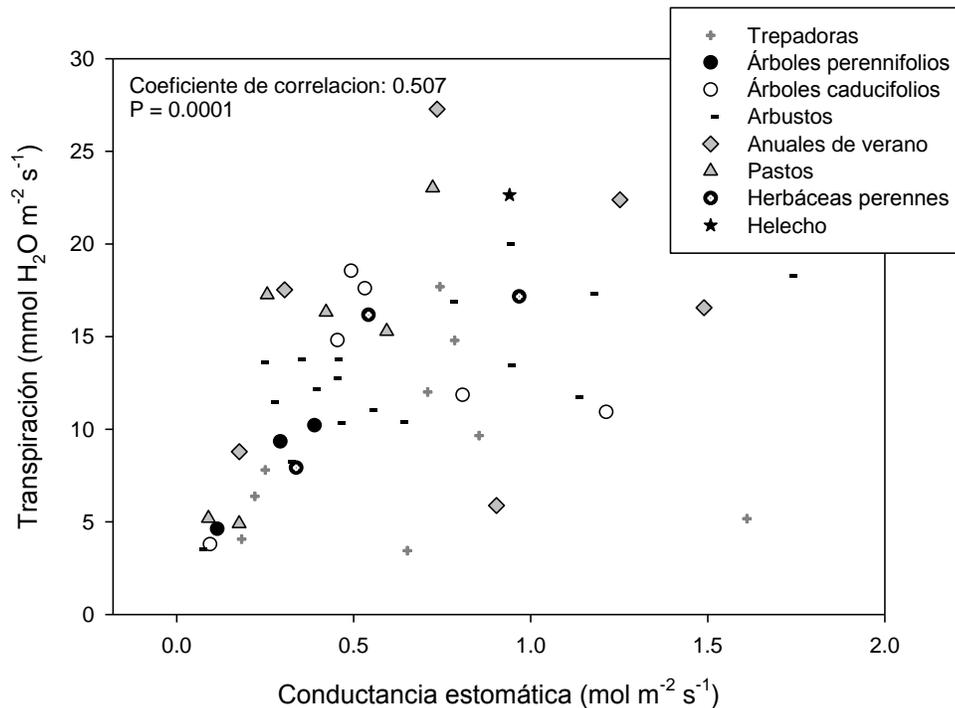


Figura 16: Relación entre la conductancia estomática y la transpiración en las especies estudiadas. El coeficiente de correlación y el valor de P obtenidos por la correlación de Spearman.

La transpiración se correlaciona positivamente con la capacidad fotosintética (Figura 17), lo cual significa que las especies que poseen una alta capacidad fotosintética necesariamente también poseen una alta transpiración. Sin embargo, las especies de anuales de verano y pastos tienden a tener una mayor capacidad fotosintética por unidad de agua transpirada que el resto de las especies, es decir, una mayor eficiencia de uso de agua, lo cual se refleja en diferencias en la correlación entre estos grupos de especies (Figura 17). Las especie de trepadora *Ibervillea sonora*, el árbol caducifolio *Jatropha cordata* y los arbustos caducifolios *Acacia* sp., *Encelia farinosa*, *Phaulothamnus spinescens*, y *Senna covesii* poseen una alta capacidad fotosintética para su valor de transpiración, y alcanzan valores similares a las especies de pastos y anuales de verano. El arbusto caducifolio *Jatropha cinerea* (medido en condiciones de cultivo) y el helecho *Cheilanthes pringlei* aparecen algo por debajo de la tendencia general debido a su baja eficiencia de uso de agua.

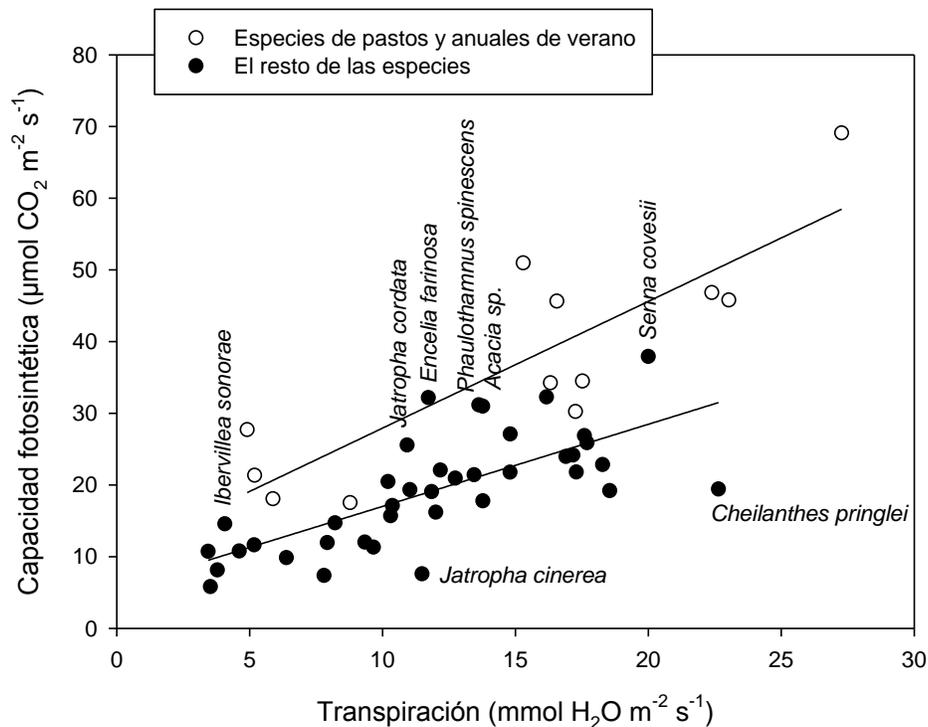


Figura 17: Relación entre la transpiración y la capacidad fotosintética expresada por unidad de área de las especies. La ecuación de la regresión lineal para las especies de pastos y anuales es $A = 10.25 + 1.77E$ ($r = 0.85$, $r^2 = 0.73$, $P = 0.0004$) y para el resto de las especies $A = 5.56 + 1.15E$ ($r = 0.72$, $r^2 = 0.51$, $P < 0.0001$), donde A es la capacidad fotosintética y E es la transpiración. Se señalan especies que no son ni anuales de verano ni pastos pero que poseen una muy alta o muy baja capacidad fotosintética para su valor de transpiración.

No se encontró una correlación significativa entre el área foliar específica y la capacidad fotosintética expresada por unidad de área de las especies (Figura 18a). Sin embargo, la mayoría de las especies de trepadoras ocupa casi toda la parte inferior del área del gráfico lo cual refleja su alta área foliar específica y sus bajas capacidades fotosintéticas. Se encontró una correlación positiva entre el área foliar específica y la capacidad fotosintética expresada por masa en las especies de trepadoras y en el resto de las especies, pero no en las anuales de verano y pastos (Figura 18b). Aun así, las anuales de verano y los pastos poseen siempre las mayores capacidades fotosintéticas para cualquier área foliar específica, mientras que las trepadoras las menores. Resaltan las especies *Acacia* sp., *Encelia farinosa*, *Evolvulus arizonicus*, *Phaulothamnus spinescens* y *Senna covesii* por sus valores que alcanzan a ser comparables con los altos valores que presentan las anuales de verano y los pastos.

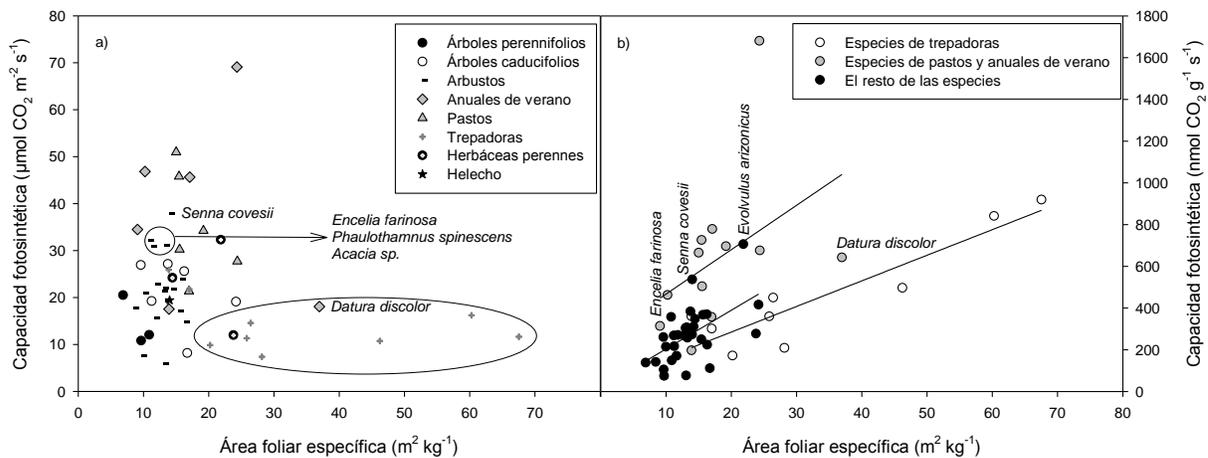


Figura 18: Relación entre el área foliar específica y la capacidad fotosintética de las especies. a) Cuando la capacidad fotosintética es expresada por área no se encontró correlación significativa; se señalan especies con valores comparables a las especies de anuales de verano y pastos o trepadoras. b) Cuando la capacidad fotosintética se expresa por masa se encontraron algunas tendencias: en trepadoras $A=39.35+12.28AFE$ ($r = 0.91$, $r^2 = 0.83$, $P = 0.0007$), en pastos y anuales de verano $A=254.51+21.26AFE$ ($r = 0.43$, $r^2 = 0.18$, $P = 0.1672$), y en el resto de las especies $A=18.69+18.53AFE$ ($r = 0.56$, $r^2 = 0.31$, $P = 0.0013$); donde A es la capacidad fotosintética y AFE es el área foliar específica.

No se encontró correlación significativa entre la capacidad fotosintética y el contenido de nitrógeno foliar, ya sea cuando ambos se expresaron por unidad de área o de masa (Figura 19). Aun así, la gráfica de estos dos atributos nos permiten distinguir algunas especies que están alejadas de la tendencia general de todas las especies, estas son en su mayoría anuales de

verano como *Amaranthus palmeri*, *Datura discolor*, *Euphorbia* sp., *Kallstroemia grandiflora*, y *Haplopappus* sp., pastos como *Bouteloua aristidoides*, *Chloris* sp. y *Pennisetum ciliare*, y la herbácea perenne *Evolvulus arizonicus*.

Existe una correlación significativa entre el área foliar específica y el contenido de nitrógeno foliar, aunque esta es mayor cuando el contenido de nitrógeno foliar se expresa por unidad de área (Figura 20).

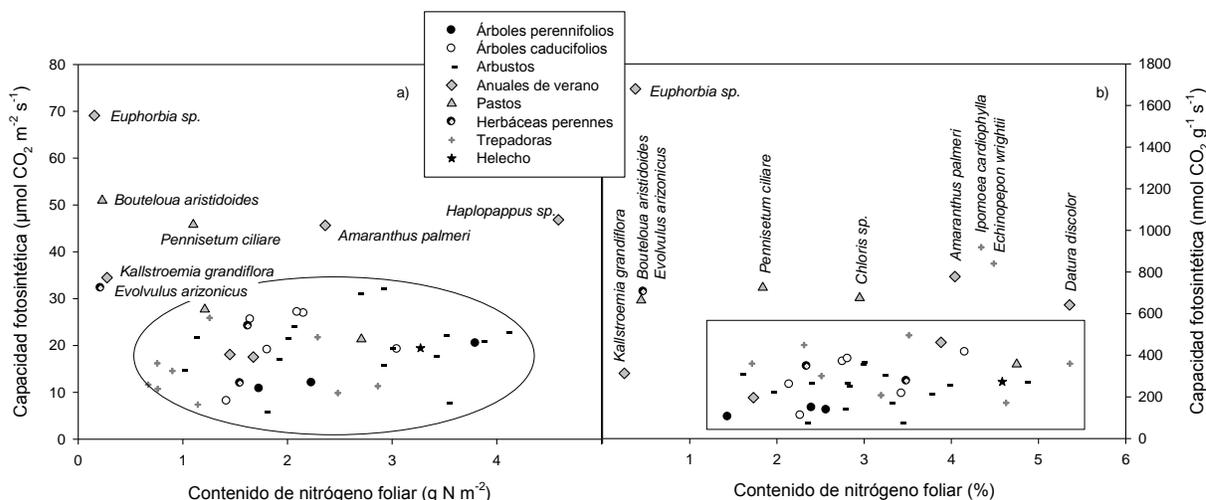


Figura 19: Relación entre el contenido de nitrógeno foliar y la capacidad fotosintética de las especies. No se encontró correlación significativa cuando se expresan los valores por unidad de área en a) o por masa en b), aunque se pueden distinguir especies que quedan se alejan de la tendencia general, que está enmarcada por el elipse y el rectángulo.

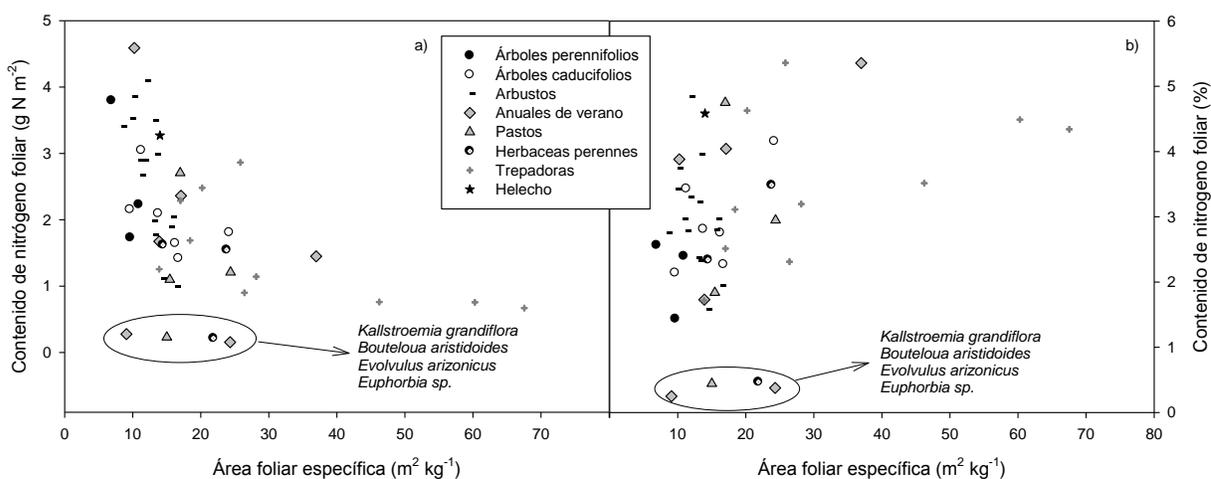


Figura 20: Relación entre el área foliar específica y el contenido de nitrógeno foliar a) expresado por área y b) por masa.

La capacidad fotosintética expresada por área se correlaciona significativamente con la expresada por masa (Figura 21). La mayoría de las especies de trepadoras poseen una alta capacidad fotosintética expresada por masa comparado con el valor de cuando es expresada por área, a excepción de *Cucurbita palmeri*, *Cardiospermum corindum* y *Nissolia schotii*. De manera similar esto ocurre en otras especies como las herbáceas perennes *Evolvulus arizonicus* y *Ruellia nudiflora*, las anuales de verano *Datura discolor* y *Tidestromia lanuginosa*, los pastos *Cathestecum brevifolium* y *Chloris* sp., y el árbol caducifolio *Ipomoea arborescens*.

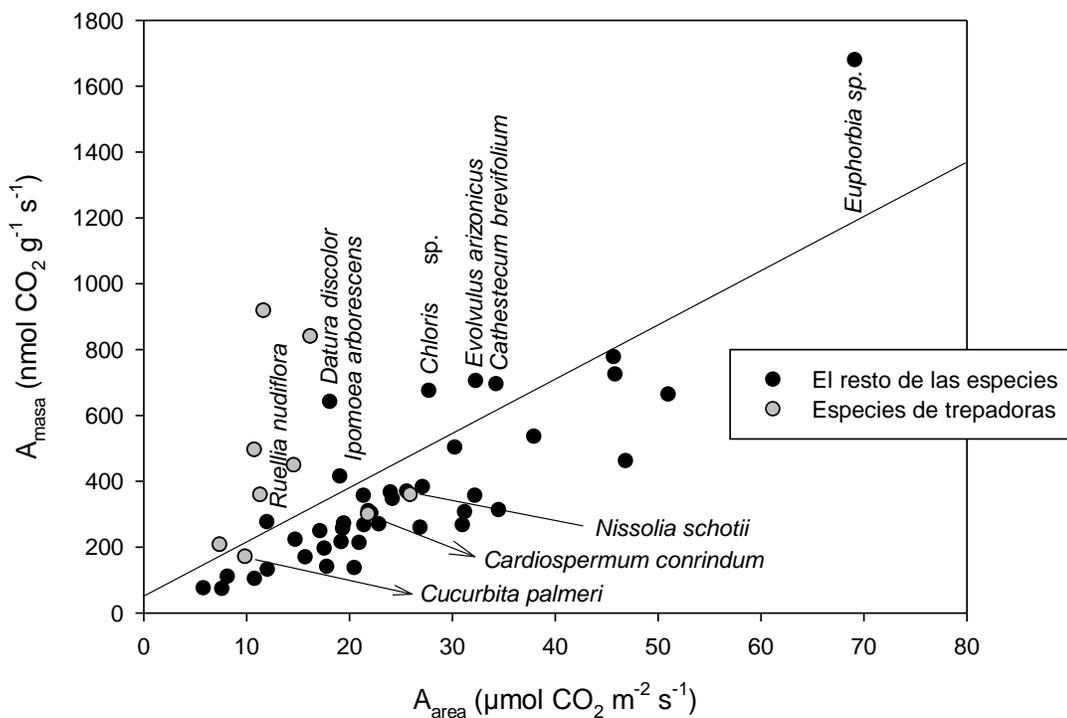


Figura 21: Relación entre la capacidad fotosintética expresada por área (A_{area}) y la expresada por masa (A_{masa}). Existe una correlación positiva significativa entre ambos atributos, con un coeficiente de correlacion (correlacion de Spearman) de 0.59 ($P < 0.0001$). La línea recta en la gráfica representa una separación entre el área del grafico donde se ubica la mayoría de las especies del área donde se ubican especies con alta capacidad fotosintética expresada por masa en comparación a su capacidad fotosintética expresada por área.

La capacidad fotosintética de las especies tiene correlación positiva significativa con la eficiencia de uso de agua (Figura 22) y de nitrógeno (Figura 23). Así, a mayor capacidad fotosintética las especies tienden ser más eficientes en el uso de recursos. El árbol perennifolio

Guaiacum coulteri, la trepadora *Ibervillea sonora*, los pastos *Bouteloua curtipendula* y *Chloris sp.* y la anual de verano *Datura discolor* poseen una alta eficiencia de uso de agua para su capacidad fotosintética, y están algo alejados de la tendencia general del resto de las especies. En cuanto a su eficiencia de uso de nitrógeno, las anuales de verano *Kallstroemia grandiflora* y *Euphorbia sp.*, la herbácea perenne *Evolvulus arizonicus* y los pastos *Bouteloua aristidoides* y *Pennisetum ciliare*, y en menor medida algunas especies de trepadoras, *Eysenhardtia orthocarpa* y *Chloris sp.* resaltan por estar por encima de la tendencia general.

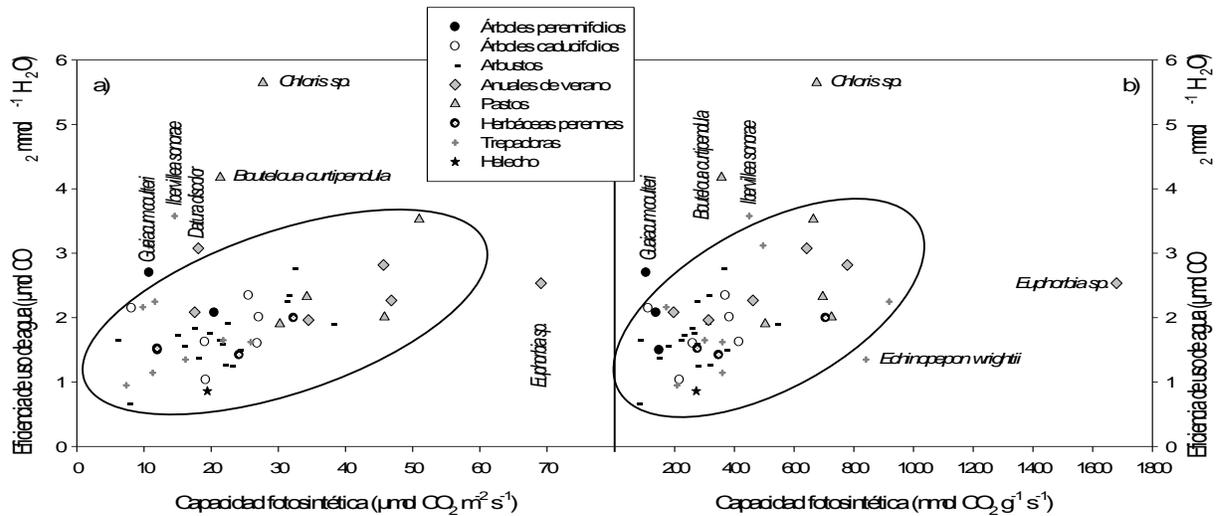


Figura 22: Relación entre la capacidad fotosintética y la eficiencia de uso de agua. En a) la capacidad fotosintética esta expresada por área, con la cual se presenta un coeficiente de correlación de 0.33 ($P = 0.0182$); y en b) es expresada por masa, con un coeficiente de correlación de 0.42 ($P = 0.0025$); ambos determinados por la correlación de Spearman. Las líneas rectas representan la tendencia general de la mayoría de las especies. Se señalan las especies que ocurren fuera de esta tendencia.

La relación de la concentración de CO_2 intercelular/ CO_2 atmosférico (c_i/c_a) de las especies tiene una correlación negativa significativa con la eficiencia de uso de agua (Figura 24), y a su vez el contenido de nitrógeno foliar se correlaciona positivamente con c_i/c_a (Figura 25). Dos tendencias fueron encontradas en la relación conductancia estomática contra c_i/c_a , las cuales pueden corresponder a especies con vía fotosintética C_3 y C_4 (Figura 26).

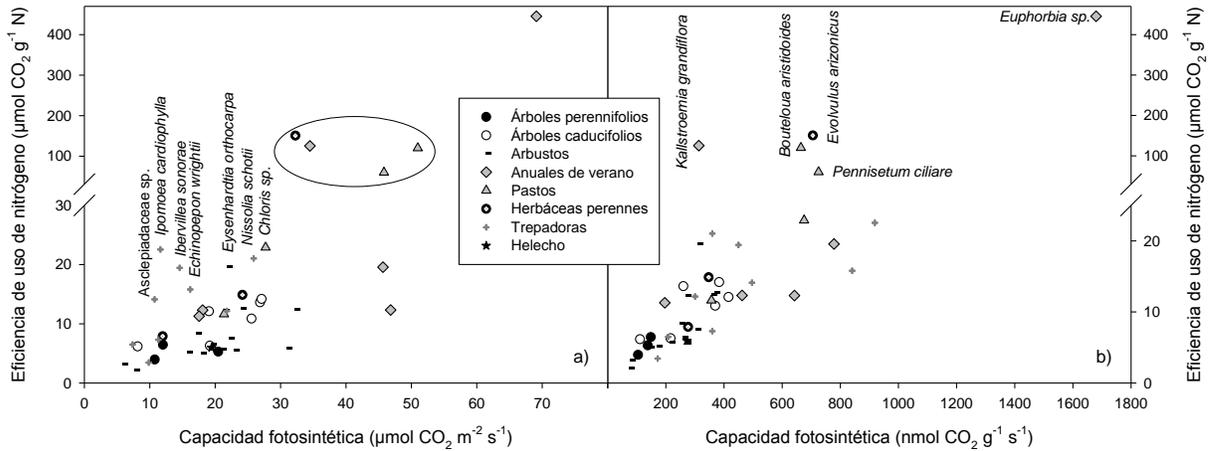


Figura 23: Relación entre la capacidad fotosintética y la eficiencia de uso de nitrógeno. En a) la capacidad fotosintética esta expresada por área, presentando un coeficiente de correlación de 0.61 ($P < 0.0001$); y en b) es expresada por masa, con un coeficiente de correlación de 0.85 ($P < 0.0001$); determinados por correlación de Spearman. Se señalan en especies con valores por encima de la tendencia general. Las especies en el elipse son las mismas señaladas en b).

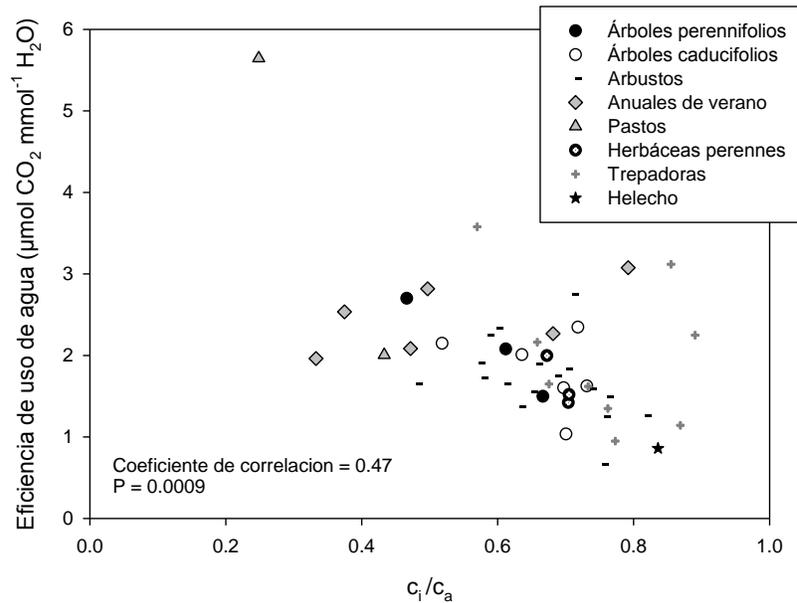


Figura 24: Relación entre la proporción de la concentración de CO_2 intercelular/ CO_2 atmosférico (c_i/c_a) y la eficiencia de uso de agua de las especies.

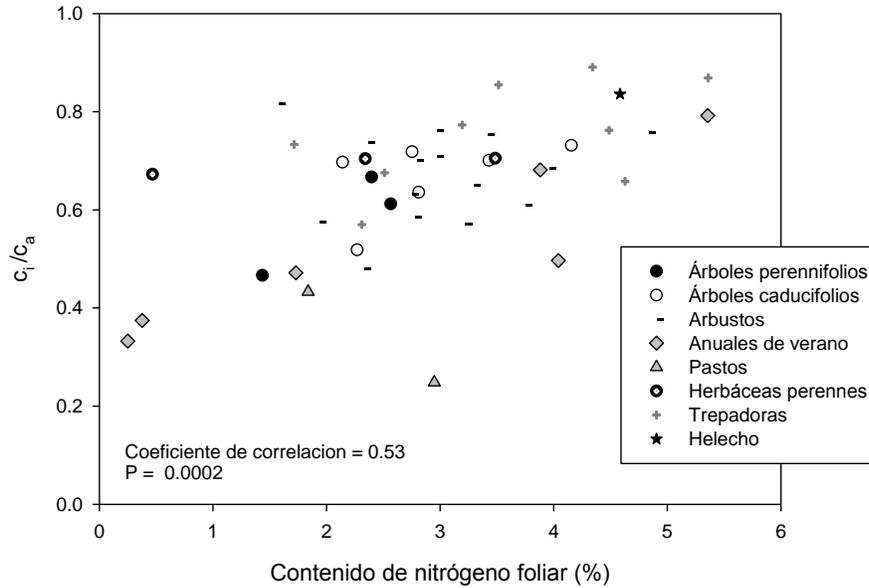


Figura 25: Relación entre el contenido de nitrógeno foliar y la proporción de la concentración de CO₂ intercelular/CO₂ atmosférico (c_i/c_a) de las especies.

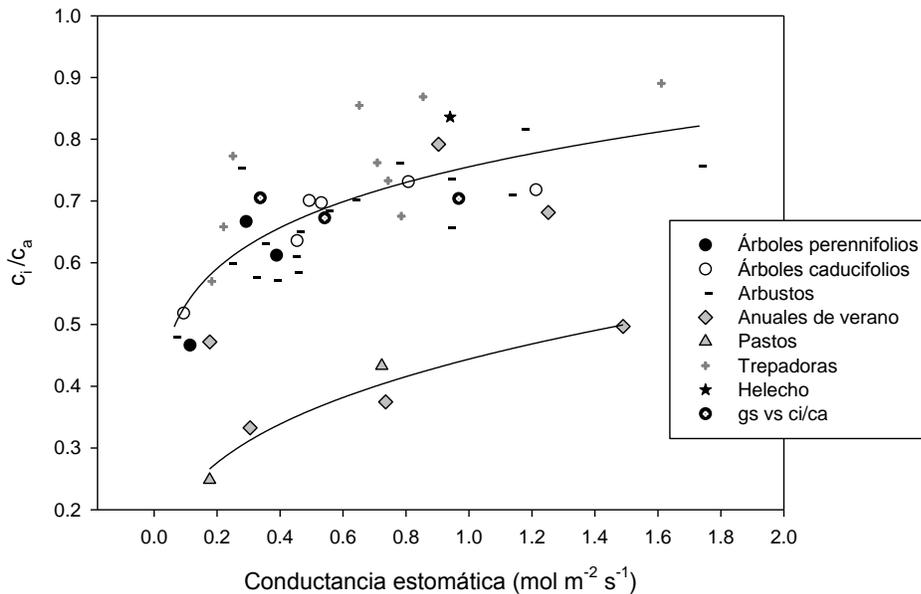


Figura 26: Relación entre la conductancia estomática y la proporción de la concentración de CO₂ intercelular/CO₂ atmosférico (c_i/c_a) de las especies. Se encontraron dos tendencias que pueden corresponder a las vías fotosintéticas C₃ (superior) y C₄ (inferior). Las regresiones corresponden a un modelo de tipo potencial que se describen por $c_i/c_a = 0.76 * g_s^{0.15}$ ($r = 0.74$, $r^2 = 0.56$, $P < 0.0001$) para las especies C₃ y $c_i/c_a = 0.44 * g_s^{0.3}$ ($r = 0.96$, $r^2 = 0.93$, $P = 0.0082$) para las especies C₄.

IX. DISCUSIÓN

IX.1. Valores de fotosíntesis e intercambio gaseoso en las especies estudiadas

La capacidad fotosintética de las especies estudiadas va desde alrededor de 5 hasta casi 70 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, donde la mayoría (33 especies o 63.5% de las especies) posee valores mayores que 10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y menores que 30 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Este rango en la capacidad fotosintética que presenta la mayoría de las especies concuerda con los rangos que se han reportado para especies de herbáceas de hábitats secos, arbustos de desiertos y árboles caducifolios (Tabla VI), los grupos de plantas mejor representados entre las especies muestreadas. Aun así, se encontraron varias especies con capacidades fotosintéticas altas (ya sea expresada por área o por masa), por encima de estos rangos, entre ellos las especies de pastos excepto *Chloris* sp. y *Bouteloua curtipendula*, las anuales de verano excepto *Datura discolor* y *Tidestromia lanuginosa*, los arbustos *Acacia* sp., *Encelia farinosa*, *Phaulothamnus spinescens*, y *Senna covesii*, la herbácea perenne *Evolvulus arizonicus*.

Tabla VI: Rangos típicos de fotosíntesis neta en diferentes grupos de plantas. Los valores presentados corresponden a mediciones realizadas bajo condiciones naturales de CO_2 , a intensidad de luz saturante, temperaturas óptimas y a un estado hídrico adecuado, por lo que estos valores representan la capacidad fotosintética o fotosíntesis máxima. Los números entre paréntesis corresponden a valores extremos. Modificado de Larcher (1995).

Grupo de plantas	Fotosíntesis neta ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
<i>Plantas herbáceas</i>	
Plantas C_4	30 - 60 (70)
Plantas C_3	
Plantas cultivadas	20 - 40
Plantas anuales de invierno de desiertos	20 - 40 (60)
Mesofitas de hábitats soleados	20 - 30 (40)
Plantas de hábitats secos	15 - 30
Pastos y juncias	5-15 (20)
Plantas CAM	
En luz	(2) 5 - 12
En oscuridad	6 - 10 (20)
<i>Plantas leñosas</i>	
Plantas cultivadas tropicales	10 - 15
Lianas tropicales (hojas de sol)	15 - 20
Siempreverdes de hojas anchas de los subtrópicos y regiones calido-templadas	
Hojas de sol	6 - 12 (20)
Hojas de sombra	2 - 4
Arboles caducifolios	
Hojas de sol	10 - 15 (25)
Hojas de sombra	3 - 6
Esclerofilas de regiones periódicamente secas	4 - 10 (16)
Arbustos de desiertos	(3) 10 - 15 (30)
<i>Helechos</i>	
De hábitats abiertos	8 - 10
De sombra	2 - 5

La conductancia estomática de muchas de las especies estudiadas fue alta. Los rangos típicos para plantas de especies leñosas caducifolias y arbustos de desiertos son aproximadamente 0.07-0.47 mol H₂O m⁻² s⁻¹, y pocos son los grupos que comúnmente presentan valores mayores a 0.6 mol H₂O m⁻² s⁻¹ (Tabla VII).

Tabla VII: Rangos típicos de conductancia estomática en diferentes grupos de plantas. Los números entre paréntesis corresponden a valores extremos. Modificado de Larcher (1995).

Plantas	Conductancia máxima (mol m ⁻² s ⁻¹)
Plantas herbáceas de hábitats soleados	0.234 - 1.092
Plantas herbáceas de hábitats sombreados	0.093 - 0.312
Plantas de montaña	0.078 - 0.156
Pastos	0.124 - 0.717
Palmas	0.109 - 0.156 (0.624)
Árboles del bosque tropical	(0.109) 0.156 - (0.468)
Árboles siempreverdes de hoja ancha	0.156 - 0.312
Esclerofilas	0.156 - 0.390
Árboles caducifolios	0.078 - 0.390 (0.468)
Coníferas siempreverdes	0.312
Arbustos de desiertos	0.078 - 0.405
Suculentas	0.093 - 0.202

De las especies muestreadas en el presente estudio, 22 de estas o el 43.1% del total presentaron valores de conductancia estomática mayores a 0.6 mol H₂O m⁻² s⁻¹ y 7 especies o 13.7% del total presentaron valores mayores a 1 mol m⁻² s⁻¹. Con base en lo reportado por Larcher (1995) (Tabla VII), especies con valores mayores a 0.6 mol H₂O m⁻² s⁻¹ en condiciones naturales son poco comunes y aún más valores mayores a 1 mol m⁻² s⁻¹. Sin embargo, valores altos han sido reportados para especies de pastos como *Zea mays* (≈0.95 mol H₂O m⁻² s⁻¹), *Paspalum plicatulum* (≈1 mol H₂O m⁻² s⁻¹), *Oryza sativa* (≈0.65 mol H₂O m⁻² s⁻¹) y *Phalaris acutata* (≈1.5 mol H₂O m⁻² s⁻¹) a muy bajos déficits de presión de vapor (0.5 kPa) (Morison y Gifford, 1983); en especies cultivables como *Ricinus communis* (≈2 mol H₂O m⁻² s⁻¹) y tabaco (≈1.1 mol H₂O m⁻² s⁻¹) a déficit de presión de vapor mínimo (Dai et al., 1992); en especies del bosque tropical lluvioso como *Piper hispidum* (≈1.3 mol H₂O m⁻² s⁻¹) en condiciones naturales (Mooney et al., 1983); en *Simarouba glauca* (≈0.65 mol H₂O m⁻² s⁻¹) del

bosque tropical seco (Brodrribb et al., 2003); *Ipomoea carnea* ($\approx 0.85 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y *Jatropha gossypifolia* ($\approx 0.7 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de un ecosistema semiárido (Tezara et al., 1998); en *Diplacus aurantiacus* ($1.4 - 1.9 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de chaparral a déficits mínimos (Mooney y Chu, 1983); herbáceas perennes de acantilados costeros de clima frío a déficits mínimos (Mooney et al., 1983); y en el Desierto Sonorense para *Encelia farinosa* ($0.68 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), *Malvastrum rotundifolium* ($1.4 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), *Amaranthus palmeri* ($0.8 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), *Dicoria canescens* ($1.2 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), *Janusia linearis* ($0.86 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y *Metetelea* sp. ($0.68 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Castellanos et al., 2010). Sin embargo, en varios estudios que abarcan múltiples especies solo reportan valores menores a $0.6 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ como en zonas montañosas de Nueva Zelanda (Körner et al., 1986), arboles de sabana tropical de Brazil (Bucci et al., 2004), arboles de bosque tropical lluvioso en los Andes (Motzer et al., 2005), arbustos del chaparral californiano (Mooney, 1983; Davis y Mooney, 1986), plantas de bosque templado caducifolio (Yoshie, 1986) y plantas de sitios áridos y lluviosos de Australia (Wright et al., 2001).

A partir de datos de una gran cantidad de especies de diferentes biomas, Reich et al., (1992) reportó una relación negativa significativa entre la conductancia estomática y el tiempo de vida de la hoja, en la cual conductancias mayores a $0.6 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ se presentaron en las especies cuya tiempo de vida de la hoja era de 4 meses o menor. En ese sentido, en una gran parte de la flora incluida en este estudio su actividad es muy estacional, es decir, solo producen hojas durante las temporadas de lluvia (verano e invierno), por lo cual los tiempos de vida de sus hojas son cortos, quizás también de aproximadamente 4 meses (aunque no se han efectuado estudios detallados de este parámetro para especies del Desierto Sonorense), entre ellas las 22 especies que presentaron conductancias estomáticas mayores a $0.6 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, valores muy por encima de los rangos típicos para árboles caducifolios, arbustos de desiertos, siempreverdes de hoja ancha o esclerofilas (Tabla VII). Sin embargo se presentaron también muchas otras especies (también 22) con actividad muy estacional con conductancias más bajas o muy variables y con valores comparables a los que se reportan para plantas caducifolias (Tabla VI), como fue el caso para *Acacia cochliacantha*, *Acacia occidentalis*, *Acacia* sp., *Ambrosia cordifolia*, *Bouteloua curtipendula*, *Bursera laxiflora*, *Cathestecum brevifolium*, *Chloris* sp., *Cucurbita palmeri*, *Marsdenia edulis*, *Evolvulus arizonicus*, *Fouquieria macdougalii*, *Ibervillea sonora*, *Jatropha cinérea*,

Kallstroemia grandiflora, *Lantana cámara*, *Parkinsonia microphylla*, *Parkinsonia praecox*, *Phaulothamnus spinescens*, *Ruelia nudiflora* y *Tidestromia lanuginosa*. La magnitud de la conductancia estomática, como uno de los principales controles de la entrada de CO₂ y pérdida de H₂O por transpiración, puede estar relacionada a diferentes estrategias de intercambio gaseoso, ya sean de conservación, gastadora o de uso eficiente de recursos.

La transpiración de las especies de este estudio va desde poco más de 3 mmol H₂O m⁻² s⁻¹ hasta alrededor de 27 mmol H₂O m⁻² s⁻¹, donde la mayoría (40 especies o 78.4%) transpira entre 5 y 20 mmol H₂O m⁻² s⁻¹. Rangos típicos de transpiración en cualquier tipo de plantas va desde alrededor de 0.150 mmol H₂O m⁻² s⁻¹ en arbustos enanos de la tundra hasta 16 mmol H₂O m⁻² s⁻¹ en herbáceas dicotiledóneas, y las plantas de desiertos típicamente presentan entre 1 y 10 mmol H₂O m⁻² s⁻¹ (Tabla VIII). Solo 16 de las especies muestreadas (31%) en este estudio cae dentro de este rango, mientras que las demás especies lo superan, siendo así que una gran parte de las especies de las zonas áridas y semiáridas de Sonora presentan tasas altas de transpiración. Estos datos apoyan las observaciones de que en realidad las plantas de hábitats desérticos poseen altas tasas de transpiración comparadas con especies de ambientes más húmedos y que los caracteres xeromórficos no necesariamente hacen que las especies desérticas presenten tasas bajas de transpiración (ver Seddon, 1974) porque el ambiente en el que habitan generalmente posee una alta demanda evaporativa debido a la baja humedad del ambiente.

En cuanto a la eficiencia de uso de agua, la mayoría de las especies (38 especies o el 73.1%) poseen valores entre 1 y 2.5 μmol CO₂ mmol⁻¹ H₂O. Este rango, comparado con los que se han reportado para especies nativas de otros biomas es relativamente bajo (Tabla IX). Sin embargo, comparaciones estrictas en este parámetro son algo relativas debido a que la medida de eficiencia de uso de agua instantánea combina propiedades tanto de la planta como del ambiente en el que vive ó en el que se hicieron las mediciones (Johnson, 1975; Figura 4). La fotosíntesis y la transpiración pueden ser afectadas de manera diferente entre sitios según las condiciones ambientales, por ejemplo, la magnitud de ambos parámetros depende de los gradientes de CO₂ y H₂O entre el interior de la hoja y la atmósfera y la conductancia de la hoja a ambas sustancias, pero aunque la concentración de CO₂ atmosférica en áreas naturales de alrededor del mundo puede ser poco variable, la del H₂O es muy variable y depende de la

humedad del ambiente, la temperatura del aire y la hoja; generando así diferencias en la relación entre fotosíntesis y transpiración (eficiencia de uso de agua) según las condiciones ambientales del sitio.

Tabla VIII: Rangos típicos de tasas de transpiración en diferentes grupos de plantas. Los números entre paréntesis corresponden a valores extremos. Modificado de Larcher (1995).

Tipo de plantas	Transpiración (mmol m ⁻² s ⁻¹)
Tropicos humedos	
Árboles del bosque lluvioso	hasta 1.8
Árboles del bosque de niebla	0.4 (2 - 3)
Lianas	hasta 2
Tropicos semiaridos	
Palmas	1.2 - 1.8 (2.8)
Bosques secos	0.8 - 1.4 (2)
Manglares	0.6 - 1.8
Arbustos y subarbustos de desiertos subtropicales	2.8 - 7 (10)
Esclerofilas mediterraneas	(0.6) 1.5 - 3 (4)
Arboles de bosques caducifolios de zonas templadas	
Especies adaptadas a la luz	(1.5) 2.5 - 3.7
Especies adaptadas a la sombra	(0.78) 1.2 - 2.2
Coníferas siempreverdes	1.4 - 1.7
Arbustos enanos	
Tundra	0.15 - 0.45
Brezos alpinos	1.8 - 3
Herbáceas dicotiledoneas	
Herbáceas altas	9 - 11 (16)
Heliofitas	5.2 - 7.5
Sciofitas	1.5 - 3
Plantas de montaña	(1.5) 3 - 6
Pastos y juncias	
de la tundra	0.2 - 0.35
de praderas	3 - 4.5
de carrizo	5 - 10
de sitios secos	(1.8) 4.5 (9.3)
de dunas costeras	2 - 4
Plantas de desiertos	1 - 5 (8)
Halófitas	1.2 - 2.5 (4.5)
Suculentas	
de hoja suculenta	0.8 - 1.8
Cactus	0.6 - 1.8
Plantas flotantes	5 - 1.2

Tabla IX: Valores de eficiencia de uso de agua para especies que habitan en diferentes biomas reportados en la literatura y su comparación con los obtenidos en el presente estudio.

Referencia	Hábitat	No. de especies	Rango de EUA ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$)
Yoshie, 1986	Bosque templado caducifolio	27	5.07 - 8.2
Field <i>et al.</i> , 1983	Chaparral	5	2.6 - 4.6
Funk y Vitousek, 2007	Ecosistemas de Hawaii (nativas e invasoras)	38	\approx 5 - 6.5
Toft <i>et al.</i> , 1989	Estepa	4	2.8 - 4.1
Este estudio	Zonas aridas y semiaridas de Sonora	51	0.6 - 5.6

Aunque valores sobre la eficiencia de uso de nitrógeno en la fotosíntesis de las especies no es comúnmente reportado en estudios que tratan sobre una gran cantidad de especies, Field y Mooney (1986) reportan valores de ≈ 1.5 hasta $\approx 15 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N s}^{-1}$ (valores convertidos de $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ N s}^{-1}$, donde los menores corresponden a especies de plantas esclerófilas y las mayores a especies de anuales provenientes de diferentes hábitats. Aunque la mayoría de las especies de este estudio se encontraban en ese rango, se encontraron 12 especies (o el 26.1% del total) con valores por encima de los $15 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N s}^{-1}$, por lo cual muchas de las especies poseen valores que pueden ser considerados altos.

IX.2. Las curvas de respuesta a la luz

Se encontró gran variación entre los atributos derivados del análisis de las curvas de respuesta a la luz.

Aunque típicamente los desiertos son lugares donde comúnmente la irradiancia es alta y la vegetación es abierta y escasa, no todas las curvas mostraron valores típicos de especies de sol. De hecho, las especies *Abutilon* sp., *Acacia cochliacantha*, *Cucurbita palmeri*, *Olneya tesota*, *Jatropha cinerea*, *Mimosa distachya* y *Prosopis juliflora* var. *velutina* todos o algunos de los valores de estos atributos apuntan hacia curvas tipo sombra (por ejemplo, bajas tasas de respiración, bajos puntos de compensación de la luz, saturación a bajas irradiancias, baja capacidad fotosintética). No está bien claro porque especies que habitan en desiertos pudieran tener este tipo de curvas. De estas, *Cucurbita palmeri* puede que por su hábito de trepadora experimente bajas irradiancias o un ambiente lumínico variable durante el día causadas por la

sombra de sus plantas hospederas, caso para el cual una curva así tuviera ventajas. Las demás especies mencionadas comúnmente se encuentran en sitios abiertos. El resto de las especies presentan por lo general valores que apuntan hacia curvas tipo de sol.

Smith et al. (1997) afirman que un patrón recurrente es que las especies de desiertos carecen de puntos de saturación verdadera, la cual se puede deber a una extensión de la parte de la curva limitada por el transporte de electrones hacia intensidades lumínicas relativamente altas (Smith et al., 1997), facilitada por una alta concentración de RUBISCO por unidad de área foliar en relación a la capacidad para el transporte de electrones y regeneración de la RUBP (Mooney et al., 1976). A partir de las curvas modeladas en el presente estudio un efecto de este tipo se vio asociado a bajos rendimientos cuánticos (menores a $0.04 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1}$ fotones), lo cual daría una apariencia a la curva de ausencia de saturación. No está tampoco bien claro que tan comunes son en especies del desierto los bajos rendimientos cuánticos o cual sería la ventaja de tenerlos en ambientes con una alta radiación solar incidente. Por otro lado, una alta concentración de RUBISCO es quizás de esperarse debido a que muchas de las especies de este estudio presentaron un contenido alto de nitrógeno foliar. Aun así, algunas de las especies en las que se ha reportado la ausencia de saturación de la luz son o especies C_4 o con alta capacidad fotosintética o especies con capacidades fotosintéticas muy bajas. Altas concentraciones de RUBISCO en especies con baja capacidad fotosintética puede significar una asignación de nitrógeno ineficiente, misma que puede resultar un almacén de nitrógeno que puede ser utilizado cuando la disponibilidad de este es baja (épocas de sequía) e incluso permitir ganancias de carbono positivas durante periodos estresantes (Warren y Adams, 2004). La mayoría de los modelos de las curvas de las especies presentados en este estudio si presentaron saturación de la luz.

Generalmente se asume que la vía fotosintética C_4 tiene costos energéticos adicionales a los del ciclo C_3 , principalmente porque se gastan más moléculas de ATP debido a las reacciones de la formación del malato y la regeneración del PEP. Este efecto se ve reflejado en un menor rendimiento cuántico por esta vía a temperaturas menores a 30°C (Ehleringer y Monson, 1993). En este estudio, las especies de pastos (aparentemente con vía C_4) presentaron los mayores valores de rendimiento cuántico, incluso cercanos al valor teórico ($0.125 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1}$ fotones). Valores más bajos en la mayoría de las demás especies (con vía C_3 , a

excepción de *Amaranthus palmeri* con vía C₄) pueden atribuirse a efectos causados por la fotorrespiración causada por las altas temperaturas de la hoja o a la proporción de radiación incidente/radiación absorbida.

IX.3. Amplitud de los rangos de los atributos medidos y comparación el rango de datos global

Aunque en la literatura no se reportan valores típicos, entre hábitats o entre tipos funcionales de plantas, para algunos de los demás atributos medidos en este estudio, sus valores se pueden comparar con otros reportados para especies de una gran variedad de hábitats o biomas. Por ejemplo, los rangos más representados de área foliar específica y contenido de nitrógeno foliar del presente estudio concuerdan con los valores reportados para las especies con los menores tiempos de vida de la hoja (entre 1-4 meses) (Reich et al, 1992; Reich et al., 1997). Estos valores pueden ser considerados como altos en un contexto global de las especies. Sin embargo, se ha encontrado una tendencia de que las especies que habitan en los sitios más cálidos y con menor precipitación anual poseen los valores más bajos de área foliar específica (Wright et al., 2004), lo cual contrasta con lo encontrado en las especies muestreadas en este estudio. Wright et al. (2005) reporta la tendencia de que las especies que habitan en los sitios con la mayor irradiancia y menor precipitación anual poseen los valores más altos de contenido de nitrógeno foliar expresado por área, lo cual concuerda con los valores altos encontrados en las especies estudiadas, aunque en este estudio se reportan también altos valores de contenido de nitrógeno expresado por masa.

En una publicación de Kattage et al. (2011) se presentan los resultados que existen en la actualidad de datos de atributos funcionales de especies de todo el mundo, recopilados en la base de datos TRY, además de presentar también la estadística descriptiva de estos datos. Comparando los datos que se obtuvieron en este estudio con los recopilados en la base de datos antes mencionada se observa que las especies estudiadas cubren toda o casi toda la amplitud de los rangos que se reportan para los atributos funcionales, e incluso el valor máximo en todos los rangos encontrados supera al valor del cuantil de 97.5% de los datos de TRY (Tabla X). Este amplio rango que se encontró para las especies que habitan en las zonas áridas y semiáridas de la región centro de Sonora es un reflejo de la alta diversidad de

estrategias de ganancia de carbono e intercambio gaseoso que presentan las especies que en estas habitan. Además, este estudio es una contribución al vacío que existe en cuanto a estudios de atributos funcionales para especies de desiertos tropicales (Kattage et al., 2011).

Esta gran amplitud encontrada en todos los atributos funcionales estudiados es un reflejo de la alta diversidad en estrategias ecológicas y funcionalidad de las especies que habitan en las zonas áridas y semiáridas del estado de Sonora.

Tabla X: Rangos de los atributos funcionales de especies de todo el mundo recopilados en la base de datos TRY (Kattage et al., 2011) comparados con los encontrados en el presente estudio.

Atributo	Base de datos TRY				Este estudio		
	No. de especies	Media	Cuantil 2.5%	Cuantil 97.5%	No. de especies	Media	Rango
Fotosíntesis por masa ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	2384	115	20	490	51	390.83	79.78 - 1679.69
Fotosíntesis por área ($\text{nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$)	2883	10.3	3.28	29	51	23.37	5.8 - 69.1
Respiración por área ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	1201	1.19	0.38	3.4	21	4.15	0.55 - 11.07
Conductancia estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	1032	0.241	0.0524	0.8957	51	0.6099	0.0638 - 1.7323
Área foliar específica ($\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$)	45733	16.6	4.5	47.7	52	18.27	6.89 - 67.54
Contenido de nitrógeno foliar por área (g N m^{-2})	12860	1.59	0.64	3.6	48	2.02	0.16 - 4.59
Contenido de nitrógeno foliar por masa (%)	33880	1.74	0.799	3.85	48	2.93	0.25 - 5.36
Eficiencia de uso de nitrógeno ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N s}^{-1}$)	3074	10.8	1.59	19.2	46	28.98	2.16 - 445.36

IX.4. Relaciones entre los atributos estudiados

En este estudio se encontraron correlaciones positivas entre la capacidad fotosintética y los atributos de intercambio gaseoso de conductancia estomática y transpiración, así como también con el atributo foliar de área foliar específica.

La relación entre la capacidad fotosintética y la conductancia estomática ha sido reportada anteriormente por otros autores, tanto dentro de una misma especie como entre un gran número de especies (Field y Mooney, 1986; Yoshie, 1986; Wong et al., 1979; Wright et al., 2001). Se ha sugerido que esta relación se puede deber a las siguientes posibilidades: primero, que los estomas son el principal regulador del intercambio gaseoso en las plantas, además de que la resistencia que ofrecen los estomas a la difusión de los gases es el componente dominante de la resistencia total de la hoja (Jones, 1992); segundo, la existencia un control recíproco por parte de la capacidad para fijar dióxido de carbono (capacidad fotosintética) sobre los estomas ha sido demostrado por Wong et al. (1979) en un amplio rango de condiciones. Así, ambos mecanismos, la regulación del intercambio gaseoso por parte de los

estomas como el control que la capacidad fotosintética sobre la conductancia estomática pueden actuar en conjunto para generar esta correlación. Sin embargo, en este estudio se notó que la correlación puede modificarse entre los tipos funcionales y quizás entre especies, lo cual se puede deber a las diferencias en la vía fotosintética y la bioquímica de especies (por ejemplo, la cantidad de enzimas utilizadas en el proceso de la fotosíntesis). Además, no fue posible un preciso ajuste de modelo lineal, debido a la amplia dispersión de los datos, quizás acentuada por la falta de control de las condiciones ambientales utilizadas durante la medición. Esta falta de control sobre las condiciones ambientales pudo afectar de igual manera en otras relaciones que en otros estudios han sido descritas mediante el ajuste de modelos lineales.

Generalmente se reporta en la literatura una relación positiva entre la capacidad fotosintética y el contenido de nitrógeno foliar, tanto en una misma especie como entre una gran cantidad de especies (Evans, 1989; Field y Mooney, 1986; Hikosaka, 2004; Seemann et al., 1987) y esta relación es de hecho parte del llamado espectro económico de la hoja y que se ha demostrado que actúa de manera universal en las especies, sin importar su hábitat de origen (Wright et al., 2004). La causa que se le ha atribuido a esta relación es principalmente que hasta tres cuartas partes del nitrógeno foliar es asignado a compuestos utilizados en el proceso de la fotosíntesis (por ejemplo, enzimas involucradas, proteínas del transporte de electrones, clorofila, etc.) (Field y Mooney, 1986) por lo cual un mayor en el contenido de nitrógeno puede resultar en aumentos en nitrógeno destinado a la fotosíntesis y así, aumentos en la capacidad fotosintética. Para las especies de este estudio no se encontró una correlación significativa entre el contenido de nitrógeno y la capacidad fotosintética de las especies, ya sea cuando ambos atributos fueron expresados por área o por masa; sin embargo esta correlación era esperada debido a que se encontraron valores a lo largo de todo el rango que se ha reportado para capacidad fotosintética y para contenido de nitrógeno foliar. Los principales factores que pueden explicar diferencias en las relaciones del nitrógeno reportadas en la literatura son diferencias en la difusión del CO₂, diferencias en la asignación del nitrógeno a compuestos fotosintéticos y no fotosintéticos, diferencias en la asignación del nitrógeno entre los compuestos fotosintéticos, y diferencias en la cinética de las enzimas fotosintéticas (Field y Mooney, 1986). Es posible que en las especies estudiadas estos factores sean muy variables entre ellas (como se sugiere en Hikosaka, 2004), y esta gran variación sea la responsable de que no se haya encontrado una correlación significativa entre ambos atributos. Otra alternativa es que el nitrógeno no sea un

mayor limitante para la fotosíntesis, y este proceso sea más limitado por otros factores (por ejemplo, la disponibilidad de fósforo), como ha sido reportado por Reich y Schoettle (1988).

Se encontró una relación positiva significativa entre el área foliar específica y la capacidad fotosintética expresada por masa. Diferencias en esta relación resaltan entre las especies de anuales de verano, las especies de trepadoras y el resto de las especies (Figura 18) y representan diferentes eficiencias en el uso del área y masa de la hoja como aparato fotosintético. La relación entre estos dos atributos es comúnmente reportada en la literatura y forma también parte del espectro económico de la hoja a nivel global (Wright et al., 2004). Esta relación resulta de un complejo conjunto de relaciones donde el área foliar específica representa la inversión en masa por unidad de área de tejido fotosintético, y este atributo está altamente relacionado el tiempo de vida de la hoja (ver Westoby, 1998). Así, para que una hoja sea económicamente viable su capacidad fotosintética debe ir a la par de su área foliar específica, de manera que no puede existir una especie con alta área foliar específica y baja capacidad fotosintética, porque muy probablemente tendría un tiempo de vida corto en el cual la hoja no alcanzaría a pagar la inversión en masa que represento su construcción (Shipley et al., 2006). Esta misma razón explica la relación entre el área foliar específica y el contenido de nitrógeno foliar, donde hojas con bajos valores del primer atributo requieren una mayor inversión en nitrógeno el cual puede ser asignado a compuestos no fotosintéticos involucrados en el mantenimiento de un mayor tiempo de vida de la hoja (por ejemplo, compuestos de defensa o mayor cantidad de pared celular).

Se encontró también una correlación positiva significativa entre la capacidad fotosintética y la eficiencia de uso de recursos (agua y nitrógeno). Relaciones de este tipo han sido también reportadas por Field y Mooney (1986) para la eficiencia de uso de nitrógeno. Para el caso de la relación con la eficiencia de uso de agua la conductancia estomática y el contenido de nitrógeno foliar pueden tener un papel importante en esto, ambas como contribuyentes a regular la relación c_i/c_a en las especies (Figuras 24-26) y la transpiración (Figura 16). En cuanto a la relación con la eficiencia de uso de nitrógeno, una hipótesis es que a mayor capacidad fotosintética de las especies requerirían una mayor asignación de nitrógeno foliar hacia compuestos involucrados en la fotosíntesis y una asignación más eficiente entre estos para alcanzarla, dando como resultado una mayor eficiencia en el uso de nitrógeno (Field y

Mooney, 1986). Diferencias encontradas entre especies o entre tipos funcionales (Figuras 17, 22 y 23) se puede deber a la vía fotosintética de las especies o a sus particularidades bioquímicas.

La relación entre la conductancia estomática y c_i/c_a resulta ser una primera aproximación en el reconocimiento de la vía fotosintética de las especies. De la figura 26 se pueden distinguir diferencias entre las especies C_3 y C_4 en esta relación, las cuales se deben principalmente al mecanismo de concentración del CO_2 hacia las células del haz de la vaina en la vía C_4 .

IX.5. Tendencias en los atributos encontradas en los tipos funcionales y su implicación en estrategias de ganancia de carbono e intercambio gaseoso y adaptaciones a la aridez

Al analizar los datos de las especies de los diferentes tipos funcionales (árboles perennifolios, arboles caducifolios, arbustos perennifolios, arbustos caducifolios, anuales de verano, pastos, herbáceas perenes, trepadoras, helechos) se encontraron diferentes tendencias para cada uno de los atributos estudiados.

Los árboles perennifolios presentaron de los valores más bajos de capacidad fotosintética (A), conductancia estomática (g_s) y área foliar específica (AFE), valores de eficiencia de uso de agua (EUA) moderadamente altos, así como bajo c_i/c_a , contenido de nitrógeno foliar (por masa, N_{masa}) y eficiencia de uso de nitrógeno (EUN). Estas características han sido interpretadas como mecanismos que favorecen a estrategias de conservación de recursos (Warren y Adams, 2004). Por ejemplo, su baja conductancia estomática y capacidad fotosintética les permite un bajo uso de agua o pérdida por transpiración. La baja EUN encontrada en arboles perennifolios ha sido explicada como posible consecuencia de una sobreinversión (excesiva) en RUBISCO la cual puede funcionar como almacén de nitrógeno, proporciones altas de nitrógeno que no se usa en fotosíntesis (compuestos defensivos u otros) o una alta resistencia a la difusión de CO_2 en sus hojas, sin embargo aunque su EUN es baja a corto plazo, el largo tiempo de vida y actividad de sus hojas es posible que les permita una alta EUN a largo plazo (Warren y Adams, 2004). Una alta resistencia a la difusión de CO_2 en sus hojas es consecuencia inevitable de atributos asociados a la longevidad de la hoja, conservación de recursos y/o tolerancia a la sequía (Warren y Adams, 2004).

La única especie de arbusto perennifolio *Celtis pallida* comparte también algunas de estas características, por lo cual sus estrategias de ganancia de carbono e intercambio gaseoso son de conservación de recursos.

A excepción de los árboles y arbustos perennifolios, la gran mayoría de las especies estudiadas, que representan en forma adecuada las características de la mayoría de los tipos funcionales de las regiones áridas y semiáridas de la región centro de Sonora, tiene una actividad muy estacional, solo durante épocas favorables de lluvia, por lo que pueden clasificarse como evasoras a la sequía. Sin embargo, dentro de estas especies evasoras, los datos presentados pueden ayudar a detectar estrategias de conservación de recursos, gastadoras, o de uso eficiente de los recursos.

La única especie de helecho incluido en este estudio, *Cheilathes pringlei*, posee los valores más bajos de EUA y también de EUN, intermedios de AFE y A y altos de N_{masa} , g_s y c_i/c_a . Su baja eficiencia de uso de recursos y su alta conductancia estomática sugiere que esta especie tiene estrategias de gastador de recursos, es decir, de aprovecha los recursos solo cuando estos son abundantes y carece de características de utilización eficiente o conservación de recursos, con lo cual su actividad sería muy estacional solo durante las épocas de lluvia, correspondiendo a una estrategia típica de una evasora.

Las especies de arbustos y árboles caducifolios tienden hacia valores intermedios de todos los atributos. Sin embargo, la variación dentro de estos tipos funcionales es grande y diferentes estrategias pueden ser distinguidos en ellos. Las especies *Phaulothamnus spinescens* y *Acacia* sp. poseen alta capacidad fotosintética y EUA pero baja conductancia estomática y EUN, por lo cual son especies con estrategias de uso eficiente del agua pero no del nitrógeno. Las especies morfológicamente similares *Coursetia glandulosa*, *Eysenhardtia orthocarpa* y *Mimosa distachya* poseen alta conductancia estomática, EUN y capacidad fotosintética, pero EUA intermedia, por lo cual tienen estrategias de uso eficiente del nitrógeno pero no tanto del agua. Las especies de arbustos *Ambrosia cordifolia*, *Acacia cochliacantha*, *Abutilon berlandieri* y *Lantana camara* y el árbol *Acacia occidentalis* poseen valores intermedios en todos los atributos, y sus estrategias apuntan hacia uso ligeramente eficiente de agua pero ineficiente de nitrógeno. Las especies *Bursera laxiflora* y *Jatropha cardiophylla* poseen también valores intermedios de todos los atributos, pero sus estrategia parece ser de un uso

ligeramente eficiente tanto de agua como de nitrógeno. Especies de uso eficiente de recursos son *Ipomoea arborescens*, *Jatropha cordata*, *Parkinsonia microphylla*, *Parkinsonia praecox*, *Senna covesii* y *Encelia farinosa*, todas con alta capacidad fotosintética, EUA y EUN, y conductancias estomáticas de intermedias a altas. Las especies *Fouquieria macdougallii*, *Abutilon* sp. y *Jatropha cinerea* poseen baja capacidad fotosintética, conductancia estomática, EUA y EUN, valores que apuntan hacia una estrategia de conservación de recursos por bajo uso en *Abutilon* sp. debido a que sus hojas permanecen aún vivas por algún tiempo durante los periodos de sequía posteriores a las temporadas de lluvias (observación personal), en contraste con *F. macdougallii* y *J. cinerea* en las cuales sus hojas son efímeras resultando en estrategias moderadamente ineficientes de ganancia de carbono, y quizás dependan más de otros factores como la fotosíntesis por tallo durante la mayor parte de su ciclo vital. *Ricinus communis* posee valores altos de capacidad fotosintética, conductancia estomática y bajas EUA y EUN, por lo que su estrategia es de gastadora.

Las especies de anuales de verano y pastos tienen en general valores altos de capacidad fotosintética, EUA y EUN; pero los valores de sus atributos son bastante variables. Todas las especies de ambos tipos funcionales tienen estrategias de uso eficiente de recursos, sin embargo esta eficiencia puede ser también variable dentro de estos. Este uso eficiente se debe principalmente a la variación en la vía fotosintética en estas especies (C_3 o C_4) y probablemente también a particularidades bioquímicas de las especies. Las especies de anuales *Kallstroemia grandiflora*, *Tidestromia lanuginosa* y *Amaranthus palmeri* se han reportado como especies con vía C_4 (Ehleringer, 1983; Forseth et al., 1984). Nuestros datos sugieren que estas especies, *Euphorbia* sp., y los pastos poseen vía fotosintética C_4 , mientras que *Datura discolor*, *Haplopappus* sp. y *Tidestromia lanuginosa* poseen vía C_3 (Figura 26). Los mecanismos de concentración del CO_2 hacia las células del haz de la vaina propios de la vía fotosintética C_4 son responsables de su alta eficiencia de uso de agua y de nitrógeno (Ehleringer y Monson, 1993; Lambers et al., 2008). Por ejemplo, esta concentración del CO_2 les permite tener altas tasas de fotosíntesis sin necesidad de una gran conductancia estomática y así una transpiración relativamente baja resultando en una alta eficiencia de uso de agua, además de una alta capacidad fotosintética aun con bajas concentraciones de RUBISCO (y con ello bajo contenido de nitrógeno foliar) alcanzando así una alta eficiencia en el uso del nitrógeno. Resulta interesante que las especies *Amaranthus palmeri*, *Euphorbia* sp., *Bouteloua*

aristoides y *Pennisetum ciliare* poseen altos valores de conductancia estomática, los cuales pudieran ser necesarios para poder alcanzar altas tasas de fotosíntesis aún a temperaturas de la hoja altas (que pudieran alcanzar al estar muy cerca del suelo en espacios abiertos o por la radiación solar directa), entre otras causas, debido a que la solubilidad del CO₂ disminuye al aumentar la temperatura lo cual dificulta su entrada en la hoja (Jones, 1992; Lambers, 2008). La alta eficiencia de uso de recursos en las especies de anuales con vía C₃ pueden resultar de un alto contenido de nitrógeno foliar y una alta asignación de este nitrógeno al aparato fotosintético, sin embargo su EUN es mucho menor que la de las especies C₄. Estos datos refuerzan a lo encontrado en previos estudios (Forseth et al., 1984) que afirman que las anuales de verano del Desierto Sonorense no se pueden clasificar como evasoras a la sequía en sentido estricto debido a que presentan algunas características de tolerancia a la sequía, además de que sus estrategias son más de uso eficiente que de gastadoras.

En las herbáceas perennes la tendencia encontrada fue hacia valores intermedios de AFE, capacidad fotosintética, conductancia estomática y c_i/c_a , bajos de EUA y N, y altos de EUN. Aunque varios de estos atributos fueron muy variables, en las 3 especies sugieren estrategias de uso eficiente de recursos. La especie *Ruellia nudiflora* presentó valores relativamente bajos en capacidad fotosintética y conductancia estomática, y eficiencia de uso de recursos intermedia, que debido a su baja capacidad fotosintética es posible que sea de uso eficiente bajo condiciones de sombra. De hecho, esta especie fue encontrada solo en hábitats sombreados como bajo el dosel de árboles y bajo el dosel de la vegetación riparia. Una especie no identificada de Asteraceae presentó valores altos de capacidad fotosintética, conductancia estomática y EUN e intermedios de EUA, lo cual indica una estrategia de uso eficiente de nitrógeno pero no de agua. Castellanos et al. (2005) también encontraron tendencias opuestas en el uso y eficiencia de nitrógeno y agua en especies de zonas áridas dominantes en estadíos sucesionales tardíos. La especie *Evolvulus arizonicus* presentó valores comparables a los de especies C₄, aunque nuestros datos sugieren que ésta es C₃.

Las especies de trepadoras, presentaron los mayores valores de AFE, pero intermedios en EUA y c_i/c_a . Presentaron también valores bajos de A_{area} y N_{area} , mientras que su A_{masa} y N_{masa} fueron moderadamente altos. Valores muy altos de AFE y N_{masa} y bajos de A_{area} han sido antes reportados en especies de trepadoras y parecen ser características comunes en este grupo

(Castellanos et al., 1989; Castellanos, 1991; Teramura et al., 1991). Aun así, algunos de sus atributos fueron muy variables, lo que sugiere diferentes estrategias de intercambio gaseoso. La mayoría de las especies, entre ellas *Asclepiadaceae* sp., *Echinopepon wrightii*, *Ibervillea sonora*, *Ipomoea cardiophylla* y en menor nivel *Cucurbita digitata* poseen valores altos de A_{masa} para la A_{area} que presentan (Figura 21), lo cual sugiere que la inversión de recursos en hojas en estas especies está asignada para que su masa foliar funcione como aparato fotosintético y no su área foliar. Esto contrasta con que generalmente se asume a la fotosíntesis como un proceso propio del área foliar (Field y Mooney, 1986; Hikosaka, 2004) pero explicaría porque algunas de las especies de trepadoras comúnmente presentan valores bajos de AFE y altos de N_{masa} . Estas especies antes mencionadas, todas crecen generalmente en hábitats sombreados ya sea entre el dosel de árboles o bajo el dosel de vegetación riparia. Los atributos de las especies *Asclepiadaceae* sp., *Ibervillea sonora* e *Ipomoea cardiophylla* sugieren que poseen estrategias de uso eficiente de recursos, y en *Echinopepon wrightii* de uso eficiente de nitrógeno pero no de agua. *Cucurbita digitata* posee alta capacidad fotosintética (por masa) pero bajas eficiencias de uso de agua lo cual indica estrategias de gastadora, lo cual concuerda con lo reportado por Nilsen et al. (1984) en cuanto a que esta especie es una gran evasora de la sequía. Las especies *Cucurbita palmeri*, *Cardiospermum corindum*, *Marsdenia edulis* y *Nissolia schottii* no poseen valores de A_{masa} altos para su A_{area} . De esas, *Cucurbita palmeri* presentó valores bajos de capacidad fotosintética y EUN pero altos de EUA, lo cual sugiere que esta especie presenta estrategias de uso eficiente de agua al menos en sitios con ambiente de luz favorable. *Cardiospermum corindum* y *Nissolia schottii*, especies que comúnmente son encontrados en sitios más expuestos a la radiación solar directa (observación personal), debido a sus altos valores de capacidad fotosintética (por área) y EUN e intermedios de EUA poseen estrategias de uso eficiente de nitrógeno y no de agua. La especie *Marsdenia edulis* presenta valores bajos de capacidad fotosintética y eficiencia de uso de recursos, por lo que pudiera tener estrategias de gastadora, y quizás requiera de sitios con condiciones favorables (sitios no expuestos a la radiación solar directa, con buen estado hídrico y de nutrientes) para vivir.

Los resultados obtenidos y la discusión de los mismos muestran que en relación a la hipótesis planteada, esta puede ser parcialmente aceptada. Aunque si se encontraron tendencias entre los tipos funcionales determinados por la forma del crecimiento y la fenología de las especies,

algunos de ellos presentaron una amplia variación en los valores de sus atributos y consecuentemente en las estrategias de ganancia de carbono e intercambio gaseoso de las especies estudiadas que los conforman.

IX.6. Comentarios finales

Aunque los estudios ecofisiológicos que abarcan muchas especies dificultan de alguna manera profundizar en las particularidades de cada una de ellas, estos pueden proveer mucha información sobre la variación en cuanto a estrategias o funcionalidad de las especies que habitan en un sitio, ó tipo de ecosistema. Además aumentan la posibilidad de identificar especies que se alejan de las tendencias generales.

Por otro lado, el hecho de que la ecofisiología alcanza a estudiar los procesos en los niveles básicos (como la fotosíntesis) permite que algunos patrones ecológicos observados a escalas mayores, por ejemplo, la distribución de las especies o el éxito de una especie ante un ambiente determinado, puedan ser explicados con bases fisiológicas.

X. CONCLUSIONES

Los datos encontrados para las especies en este estudio abarcan rangos muy amplios en los valores de todos los atributos medidos. Esta amplitud es un reflejo de la alta diversidad en estrategias ecológicas y funcionamiento de las especies que habitan en las zonas áridas y semiáridas del estado de Sonora, así como la diversidad de nichos que ocupan en los ecosistemas estudiados.

Al comparar los datos encontrados con los reportados para tipos de plantas o hábitats similares, o con los recopilados para especies de todo el mundo, los rangos más representados en los atributos de las especies pueden considerarse altos.

Aunque se pudieron encontrar tendencias entre los tipos funcionales determinados por la forma de crecimiento y la fenología de las especies, en varios de ellos fue encontrada una amplia variación en los valores de los atributos de las especies que los componen, por lo cual incluso dentro de un mismo tipo funcional pudieron ser distinguidas diferentes estrategias de ganancia de carbono e intercambio gaseoso.

Si bien la gran mayoría de las especies que habitan en la región central de Sonora pueden ser consideradas como evasoras a la sequía debido a su hábito caducifolio o actividad muy estacional (a excepción de los árboles y arbustos perennifolios), los atributos estudiados en las diferentes especies permitieron distinguir entre estrategias de conservadoras, gastadoras y de uso eficiente de los recursos (agua y/o nitrógeno) en ellas.

XI. LITERATURA CITADA

Beadle, C. L. 1988. Análisis del crecimiento vegetal. En: Coombs, J.; Hall, D. O.; Long, S. P. y Scurlock, J. M. O. (eds.) Técnicas en Fotosíntesis y Bioproduktividad. Editorial Futura. Colegio de Posgraduados. México.

Björkman O. 1981 Responses to different quantum flux densities. En Lange, O. L., P. S. Nobel, C. B. Osmond, H. Ziegler (eds) Encyclopedia of Plant Physiology. New Series, vol 12A. Springer-Verlag. New York, EUA. Pp 57-107

Boardman, N. K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Annual Reviews in Plant Physiology 28: 355-377.

Brito-Castillo, L., M. A. Crimmins, S. C Díaz. 2010. Clima. En Molina-Freaner, F. E. y Van Devender, T. R. (Eds.) Diversidad Biológica de Sonora. UNAM, México. Pp 73-96.

Brodribb, T. J., N. M. Holbrook, E. J. Edwards, M. V. Gutiérrez. 2003. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. Plant, Cell and Environment 26: 443-450.

Brown D. E. 1994. Biotic Communities: Southwestern United States and Northwestern Mexico. University of Utah Press. Salt Lake City.

Bucci, S. J., G. Goldstein, F. C. Meinzer, F. G. Scholz, A. C. Franco, M. Bustamante. 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. Tree Physiology 24: 891-899.

Cannell, M. G. R., J. H. M. Thornley. 1998. Temperature and CO₂ responses of leaf and canopy photosynthesis: a clarification using the non-rectangular hyperbola model of photosynthesis. Annals of Botany 82: 883-892.

Castellanos, A. E. 1991. Photosynthesis and gas exchange of vines. En Putz F. E. y H. A. Mooney (Eds.) The Biology of Vines. Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain. Pp 181-204.

Castellanos, A. E., H. A. Mooney, S. H. Bullock, C. Jones, R. Robichaux. 1989. Leaf, stem, and metamer characteristics of vines in a tropical deciduous forest in Jalisco. *Biotropica* 21(1): 41-49.

Castellanos-Villegas, A. E., L. C. Bravo, G. W. Koch, J. Llano, D. López, R. Méndez, J. C. Rodríguez, R. Romo, T. D. Sisk, G. Yanes-Arwayo. 2010. Impactos ecológicos por el uso del terreno en el funcionamiento de ecosistemas áridos y semiáridos. En Molina-Freaner, F. E. y Van Devender, T. R. (Eds.) *Diversidad biológica de Sonora*. UNAM, México. Pp 157-186.

Cody, M. L. 1999. Niche theory and plant growth form. *Vegetatio*, 97: 39-55.

Dai, Z., G. E. Edwards, M. S. B. Ku. 1992. Control of photosynthesis and stomatal conductance in *Ricinus communis* L. (castor bean) by leaf to air vapor pressure deficit. *Plant Physiology* 99: 1426-1434.

Davis, S. D., H. A. Mooney. 1986. Water use patterns of four co-occurring chaparral shrubs. *Oecologia* 70: 172-177.

Ehleringer, J. 1983. Ecophysiology of *Amaranthus palmeri*, a sonorant desert summer annual. *Oecologia* 57: 107-112.

Ehleringer, J. R. 1985. Annuals and perennials of warm deserts. En Chabot, B. F., H. A. Mooney (eds) *Physiological Ecology of North American Plant Communities*. Chapman and Hall, New York. Pp 162-180.

Evans, J. R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia* 78: 9-19.

Farquhar, G. D., S. von Caemmerer, J. A. Berry. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149: 78-90.

Field, C. B., Mooney, H. A. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. En Givnish, T. J. (Ed.) *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain. Pp 25-55.

Forseth, I. N., J. R. Ehleringer, K. S. Werk, C. S. Cook. 1984. Field water relations of Sonoran Desert annuals. *Ecology* 65(5): 1436-1444.

Hikosaka, K. 2004. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *Journal of Plant Research* 117: 481-494.

Jones, H. G. 1992. *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press. 2nd ed. Cambridge, United Kingdom.

Johnson, H. B. 1975. Gas-exchange strategies in desert plants. En: Gates, D. M. y R. B. Schmerl (Eds.) *Perspectives in biophysical ecology*. Ecological Studies 12. Springer-Verlag. New York. Pp 105-120.

Kattage, J., S. Díaz, S. Lavorel, I. C. Prentice, P. Leadley, G. Bónisch, 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. Zanna, C. Wirth. 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*, en prensa.

Körner, Ch., P. Bannister, A. F. Mark. 1986. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia* 69: 577-588.

Lambers, H., F. S. Chapin III, T. L. Pons. 2008. *Plant Physiological Ecology*. 2nd ed. Springer, New York.

Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. 3rd ed. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg, Germany.

Leverenz, J. W. (1987) Chlorophyll content and the light response curve of shade-adapted conifer needles. *Physiologia Plantarum* 71:20–29

Long, S. P., Hallgren, J. E. 1988. Medición de la asimilación de CO₂ por las plantas en el campo y el laboratorio. En: Coombs, J.; Hall, D. O.; Long, S. P. y Scurlock, J. M. O. (eds.) *Técnicas en Fotosíntesis y Bioproductividad*. Editorial Futura. Colegio de Posgraduados. México. Pp 52-78.

Maxwell, K., Johnson, G. N. 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51 (345): 659-668.

Mooney, H. A. 1972. The carbon balance of plants. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 3: 315-346.

Mooney, 1983. Carbon-gaining capacity and allocation patterns of mediterranean-climate plants. En Kruger F. J., D. T. Mitchell y J. U. M. Jarvis (Eds.) *Ecological studies*, Vol. 43: *Mediterranean-Type Ecosystems*. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg, Germany. Pp 103-119.

Mooney, H. A., C. Chu. 1983. Stomatal responses to humidity of coastal and interior populations of a californian shrub. *Oecologia* 57: 148-150.

Mooney, H. A., J. Ehleringer, J. A. Berry. 1976. High photosynthetic capacity of a winter annual in Death Valley. *Science* 194: 322-324.

Mooney, H. A., C. Field, C. Vásquez-Yanes, C. Chu. 1983. Environmental controls on stomatal conductance in a shrub of the humid tropics. *Proceedings of the National Academy of Sciences (Botany)* 80: 1295-1297.

Mooney, H. A., C. Field, W. E. Williams, J. A. Berry, O. Björkman. 1983. Photosynthetic characteristics of plants of a Californian cool coastal environment. *Oecologia* 57: 38-42.

Morison, J. I. L., R. M. Gifford. 1983. Stomatal sensitivity to carbon dioxide and humidity: a comparison of two C3 and two C4 grass species. *Plant Physiology* 71: 789-796.

Motzer, T., N. Munz, M. Küppers, D. Schmitt, D. Anhuf. 2005. Stomatal conductance, transpiration and sap flow of tropical montane rain forest trees in the southern Ecuadorian Andes. *Tree Physiology* 25: 1283-1293.

Nilsen, E. T., M. R. Sharifi, P. W. Rundel. 1984. Comparative water relations of phreatophytes in the Sonoran Desert of California. *Ecology* 65(3): 767-778.

Reich, P. B., A. W. Schoettle. 1988. Role of phosphorus and nitrogen in photosynthetic and whole plant carbon gain and nutrient use efficiency in eastern white pine. *Oecologia* 77: 25-33.

Reich, P. B., M. B. Walters, D. S. Ellsworth. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62(3): 365-392.

Reich, P. B., M. B. Walters, D. S. Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 13730-13734.

Reich, P. B., D. S. Ellsworth, M. B. Walters, J. M. Vose, C. Gresham, J. C. Volin, W. D. Bowman. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80(6): 1955-1969.

Rzedowsky, J. 2006. *Vegetación de México*. Primera edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Salisbury, F. B., C. W. Ross. 1993. Fisiología vegetal. Traducción al español. Grupo editorial Iberoamérica. México.

Seddon, G. 1974. Xerophytes, xeromorphs and sclerophylls: the history of some concepts in ecology. *Biological Journal of the Linnean Society* 6: 65-87.

Seeman, J. R., T. D. Sharkey, J. Wang, C. B. Osmond. 1987. Environmental effects on photosynthesis, nitrogen-use efficiency, and metabolite pools in leaves of sun and shade plants. *Plant Physiology* 84: 796-802.

Šesták, Z.; J. Catský, Jarvis, P. G. 1971. Plant photosynthetic production. Manual of methods. The Hague; Dr. W. Junk N. V. Publishers.

Shipley, B., M. J. Lechowicz, I. Wright, P. B. Reich. 2006. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* 87(3): 535-541.

Shreve, F., I. L. Wiggins. 1964. Vegetation and flora of the Sonoran desert. Stanford University Press. EUA.

Smith, S. D., R. K. Monson, J. E. Anderson. 1997. Physiological Ecology of North American Desert Plants. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg, Germany.

Teramura, A. H., W. G. Gold, I. Forseth. 1991. Physiological ecology of mesic, temperate woody vines. En Putz F. E. y H. A. Mooney (Eds.) *The Biology of Vines*. Cambridge University Press. Cambridge, Gran Bretaña. Pp 245-286.

Tezara, W., M. D. Fernández, C. Donoso, A. Herrera. 1998. Seasonal changes in photosynthesis and stomatal conductance of five plant species from a semiarid ecosystem. *Photosynthetica* 33(3): 399-410.

Thornley, J. H. M. 1976. Mathematical models in plant physiology: a quantitative approach to problems in plant and crop physiology. Academic Press. Nueva York, EUA.

Wang, J.; Xiang, D.; Zhang, L., Jia, L. 2007. A new principle photosynthesis capacity biosensor based on quantitative measurement of delayed fluorescence in vivo. *Biosensors and Bioelectronics*, 22: 2861-2868.

Warren, C. R., M. A. Adams. 2004. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. *Trends in Plant Science* 9(6): 270-274.

Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.

Wong, S. C., I. R. Cowan y G. D. Farquhar. 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature* 282: 424-426.

Wright, I. J., M. Westoby. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*, 155: 403-416.

Wright, I. J., P. B. Reich, 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.

Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. 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, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas, R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.

Wright, I. J., P. B. Reich, J. H. C. Cornelissen, D. S. Falster, P. K. Groom, K. Hikosaka, W. Lee, C. H. Lusk, Ü. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, D. I. Warton, M. Westoby. 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography* 14: 411–421.

Yoshie, F. 1986. Intercellular CO₂ concentration and water-use efficiency of temperate plants with different life-forms and from different microhabitats. *Oecologia* 68: 370-374.

Ziegler, H., K. H. Batanouny, N. Sankhla, O. P. Vyas, W. Stichler. 1981. The photosynthetic pathway types of some desert plants from India, Saudi Arabia, Egypt, and Iraq. *Oecologia* 48: 93-99.