

UNIVERSIDAD DE SONORA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y TECNOLÓGICAS

**ESTEQUIOMETRÍA Y FISIOLÓGIA ECOLÓGICA DE ATRIBUTOS FOLIARES EN
ESPECIES DOMINANTES EN ÁREAS PRIORITARIAS PARA LA
CONSERVACIÓN EN SONORA.**



TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA
CON OPCIÓN EN:
RECURSOS NATURALES TERRESTRES

PRESENTA:

JOSÉ EMILIO LÓPEZ PIÑA

Hermosillo, Sonora

Septiembre, 2016

Repositorio Institucional UNISON



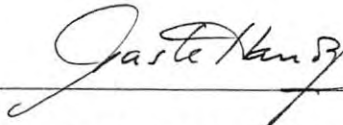
**"El saber de mis hijos
hará mi grandeza"**



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

FORMATO DE APROBACIÓN

Los miembros del Comité de Tesis designado para revisar la Tesis de José Emilio López Piña la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito para obtener el Título de Licenciado en Biología con Opción en Manejo de Recursos Terrestres.



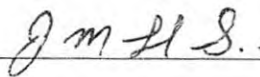
Dr. Alejandro Emilio Castellanos Villegas

Director de Tesis



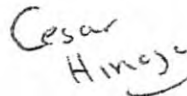
Dr. José Raúl Romo León

Sinodal Secretario



Dr. José Manuel Llano Sotelo

Sinodal



M.C. César Hinojo Hinojo

Suplente

DEDICATORIA

*Dedico este trabajo a mi hermosa familia,
quienes me han dado raíces para crecer, alas para volar y razones para volver*

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Sonora, así como al Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la misma institución, por brindarme la oportunidad de estudiar. A la Coordinación de la Licenciatura en Biología por los apoyos en mi formación profesional.

A mi maestro y director de tesis Dr. Alejandro Castellanos, por invitarme a trabajar con la gran familia que encontré en el Laboratorio de Ecofisiología Vegetal, por siempre estar dispuesto a ayudarnos y enseñarnos nuevos caminos en el mundo académico y personal, y por su gran corazón, muchas gracias.

A mi gran maestro y mi gran amigo M.C. César Hinojo, quien me adentró en el mundo de las plantas, y porque siempre me ha mostrado la infinidad de vertientes que existen en el mundo de la ciencia, por compartir lo que sabe y por siempre ofrecerme su inigualable amistad.

A mis sinodales Dr. José Llano y Dr. Raúl Romo, por su compañía, enorme ayuda en el laboratorio, por sus recomendaciones, ideas, consejos y sus grandes enseñanzas.

A todos mis maestros, por todo su esfuerzo, dedicación, tiempo y grandes consejos que me han guiado a mi y a mis compañeros. Gracias especialmente a mis maestros Dr. Alf Meling, Dr. Manuel Grijalva Chon, Dra. Reyna Castillo y al Biol. Rigoberto López, siempre agradeceré su amistad, y sobretodo sus enseñanzas fuera del aula.

A mis amigos y compañeros del Laboratorio de Ecofisiología Vegetal, por convertirse en la otra familia del día a día durante esta etapa de nuestras vidas, Carolina, Lupita, Tere, Diana, Fabby, Karen, Lara, Romeo, Marcopolo, Chimo y Nacho, gracias por los buenos ratos, las risas y por su ayuda. Gracias a Marina y Crystal quienes también me ayudaron mucho en el laboratorio. A Hernán Celaya, quien también fue un gran maestro en el campo, por su amistad y sus valiosas enseñanzas sobre la naturaleza.

Nuevamente gracias al Dr. Alejandro Castellanos, a Romeo, Carolina y Karen por ser quienes me ayudaron principalmente en las salidas de campo y en las colectas, gracias por las historias y las aventuras que pasamos.

A mi gran amigo de vida Luis, gracias por todos estos años de estar conmigo y estrecharme la mano en todo momento.

A mis amigos: Andres Raso, Yaredh, Isai, Victor, Leo, Pablo, Carlos, Paúl, Bernardo, y María, valoro mucho su gran amistad. A Pedro Daniel por compartir tantas cosas conmigo, por la ayuda y amistad. Gracias también a mi amiga Carow, por muchos años de amistad. A Emi, por tantas cosas, por mostrarme aspectos muy interesantes en la Biología.

CONTENIDO

FORMATO DE APROBACIÓN	i
DEDICATORIA	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
CONTENIDO	v
LISTA DE TABLAS	vii
LISTA DE FIGURAS	ix
I. RESUMEN	1
II. INTRODUCCIÓN	2
III. ANTECEDENTES	5
III.1. Atributos Funcionales y Foliare	5
III.2. Fluorescencia	7
III.2.1. Medición de la fluorescencia	10
III.2.2. Importancia del nitrógeno en la maquinaria fotosintética	11
III.3. Estequiometría Ecológica	12
III.3.1. Relación de ecofisiología y estequiometría y las especies de plantas en las zonas áridas	16
IV. JUSTIFICACIÓN	17
V. HIPÓTESIS	18
VI. OBJETIVOS	19
VI.1. Objetivo General	19
VI.2. Objetivos Particulares	19
VII. Metodología	20
VII.1. Área de Estudio	20
VII.1.2 Caracterización de la aridez de los polígonos de estudio	21
VII.2. Muestreo de Vegetación	23
VII.2.1. Área Foliar Específica	24
VII.2.2. Fluorescencia de la clorofila	24
VII.2.3. Contenido de nitrógeno foliar y cocientes estequiométricos	25
VIII. RESULTADOS	27

LISTA DE TABLAS

Tabla I	Ubicación geográfica, elevación (msnm), tipo de vegetación y clima de los puntos de muestreo.	22
Tabla II	Estaciones climatológicas del Servicio Meteorológico Nacional (SMN), así como su localización geográfica y el Área Prioritaria para las cuales fueron consideradas.	23
Tabla III	Fechas en las cuales se llevaron acabo los muestreos y colectas de vegetación	23
Tabla IV	Valores del índice de aridez de las estaciones del SMN así como su clasificación según la UNESCO, para más información de las estaciones ver la Tabla III.	28
Tabla V	Listado de las especies muestreadas, así como sus respectivas formas de vida, tipo de follaje y tipo de hoja.	29
Tabla VI	Valores del AFE de las especies agrupadas por forma de vida y tipo de follaje, los datos se presentan de menor a mayor acompañados de la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).	33
Tabla VII	Valores del AFE promediado por cada sitio de muestreo. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).	35
Tabla VIII	Valores promedio y desviación estándar del AFE para cada área prioritaria y para cada especie muestreada dentro de cada área.	37
Tabla IX	Valores del rendimiento cuántico del Fotosistema II (F_v/F_m) de cada especie agrupados por forma de vida. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).	40
Tabla X	Valores del F_v/F_m promediado por cada sitio de muestreo. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).	42
Tabla XI	Valores de F_v/F_m promediado por cada área prioritaria y para cada especie muestreada dentro de cada área prioritaria para la conservación.	44
Tabla XII	Valores del C y N foliar de cada especie agrupados por forma de vida.	49

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 Esquema del proceso de captación de luz por parte de los fotosistemas y los primeros mecanismos que ocurren en la fotosíntesis tras la absorción de fotones por parte del Fotosistema II. Modificado de Miller y Levine (2010). 9
- Figura 2 Mapa de las 4 áreas prioritarias para la conservación así como los puntos de muestreo dentro de cada polígono (Tabla I). Fuente: Arriaga et al. (2002). 20
- Figura 3 Mapa de los polígonos de las Áreas Prioritarias para la Conservación así como la ubicación de las estaciones climatológicas del Servicio Meteorológico Nacional (SMN). 27
- Figura 4 Grafica de barras del número de especies por formas de vida, las especies por las que se componen se describen en la Tabla V. 31
- Figura 5 Diagrama de cajas del área foliar de las especies estudiadas(m^2/kg^{-1}) agrupadas por forma de vida. La línea blanca indica la media, la línea negra la mediana y el número en la parte superior de cada caja indica la cantidad de muestras. 32
- Figura 6 Gráfica del área foliar de las especies estudiadas(m^2/kg^{-1}) agrupadas por los sitios de estudio. La línea blanca indica la media, la línea negra la mediana y el número en la parte superior de cada caja indica la cantidad de muestras. 34
- Figura 7 Gráficas del área foliar de las especies colectadas en mayor sitios de muestreo, en el eje de las x se enumeran los sitios de muestreo y en el eje de las y los valores del AFE (hay que destacar que las escalas entre una especie y otra son distintas). 36
- Figura 8 Diagrama de cajas del rendimiento cuántico del PSII (F_v/F_m) de las especies. La línea blanca indica la media, la línea negra la mediana y el número en la parte superior de cada caja indica la cantidad de muestras. 39
- Figura 9 Diagrama de cajas del rendimiento cuántico del PSII (F_v/F_m) agrupados por sitios de muestreo. La línea blanca indica la media, la línea negra la mediana y el número en la parte superior de cada caja indica la cantidad de muestras. 41
- Figura 10 Gráficas del rendimiento cuántico del PSII las especies colectadas en mayor sitios de muestreo, en el eje de las x se enumeran los sitios de muestreo y en el eje de las y los valores del F_v/F_m (hay que destacar que las escalas entre una especie y otra son distintas). 43
- Figura 11 Cambio en el rendimiento cuántico del PSII de condiciones en oscuridad y de luz, por cada especie estudiada. 46

I. RESUMEN

Los atributos foliares, son aquellas características individuales de cada planta, que nos permiten identificar sus diferentes capacidades y estrategias de adquirir, usar y conservar recursos, siendo esto de gran interés e importancia puesto estas características influyen no solamente en el crecimiento y, por ende, en la fisiología de las especies, sino también influyen en procesos a nivel comunidad. Las características morfo-fisiológicas y bioquímicas de las especies vegetales encontradas en sitios áridos, como lo es gran parte de Sonora y México, han sido poco estudiadas puesto que la mayoría de estas características ecofisiológicas y estequiométricas son desconocidas. Los atributos utilizados en este trabajo tales como el área foliar específica, concentración de nitrógeno foliar y fluorescencia buscaron comprender como se comportan estas características de manera natural en las especies dominantes de 4 áreas prioritarias para la conservación de Sonora. Nuestros resultados mostraron una amplia diversidad de estrategias presentes en las 26 especies de plantas dominantes, así también como una importante plasticidad en algunas especies en términos del comportamiento de cada atributo estudiado aquí. La dominancia desde herbáceas, cactáceas y un subarbustos, hasta arboles y arbustos perennifolios y caducifolios reflejan la gran diversidad de estrategias y de fisionomías presentes en Sonora. Nuestros resultados mostraron la tendencia al aumento en los valores de los atributos medidos de los sitios áridos a húmedos. También se observó correlación positiva entre la concentración de N foliar y el rendimiento cuántico del PSII, así como una correlación negativa del rendimiento cuántico con el cociente C:N. También se encontró una correlación negativa entre el área foliar específica con el contenido de Nitrógeno por área foliar (gN/m^2) con el cociente C:N. Encontramos amplia diversidad de atributos foliares dada su variación intraespecífica, reemplazo de dominantes y la presencia de especies con distribución amplia (invasoras) ó restringida.

alteración en procesos importantes en los ecosistemas desde flujos de energía, ciclos biogeoquímicos y la tasa con la que ocurren estos procesos hasta la pérdida de biodiversidad (Castellanos et al., 2010).

Si bien los organismos están adaptados a las condiciones en donde se encuentran y son esencialmente capaces de prosperar en condiciones adversas, existen ciertos patrones observables en la vegetación siendo ciertas características predecibles respecto al ambiente donde se encuentran (Schimper, 1903; Wright y Sutton-Grier, 2012), tal es el caso de ciertas adaptaciones fisiológicas y morfológicas visibles bajo condiciones climáticas similares. Los atributos foliares, por ejemplo, siguen una tendencia conforme aumenta la aridez, como lo es la disminución de superficie foliar, superficies cerosas y con pubescencias (González-Medrano, 2012) con el fin de disminuir los rayos incidentes del sol sobre la superficie. Dichas características son en cierto grado esenciales para sobrevivir en ecosistemas áridos, puesto que la mayoría de las plantas viven cerca de sus límites de tolerancia a veces de más de una variable climática como la precipitación, temperatura y humedad entre otras (Whitford, 2002).

Una variable ambiental importante a la cual las plantas se han tenido que adaptar son las altas dosis de radiación solar que aumentan la entrada de luz a las plantas, elevan la temperatura de las hojas y debido a esto aumenta la transpiración (González-Medrano, 2012), generando otra presión denominada estrés hídrico, siendo otro factor selectivo a las cuales las plantas se enfrentan. El problema de las altas dosis de radiación radica en que no todo los fotones que inciden en los órganos fotosintéticos pueden ser usados en la fotoquímica de la fotosíntesis y bajo un exceso de fotones la planta tiene que disipar esta energía, de lo contrario esto conduce a la fotoinhibición y un daño general en las membranas fotosintéticas (Lambers et al., 2008). Una manera sencilla de conocer el estado del aparato fotoquímico de la fotosíntesis es por medio de la fluorescencia, cuya medición nos permite conocer el rendimiento cuántico del Fotosistema II, que es la proporción de luz absorbida por la clorofila localizada en dicho fotosistema que se usa en la fotoquímica (Maxwell y Johnson, 2000), que bajo condiciones de estrés, el rendimiento cuántico tiende a (0), y tiende a 0.9 en condiciones favorables.

III. ANTECEDENTES

III.1. Atributos Funcionales y Foliare

Los atributos funcionales son aquellas características morfo-fisiológicas y fenológicas que influyen en el establecimiento, supervivencia, reproducción y productividad de los organismos. Esos atributos, en ocasiones se relacionan con la capacidad de adquirir, usar y conservar recursos, es decir, influyen en el crecimiento y por ende, en su fisiología (Reich et al., 2003; Violle et al, 2007), por lo que también, estas características son consideradas adaptaciones evolutivas o ecofisiológicas (de Bello et al., 2010). En algunas ocasiones, estos atributos son cuantitativos ó cualitativos de tal manera que son comparativos entre especies (Schellberg y Pontes, 2012).

Una de las ventajas de trabajar con atributos funcionales y en nuestro caso particular atributos foliares es que algunos son relativamente fáciles de medirse en campo (Reich et al., 1997). Lavorel y Garnier (2002) consideran que existen atributos suaves y duros, donde evidentemente los suaves son fáciles de medir para un gran número de especies (aunque no necesariamente se refleja un mecanismo funcional específico) y sitios, en cambio los duros son menos accesibles aunque con un rol funcional directo. Los atributos funcionales más comunes utilizados son: vía fotosintética, tasa fotosintética, fluorescencia, tasa de germinación, tasa de crecimiento relativo, tiempo de vida de hoja, área foliar específica, contenido de nitrógeno foliar y formas de vida, por mencionar algunos (Shellberg y Pontes, 2012).

La variación de ciertos atributos normalmente se asocian con formas de vida similares incluso con estrategias utilizadas por las plantas en climas similares (Westoby y Wright, 2006). Sin embargo, el clima (y en general las condiciones ambientales) es considerado solo uno de los filtros que vinculan los atributos con ciertas condiciones pudiendo existir otros filtros como interacciones y perturbaciones dentro de las comunidades (Díaz et al., 1998). Por ejemplo, Reich y colaboradores (2003) notaron que especies de sitios áridos difieren de sitios más húmedos en básicamente 4 aspectos destacables: presentan mayor contenido de N y P

características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento, pueden ser utilizados para monitorear y predecir cambios en la composición de comunidades, por ejemplo en respuesta al cambio global. Básicamente los atributos son utilizados como una herramienta comparativa y predictiva de respuesta a cambios en la flora o de especies desplazadas (Díaz et al, 1998; Wright y Sutton-Grier, 2012).

III.2. Fluorescencia

La fluorescencia como atributo funcional ha sido relativamente poco utilizado. El estudio del fenómeno de la fluorescencia remonta sus orígenes al siglo XIX, cuando Pelletier y Caventou aislaron la molécula de la clorofila entre 1817 y 1818. Un par de años después, en 1845, John Herschel describió un fenómeno al que acuñó “the epipolic dispersion of light” algo así como: dispersión epipólica de la luz, que básicamente constituía lo que hoy conocemos como fluorescencia (Glazebrook, 1883). El término de fluorescencia fue propuesto 7 años después que Herschel, por George Gabriel Stokes en 1852, cuyos experimentos en muestras orgánicas e inorgánicas demostraron que existía una cierta proporción de emisión de luz tras la absorción de esta, también observó que la longitud de onda emitida era mayor que la luz de excitación (Valeur y Berberan-Santos, 2012).

Pero no fue sino hasta en 1931 con la publicación de Kautsky y Hirsh que comenzó el estudio y gran desarrollo del papel de la fluorescencia en el proceso de fotosíntesis. Kautsky y Hirsh observaron que al exponer a la luz una muestra fotosintética adaptada a la oscuridad la fluorescencia de la muestra producía un rápido ascenso para posteriormente caer y tras unos segundos estabilizarse (visto en Strasser et al., 2000). Esta publicación considerada un hito en la historia de la fotosíntesis y uno de los primeros pasos y un importante punto de referencia en el estudio de la clorofila (Govindjee, 1995) fue la que dió origen a todo un campo dentro de la fisiología de plantas y en general de la botánica y de la ciencia en general. Sin embargo, ¿cuál es el papel de la luz en la fotosíntesis y que tiene que ver con la fluorescencia?

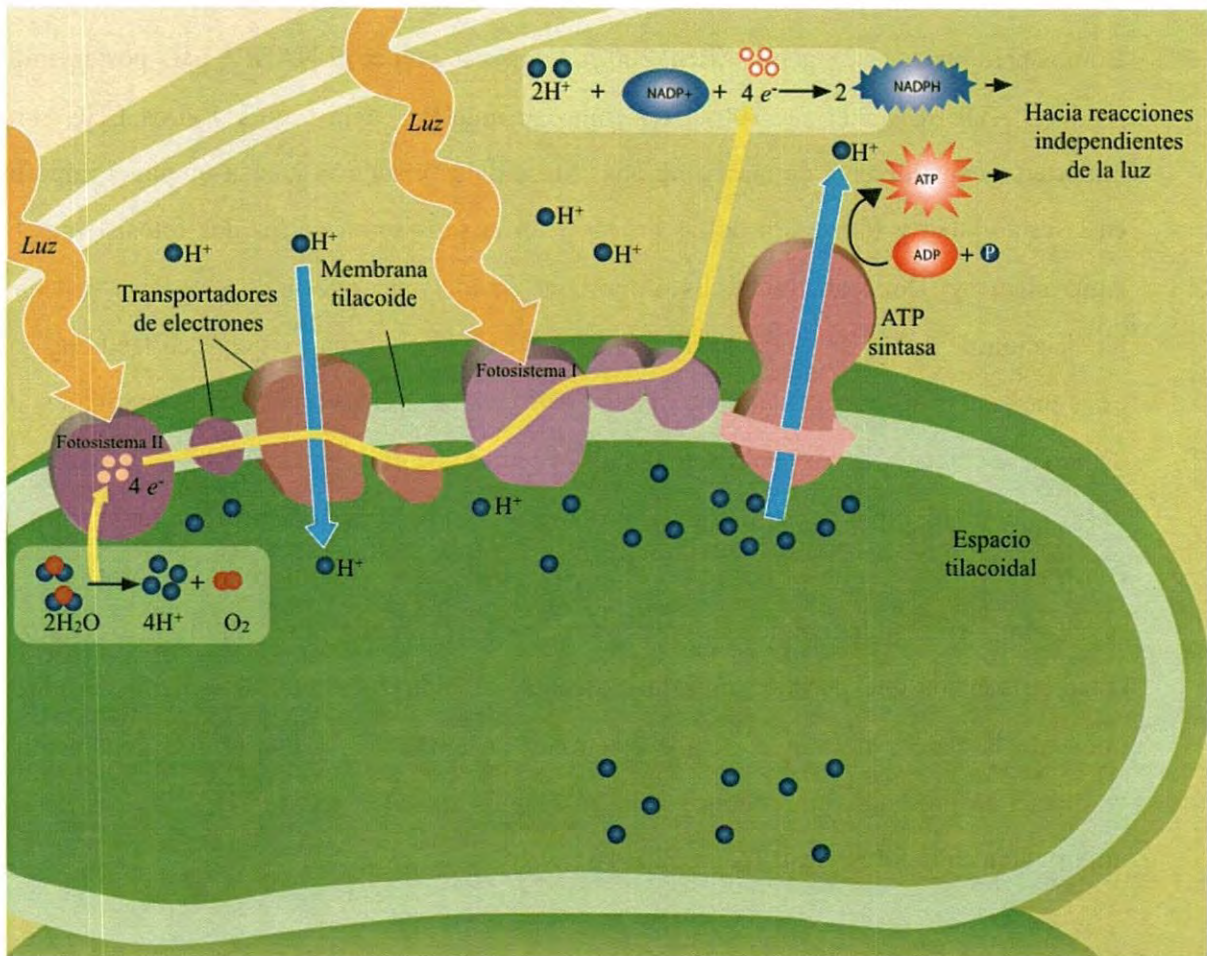


Figura 1. Esquema del proceso de captación de luz por parte de los fotosistemas y los primeros mecanismos que ocurren en la fotosíntesis tras la absorción de fotones por parte del Fotosistema II. Tomado de Miller y Levine (2010).

que conducen a estrés tales como altas temperaturas, sequías, baja disponibilidad de nutrientes entre otros afectan la función de los fotosistemas (especialmente el PSII) de manera que modifica dicha emisión de los fotones en forma de fluorescencia (González et al., 2008). Sin embargo la cuantificación de dichos fotones nos permite conocer el rendimiento cuántico del Fotosistema II, que es la proporción de luz absorbida por la clorofila localizada en dicho fotosistema y además puede conocerse la tasa de transporte de electrones líneal que también es un indicador de la fotosíntesis (Maxwell y Johnson, 2000).

La luz que es canalizada para fotosintetizar es absorbida por los complejos antena de recolección de luz (LHC por sus siglas en inglés, Light-Harvesting Complex), que redistribuye dicha energía en los 2 fotosistemas (I y II), oxida el agua en oxígeno de donde son tomados los

de medir la fluorescencia que es por inducción por excitación modulada es un poco más compleja y consta de un fluorímetro con 4 fuentes de luz distintas que determinan distintos parámetros cuya finalidad es finalmente calcular el rendimiento cuántico del Fotosistema II y el transporte de electrones (ETR).

III.2.2. Importancia del nitrógeno en la maquinaria fotosintética

Aproximadamente 75% del contenido de nitrógeno de las hojas se encuentra en los cloroplastos (Shangguan et al., 2000), lo cual evidentemente es utilizado en la síntesis de compuestos por el aparato fotosintético. De hecho, es bien conocida la relación entre el contenido de nitrógeno foliar y la tasa de fotosíntesis (Field y Mooney, 1986). Algunos autores (principalmente con un enfoque agronómico) han demostrado que las variaciones de nitrógeno pueden modificar el rendimiento cuántico del PSII (Fv/Fm) así como la fluorescencia fotoquímica y no fotoquímica (Verhoeven et al., 1997; Shangguan et al., 2000; Jin et al., 2015). Terashima y Evans (1988) hicieron un profundo análisis en espinaca (*Spinacia oleracea*) en donde observaron que la irradiancia tenía un efecto inexorable en los componentes fotosintéticos tales como la cantidad de tilacoides y junto con el nitrógeno la irradiancia influía directamente en la actividad de la RuBisCO, aumentando la cadena de transporte de electrones con el incremento de nitrógeno, pero disminuyendo con la irradiancia. Por otro lado Khamis et al. (1990) trabajando con especímenes de maíz (*Zea mays*) evidenciaron nuevamente los efectos de las altas dosis de irradiancia y la deficiencia de nitrógeno sobre la asimilación de CO₂ así como una marcada disminución del rendimiento cuántico del Fotosistema II (Fv/Fm). Lu y Zhang (2000) llegaron a los mismos resultados dejando en claro que las plantas deficientes de N muestran una mayor susceptibilidad a la fotoinhibición cuando son expuestas a altas dosis de irradiancia.

Un aspecto interesante observado por Khamis et al. (1990), así como por Ciompi et al. (1996) es que individuos con tratamientos con deficiencia de nitrógeno aumentan la fotosíntesis, quienes interpretan que las plantas con tal estrés son más eficientes en términos

leyes de balance de materia, termodinámica y energía (Moe et al., 2005). De hecho el flujo de energía y el ciclo de nutrientes son principios fundamentales y unificadores de la teoría de ecosistemas (Lotka, 1925; Margalef, 1963; Odum, 1968).

La estequiometría ecológica como tal nace del trabajo de Alfred Redfield, cuyos descubrimientos evidenciaron que las proporciones atómicas del C, N y P en las partículas marinas y en fitoplancton eran constantes a lo largo de varias regiones de los océanos, otra manera de decirlo es que cada vez que graficaba la composición de uno de estos elementos frente a otro, las proporciones eran constantes: $C_{106} : N_{16} : P_1$ es decir, por cada átomo de fósforo existen 16 de N y 106 de C (Redfield, 1958). Este descubrimiento es una referencia obligada en la estequiometría ecológica pues a raíz de esto, surge el interés, principalmente por investigadores como Robert Sterner y James Elser (2002) de buscar tales patrones en otros ecosistemas. De manera general el objetivo de la estequiometría ecológica es buscar y conocer cuanta variación de las dinámicas ecológicas pueden ser exitosamente explicadas conociendo la naturaleza química de la vida, puesto que conociendo la composición elemental de los participantes en las interacciones ecológicas, esto nos permitiría de alguna forma reconocer patrones que revelen nuevas características de la biogeoquímica y ecología global (Elser et al., 1995; Sterner y Elser, 2002). Para lograr tal objetivo tan ambicioso, lo ideal sería tener datos de mediciones directas de C, N y P en múltiples ecosistemas y en diferentes componentes bióticos y a lo largo de diferentes tipos de hábitats y a través de gradientes (de humedad, productividad, climáticos, altitud, latitud entre otros), más sin embargo, tales datos son aún raros (Sterner y Elser, 2002).

La importancia de estos tres elementos radica en que a pesar de que se han documentado que alrededor de 90 elementos se encuentran en organismos vivos, básicamente estos elementos (el C, N y P, junto con el H y O) conforman el 99% de la biomasa (Sterner y Elser, 2002), debido a que estos elementos conforman los esqueletos de la mayoría de las biomoléculas. Particularmente en las plantas se encuentran alrededor de 30 elementos y de hecho, únicamente el carbono (C), constituye un 50% de la masa seca de las plantas (Ågren, 2008). Si bien no profundizaremos en el papel del fósforo, también es considerado un elemento de suma importancia en los organismos vivos, pues las moléculas más ricas de este

según cambien factores ambientales, puesto que si la temperatura cambia todos los procesos deben transformarse teniendo como resultado un “incremento crítico de N : P en una baja tasa de crecimiento relativo y un decrecimiento de N : P con una alta tasa de crecimiento relativa”, sin embargo parece solo afectar mínimamente en ecosistemas naturales (Ågren, 2008). Reich y Oleksyn (2004) también demostraron que el cociente N : P incrementa según aumenta la temperatura media anual pero disminuye la cantidad de N y P así como con el cociente C : N. Un factor influenciado por la baja tasa de nutrientes y por ende de la fotosíntesis es la tasa de crecimiento relativo la cual se ha observado que disminuye, (Chapin, 1980; Ågren, 2008) pero incrementa los valores N : C y P : C. La variación en la estequiometría de estos elementos también depende de la competencia, pues un buen competidor por lo general tendrá bajos requerimientos para tal nutrientes y desarrollará un alto cociente C:nutriente cuando dicho nutriente es escaso (Sterner y Elser, 2002).

Virtualmente la disponibilidad de nutrientes tiene 2 efectos en la concentraciones de nutrientes en las hojas: puede incrementar las concentraciones dentro de las especies (cuando uno se vuelve limitante), o bien puede llevar a cambios en la composición de especies en la comunidad (Aerts y Chapin, 2000). Los sitios pobres de nutrientes son generalmente dominados por especies de lento crecimiento con bajas concentraciones de nutrientes en las hojas (notablemente perennifolias) y al incrementar los niveles de disponibilidad de nutrientes estas especies son reemplazadas por herbáceas y gramíneas y/o por arbustos y árboles perennifolios (Aerts, 1995; Aerts y Chapin, 2000). El follaje de las plantas tienen especialmente altas proporciones de C:nutriente, reflejando una gran asignación de C y pocos nutrientes, sin embargo es necesario como material estructural para alcanzar un gran tamaño e integridad y sostén en el aire (Sterner y Elser, 2002). De hecho las concentraciones de nutrientes en las hojas son un importante determinante del funcionamiento de las especies a nivel ecosistema en sus respectivos hábitats (Aerts y Chapin, 2000).

Se ha encontrado relación también entre atributos foliares y el uso de nutrientes: plantas que presentan altos valores de área foliar específica (AFE) y alto contenido de nitrógeno foliar (CNF) son encontrados en ambientes con alto contenido de nutrientes, mientras que ocurre lo contrario en ambientes carentes de nutrientes, es decir, bajos valores de

IV. JUSTIFICACIÓN

La sequía y alta irradiación que caracterizan las zonas áridas provocan en las plantas condiciones de estrés hídrico y lumínico, siendo disminuidas por algunos atributos funcionales que tienen un efecto en la adecuación de los organismos ante un ambiente determinado, logrando reducir estas condiciones de estrés a las cuales están sometidas. En un gradiente de aridez es posible encontrar una amplia gama de especies, asociaciones y de estrategias morfo-fisiológicas y bioquímicas (Castellanos, 1992). Aunado al hecho de que los atributos funcionales permiten entender patrones adaptativos, y a que los patrones globales del N foliar no han sido bien caracterizados en zonas áridas (Reich y Oleksyn, 2004), este trabajo contribuirá a conocer y fundamentar cómo se comportan y modifican las especies tanto morfo-fisiológicamente y bioquímicamente bajo condiciones de aridez y siguiendo un gradiente de aridez, y respaldar cómo la fisiología juega un rol importante en la concentración de elementos y la estequiometría ecológica en plantas de zonas áridas (Sterner y Elser, 2002).

VI. OBJETIVOS

VI.1. Objetivo General

Determinar como se comportan los atributos funcionales y cocientes estequiométricos en especies dominantes de 4 áreas prioritarias para la conservación de Sonora.

VI.2. Objetivos Particulares

- Determinar cómo son y cómo se modifican los atributos foliares y funcionales en especies dominantes de comunidades vegetales de cuatro regiones prioritarias para la conservación en Sonora.
- Determinar las diferencias en fluorescencia de las hojas en las mismas especies dominantes.
- Determinar cómo son y cómo se modifican los cocientes estequiométricos de C:N presentes en las hojas de las especies dominantes de cuatro regiones prioritarias para la conservación en Sonora.
- Determinar si existe alguna relación entre los atributos foliares, y funcionales como la fluorescencia con los cocientes estequiométricos encontrados en las especies estudiadas.

ganadería, agricultura, caza deportiva, minería entre otras (Castellanos et al, 2010), concediéndonos de esta manera sitios sin aparente perturbación, otros con poca perturbación (visible extracción de leña, presencia de especies exóticas, presencia de ganado) y finalmente otros transformados a sabanas de zacate Buffel (*Cenchrus ciliaris*).

Los 13 sitios de muestreo abarcaron 5 tipos de vegetación distintos: Matorral desértico micrófilo, Mezquital xerófilo, Matorral subtropical, Selva baja caducifolia y Pastizal inducido. Tales sitios también abarcaron 6 climas diferentes localizados desde 126 hasta 1205 metros sobre el nivel del mar (Tabla I).

VII.1.2 Caracterización de la aridez de los polígonos de estudio

Se determinó la aridez de las áreas prioritarias para la conservación utilizando datos de 5 estaciones climatológicas del Servicio Meteorológico Nacional (SMN). Se utilizaron las normales climatológicas correspondientes a las temperaturas máximas, mínimas, medias y precipitaciones en un periodo de 1951 al 2010.

Fue utilizado el índice de aridez de Meigs (P/ET_0) utilizando la fórmula simplificada de Hargreaves y Samani (1985) para el cálculo de la evapotranspiración:

$$ET_0 = 0.0023 (t_{med} + 17.78) R_0 * (t_{max} - t_{min})^{0.5}$$

Donde ET_0 es la evapotranspiración potencial diaria, R_0 es la radiación solar extraterrestre, t_{med} es la temperatura media diaria, t_{max} la temperatura diaria máxima y t_{min} temperatura diaria mínima. También se utilizó la clasificación de la UNESCO (1977) para determinar el grado de aridez según los valores obtenidos en dicho índice.

Las estaciones climatológicas fueron seleccionadas por localizarse dentro de las áreas prioritarias o por su cercanía a los sitios de muestreo. En la Tabla número II se enlistan las estaciones y se indican las áreas que caracterizan.

Tabla II. Estaciones climatológicas del Servicio Meteorológico Nacional (SMN), así como su localización geográfica y Área Prioritaria para las cuales fueron consideradas.

Estación	Clave del SMN	Localización	Área Prioritaria
Puerto Libertad	00026071	N 29.908889 O -112.6850	Sierra Seri
La Colorada	00026261	N 28.768611 O -110.76944	Sierra Libre
Pueblo de Alamos	00026199	N 29.204444 O -110.14027	Sierra Mazatán
Mazatán	00026052	N 29.003611 O -110.13777	Sierra Mazatán
Mazocahui	00026198	N 29.540833 O -110.11944	Cañada Mazocahui

VII.2. Muestreo de Vegetación

En cada sitio de muestreo se realizó el método de relevé, que consiste básicamente en la determinación de la cobertura-dominancia vegetal de las especies dominantes y además considera especies de plantas presentes (Podani, 2006). Los muestreos de vegetación se llevaron a cabo en el periodo comprendido entre septiembre y noviembre del 2014 como se aprecia en la tabla III.

Tabla III. Fechas en las cuales se llevaron a cabo los muestreos y colectas de vegetación.

Sitios	Fecha de Muestreo
1 - 2	4 de noviembre
3 - 4	25 de septiembre
5 - 7	5 de septiembre
8 - 10	11 de octubre
11	4 de octubre
13 - 14	17 de octubre

fotones emitidos como fluorescencia después de saturar los centros de reacción. Inmediatamente después se realizaron dos mediciones consecutivas con el fin de conocer como se comportan los centros de reacción después de haber sido iluminados.

Estas mediciones fueron hechas utilizando un equipo portátil Handy PEA (Hansatech, Inglaterra), el cual puede medir y almacenar las mediciones en tiempo real. Posee un sensor compuesto de tres LED's capaces de emitir un haz de luz con longitud de onda de 650 nm, perceptible para los cloroplastos.

Este equipo mide distintos parámetros como: la emisión de fotones por la clorofila excitada en el Fotosistema II (F_o), la fluorescencia máxima de la clorofila a una intensidad de luz continua (F_m), la fluorescencia variable (F_v) obtenida de $F_o - F_m$ y el tiempo en que ocurre la máxima fluorescencia (T_{fm}). Sin embargo el parámetro de mayor importancia obtenido por este equipo es F_v/F_m , que indica el rendimiento cuántico del Fotosistema II, que también es considerado un indicador de la fotosíntesis, útil en la comparación del desempeño de distintas especies.

VII.2.3. Contenido de nitrógeno foliar y cocientes estequiométricos

Además de colectarse hojas para determinar el área foliar específica, también fueron colectadas hojas con el fin de conocer su contenido de nitrógeno y carbono. Previo al análisis de contenido de nitrógeno fue necesario homogeneizar las hojas por individuo colectado, por lo que las muestras fueron procesadas en un molino Wiley con una malla de 20 mesh, para posteriormente proceder a las determinaciones de carbono y nitrógeno.

Para cuantificar el contenido de carbono y nitrógeno totales en las hojas se utilizó el analizador elemental PerkinElmer 2400 Series II CHNS/O, el cual se basa en el método de Pregl-Dumas que consiste en el análisis de un compuesto orgánico, donde una muestra previamente pesada es colocada en una cápsula especial y es sometida a altas temperaturas en presencia de oxígeno puro (Rouessac y Rouessac, 2013). Esta muestra al someterla a altas temperaturas (aproximadamente 950 °C) dentro de la zona de combustión (en presencia de

VIII. RESULTADOS

VIII.1. Aridez de los Sitios de Estudio

Se obtuvieron un total de 13 sitios de muestreo localizados desde la región Oeste, atravesando la parte central, dirigiéndose hasta la región Centro-Este del estado de Sonora. Dichos sitios fueron enumerados en dirección Oeste-Este con el propósito de representar de mejor manera un gradiente de aridez, de esta manera el sitio 1 se convierte en el sitio más árido y conforme aumenta el número de sitio también lo hace la disponibilidad de agua, debido al gradiente que se forma de manera natural consecuencia de las esporádicas precipitaciones en la parte Noroeste del estado (Castellanos, 1992). Las estaciones utilizadas para la caracterización de la aridez fueron escogidas según su proximidad a los sitios de muestreo como se puede apreciar en la Figura 3.

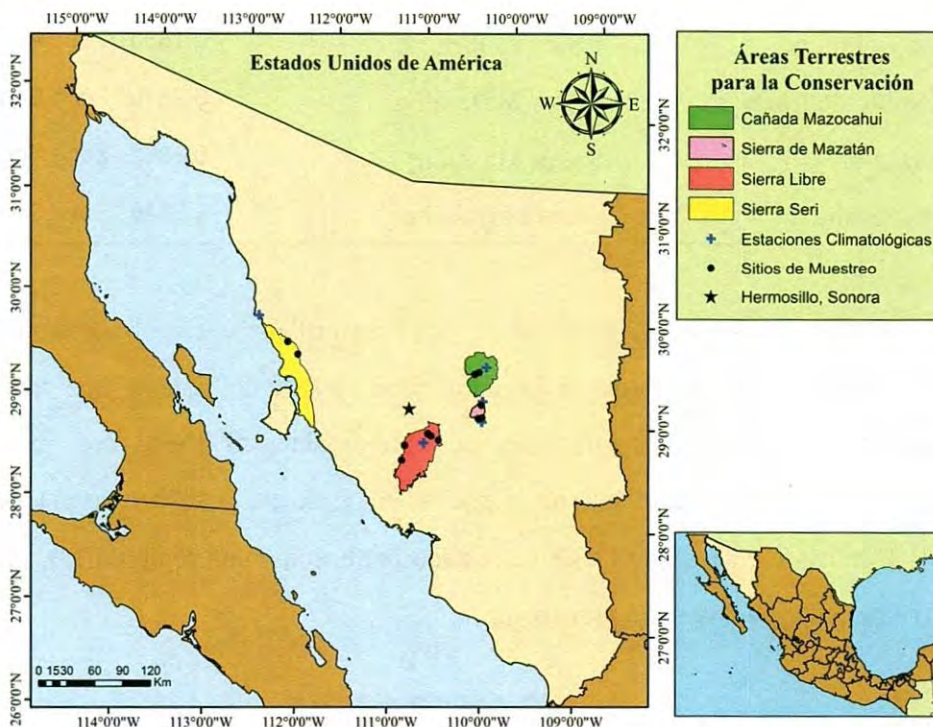


Figura 3. Mapa de los polígonos de las Áreas Prioritarias para la Conservación así como la ubicación de las estaciones climatológicas del Servicio Meteorológico Nacional (SMN).

VIII.2. Especies Muestreadas

Se colectaron un total de 26 especies diferentes, todas ellas consideradas en cada sitio de muestreo. Dichas especies dominaron la fisonomía de la vegetación, abarcando el estrato arbóreo, arbustivo, subarbustivo y en algunos casos dominaron algunas cactáceas, así como también un pasto (*Cenchrus ciliaris*) y una especie herbácea (*Abutilon abutiloides*). Fueron incluidas especies con follaje perennifolio y caducifolio así mismo con hojas simples, compuestas y crasas (Tabla V). En el Apéndice I, se enlistan las especies estudiadas, así como los sitios donde fueron colectadas y a la área prioritaria para la conservación a la cual pertenecen.

Tabla V. Listado de las especies muestreadas, así como sus respectivas formas de vida, tipo de follaje y tipo de hoja.

ESPECIES	FORMA DE VIDA	TIPO DE FOLLAJE	TIPO DE HOJA
<i>Abutilon abutiloides</i>	Herbácea	Caducifolio	Simple
<i>Acacia cochliacantha</i>	Arbustiva	Caducifolio	Compuesta
<i>Acacia cymbispina</i>	Arbustiva	Caducifolio	Compuesta
<i>Ambrosia cordifolia</i>	Subarbustiva	Caducifolio	Simple
<i>Ambrosia deltoidea</i>	Subarbustiva	Caducifolio	Simple
<i>Bursera laxiflora</i>	Arbórea	Caducifolio	Compuesta
<i>Caesalpinia palmeri</i>	Arbustiva	Caducifolio	Compuesta
<i>Cassia biflora</i>	Arbustiva	Caducifolio	Compuesta
<i>Celtis pallida</i>	Arbustiva	Perennenifolio	Simple
<i>Cenchrus ciliaris</i>	Pasto	Caducifolio	Simple
<i>Cercidium microphyllum</i>	Arbórea	Caducifolio	Compuesta
<i>Cylindropuntia fulgida</i>	Cactácea	Perennenifolio	Crasa
<i>Cylindropuntia versicolor</i>	Cactácea	Perennenifolio	Crasa
<i>Croton sonorae</i>	Arbustiva	Caducifolio	Simple

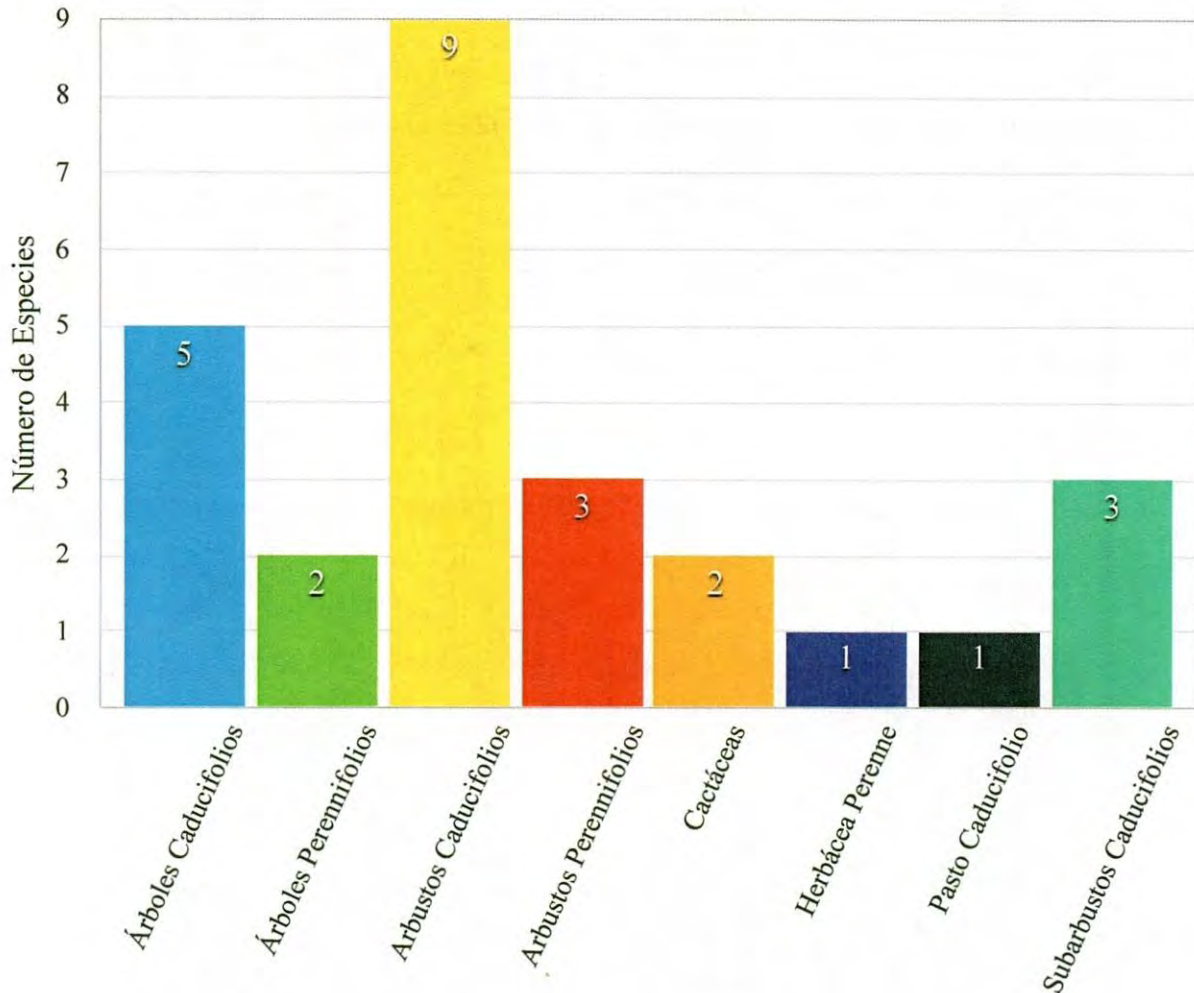


Figura 4. Gráfica de barras del número de especies por formas de vida, las especies por las que se componen se describen en la Tabla V.

VIII.3. Caracterización De Los Atributos Foliare

Se caracterizaron las 26 especies estudiadas, presentándose gráficamente en la Figura 5 y los valores promedio de las especies, independientemente de los sitios colectados pero agrupadas por forma de vida, como se presenta también en la Tabla VI. Por otro lado en la Tabla VII se exponen los valores de las especies estudiadas según las áreas donde fueron colectadas. Es importante saber que los valores del AFE altos nos indican hojas delgadas y con poca densidad

tamaño; por otro lado *C. microphyllum* presentó valores bajos para su grupo indicando hojas realmente densas para su tamaño.

Tabla VI. Valores del AFE de las especies agrupadas por forma de vida y tipo de follaje, los datos se presentan de menor a mayor acompañados de la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

Forma de vida y follaje		Especies	Área Foliar Específica (m^2/kg^{-1}) (Incluyendo Raquis y Pecíolo)
Árboles	Caducifolios ^A	<i>Cercidium microphyllum</i>	8.96 ± 1.60
		<i>Lysiloma divaricata</i>	21.10 ± 3.04
		<i>Fouquieria macdougalii</i>	22.76 ± 2.93
		<i>Bursera laxiflora</i>	22.98 ± 5.13
		<i>Jatropha cordata</i>	24.49 ± 2.09
Árboles	Perennifolios ^C	<i>Prosopis velutina</i>	8.38 ± 2.12
		<i>Olneya tesota</i>	13.98 ± 3.03
Arbustos	Caducifolios ^A	<i>Phaulothamnus spinecens</i>	12.13 ± 1.54
		<i>Mimosa laxiflora</i>	13.07 ± 2.69
		<i>Fouquieria digetii</i>	13.49 ± 0.73
		<i>Caesalpinia palmeri</i>	13.49 ± 3.52
		<i>Acacia cymbispina</i>	13.92 ± 2.17
		<i>Croton sonorae</i>	15.59 ± 3.86
		<i>Acacia cochliacantha</i>	16.05 ± 1.65
Arbustos	Perennifolios ^{BC}	<i>Cassia biflora</i>	20.78 ± 6.24
		<i>Jatropha cardiophylla</i>	22.38 ± 5.29
		<i>Guaiaicum coulteri</i>	9.15 ± 0.52
Cactáceas ^D		<i>Larrea tridentata</i>	9.86 ± 0.48
		<i>Celtis pallida</i>	11.53 ± 1.24
Herbácea	Perenne ^{ABC}	<i>Cylindropuntia fulgida</i>	1.28 ± 0.76
		<i>Cylindropuntia versicolor</i>	1.63 ± .30
Pasto ^{AB}		<i>Abutilon abutiloides</i>	14.08 ± 1.41
Subarbustos ^A		<i>Cenchrus ciliaris</i>	17.30 ± 4.44
		<i>Ambrosia deltoidea</i>	11.94 ± 1.70
		<i>Encelia farinosa</i>	14.66 ± 1.01
		<i>Ambrosia cordifolia</i>	30.79 ± 7.94

Tabla VII. Valores del AFE promediado por cada sitio de muestreo. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

Sitio	Área Foliar Específica (m ² /kg ⁻¹)	Sitio	Área Foliar Específica (m ² /kg ⁻¹)
1	7.98 ± 4.39 ^E	8	12.62 ± 2.8951 ^{DE}
2	10.37 ± 2.29 ^E	9	12.79 ± 2.0659 ^{DE}
3	14.92 ± 2.72 ^{BCDE}	10	12.03 ± 2.7626 ^E
4	12.45 ± 10.50 ^E	11	19.79 ± 4.2323 ^{ABCD}
5	12.85 ± 5.48 ^{CDE}	13	27.27 ± 6.9756 ^A
6	13.31 ± 7.92 ^{BCDE}	14	20.51 ± 6.3351 ^{ABC}
7	20.44 ± 4.63 ^{AB}		

En el caso de las especies que se presentaron en más ocasiones a lo largo de los sitios de muestreo las denominamos especies de amplia distribución. En el caso del AFE para especies como *Prosopis velutina* y *Jatropha cardiophylla* los valores siguieron una tendencia de aumento conforme los sitios se localizaban hacia la parte con menor aridez en el Este del Estado, más sin embargo especies como *Mimosa laxiflora* y *Cenchrus ciliaris* no parecen conformarse a dicha tendencia (Figura 7).

muestran los valores promedio del AFE por área prioritaria así como los valores de las especies estudiadas según el área prioritaria donde fueron colectadas.

Tabla VIII. Valores promedio y desviación estándar del AFE para cada área prioritaria y para cada especie muestreada dentro de cada área.

Área Prioritaria	Área Foliar Específica (m ² /kg ⁻¹) Promedio por Sierra	Especies	Área Foliar Específica (m ² /kg ⁻¹)
Sierra Seri	9.18 ± 3.63	<i>Cylindropuntia fulgida</i>	1.94 ± 0.11
		<i>Prosopis velutina</i>	6.83 ± 0.64
		<i>Cercidium microphyllum</i>	7.55 ± 0.65
		<i>Larrea tridentata</i>	9.86 ± 0.48
		<i>Ambrosia deltoidea</i>	11.94 ± 1.70
		<i>Fouquieria digetii</i>	13.49 ± 0.73
Sierra Libre	14.81 ± 7.44	<i>Cylindropuntia fulgida</i>	0.62 ± 0.33
		<i>Cylindropuntia versicolor</i>	1.63 ± 0.30
		<i>Prosopis velutina</i>	8.77 ± 2.76
		<i>Cercidium microphyllum</i>	9.43 ± 1.55
		<i>Caesalpinia palmeri</i>	13.49 ± 3.52
		<i>Olneya tesota</i>	13.98 ± 3.03
		<i>Encelia farinosa</i>	14.66 ± 1.01
		<i>Croton sonora</i>	15.59 ± 3.86
		<i>Mimosa laxiflora</i>	17.20 ± 0.35
		<i>Cenchrus ciliaris</i>	18.37 ± 4.75
<i>Jatropha cardiophylla</i>	22.04 ± 5.91		
<i>Bursera laxiflora</i>	22.98 ± 5.13		
<i>Jatropha cordata</i>	24.86 ± 1.24		

VIII.4. Caracterización del Rendimiento Cuántico

De las 26 especies estudiadas, únicamente se pudieron caracterizar 24 especies en su rendimiento cuántico mediante fluorescencia, debido a que las cactáceas colectadas al presentar hojas crasas no fue posible adaptar las hojas a la obscuridad para lograr oxidar completamente los centros de reacción de los cloroplastos y llevar a cabo la medición con el equipo. Hay que recordar que valores cercanos a 0.9 indican que los fotosistemas se encuentran bajo poco estrés y con condiciones favorables para la fotosíntesis, mientras que valores menores revelan que la hoja se encuentra bajo condiciones de estrés. El rendimiento cuántico de las especies osciló desde 0.644 en *Encelia farinosa* hasta 0.856 de *Croton sonora*. En la Figura 7 así como en la Tabla IX se muestran los valores promedio de las especies, independientemente de los sitios colectados.

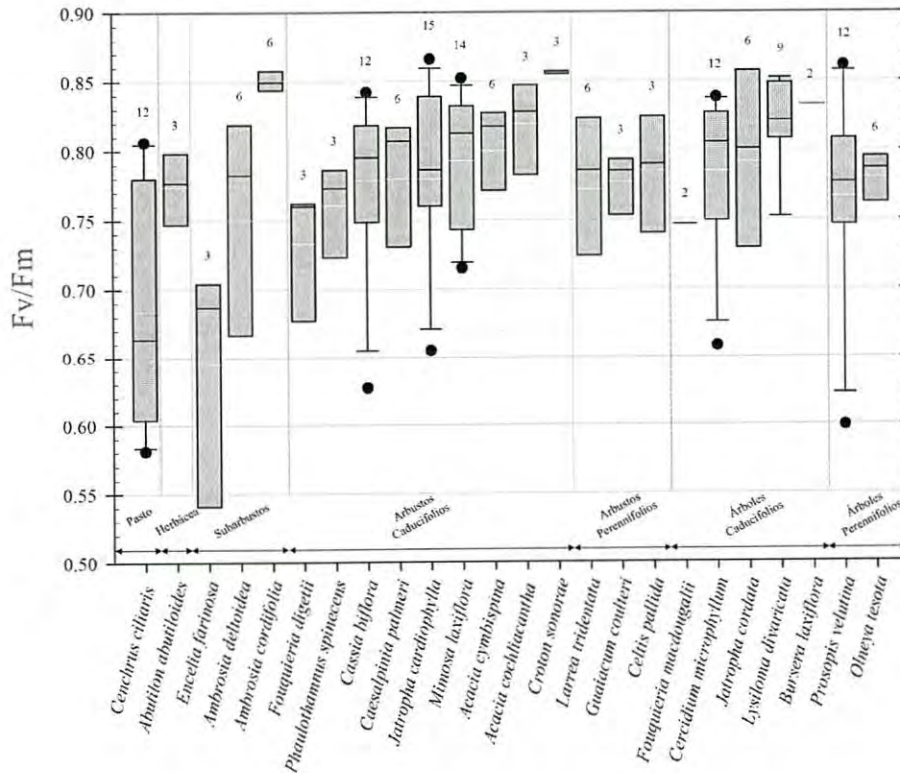


Figura 8. Diagrama de cajas del rendimiento cuántico del PSII (F_v/F_m) de las especies. La línea blanca indica la media, la línea negra la mediana y el número en la parte superior de cada caja indica la cantidad de muestras.

Agrupar los datos por sitios de muestreo (Tabla X), es visible un comportamiento similar al del área foliar específica, puesto que los valores de Fv/Fm logran una tendencia al incremento del sitio 1 al 14, sin embargo los sitios 5, 6, 7, 8 y 10 no se ajustan del todo, al presentar valores que no siguen dicha tendencia, lo que es visible en la Figura 9. El análisis de comparación de medias no mostró diferencia entre algún sitio, puesto que los rangos intercuartílicos fueron bastante extensos.

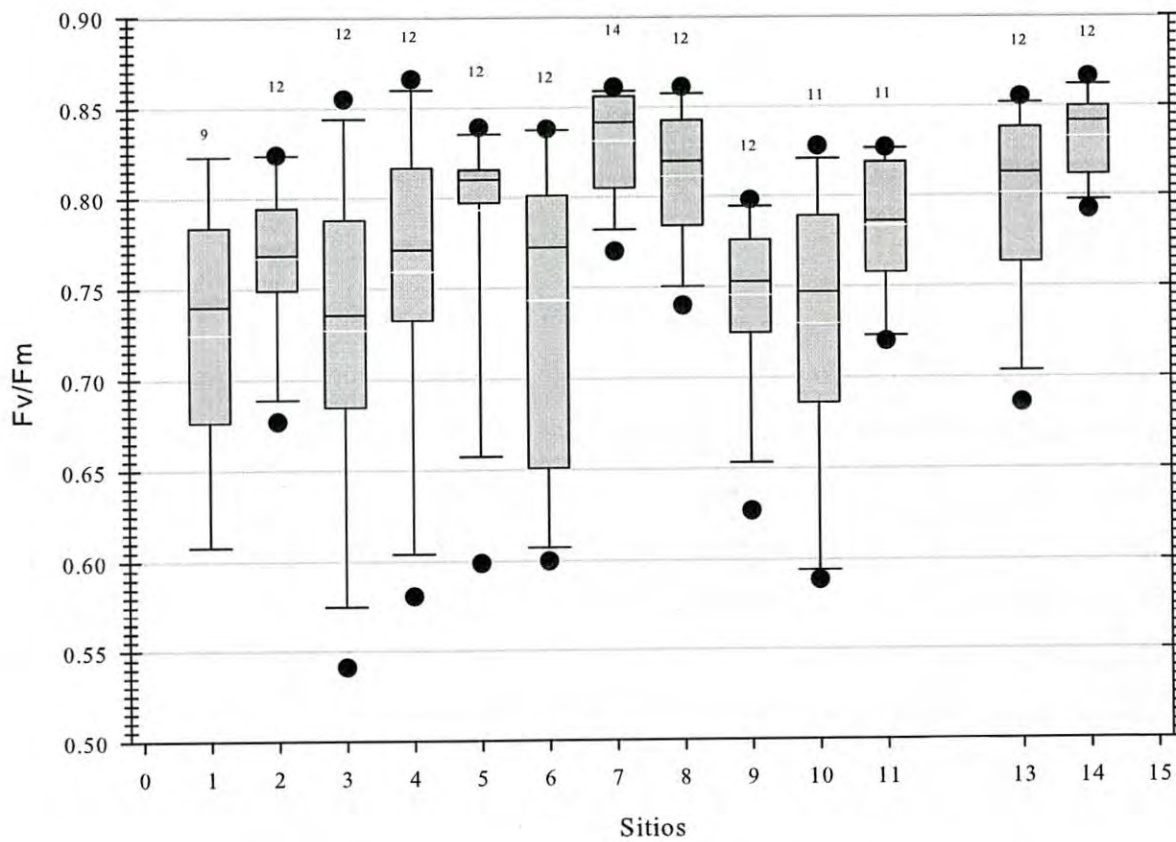


Figura 9. Diagrama de cajas del rendimiento cuántico del PSII (Fv/Fm) agrupados por sitios de muestreo. La línea blanca indica la media, la línea negra la mediana y el número en la parte superior de cada caja indica la cantidad de muestras.

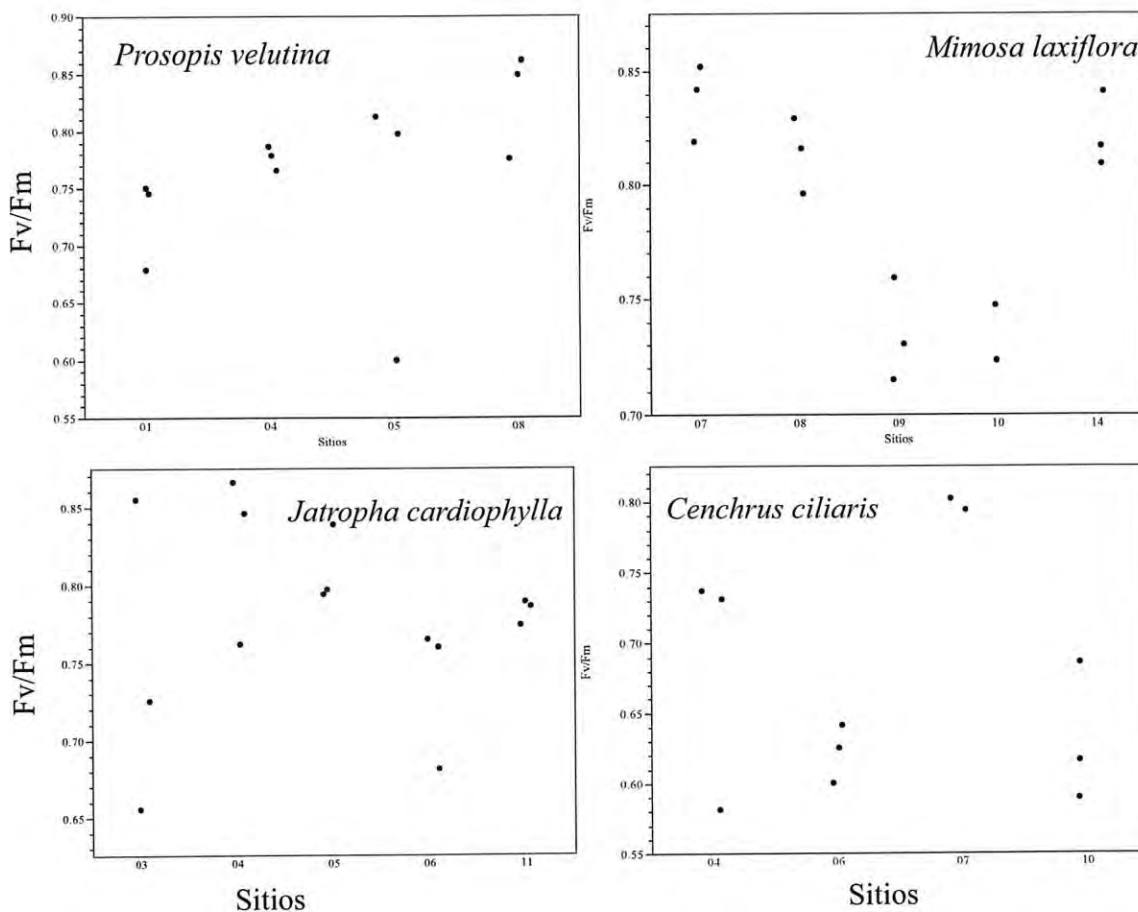


Figura 10. Gráficas del rendimiento cuántico del PSII las especies colectadas en mayor sitios de muestreo, en el eje de las x se enumeran los sitios de muestreo y en el eje de las y los valores del Fv/Fm (hay que destacar que las escalas entre una especie y otra son distintas).

Se mencionó con anterioridad, que las mediciones de fluorescencia consistieron en la toma de datos en condiciones adaptadas a la obscuridad y a la luz, esto con el fin de conocer como se comportan los centros de reacción. Teóricamente, cuando se adaptan las hojas a la obscuridad se logran oxidar completamente los centros de reacción de los cloroplastos y esto deja inactivo el transporte de electrones y la fluorescencia. Cuando hablamos de oxidar nos referimos a que los centros de reacción quedan libres para aceptar electrones por lo que el momento en el que se toma la primera medición, comienza nuevamente el flujo de electrones hacia estos puesto que se lanza un haz de luz. Tras llevar acabo una segunda y tercera medición el flujo de electrones vuelve a ser constante y de esta manera podemos conocer diferentes comportamientos en las especies, debido a sus diferencias interespecíficas.

Sierra de Mazatán	0.768 ± 0.058	<i>Mimosa laxiflora</i>	0.764 ± 0.043
		<i>Phaulothamnus spinecens</i>	0.760 ± 0.033
		<i>Acacia cymbispina</i>	0.799 ± 0.043
		<i>Abutilon abutiloides</i>	0.774 ± 0.025
		<i>Cenchrus ciliaris</i>	0.630 ± 0.050
		<i>Acacia cochliacantha</i>	0.819 ± 0.033
		<i>Cassia biflora</i>	0.742 ± 0.065
		<i>Fouquieria macdougalii</i>	0.746 ± 0.016
		<i>Jatropha cardiophylla</i>	0.783 ± 0.007
Cañada Mazocahui	0.816 ± 0.041	<i>Mimosa laxiflora</i>	0.822 ± 0.016
		<i>Lysiloma divaricata</i>	0.813 ± 0.035
		<i>Jatropha cordata</i>	0.754 ± 0.073
		<i>Cassia biflora</i>	0.814 ± 0.019
		<i>Ambrosia cordifolia</i>	0.850 ± 0.008

En la Figura 11 podemos observar que surgieron 4 patrones en las mediciones: 1) siempre los valores más altos en la oscuridad, 2) la segunda medición luminosa tendrá valores mas altos que la primera luminosa (visible en especies como *Cenchrus ciliaris* y *Ambrosia cordifolia*), 3) especies cuyas mediciones entre las 2 luminosas no varían (especies como *Abutilon abutiloides*, *Jatropha cardiophylla*, *Croton sonorae* y *Celtis pallida*) y finalmente 4) especies cuya última medición luminosa se encuentra por debajo que las primeras 2, visible en especies como *Fouquieria digetti*, *Guaiacum coulteri*, *Cerdcidium microphyllum* y *Cassia biflora*, entre otras.

VIII.5. Caracterización Estequiométrica

En este apartado presentamos los porcentajes de N foliar encontrado para las especies muestreadas así como sus proporciones de C : N foliar. En la Figura 12 se plasman gráficamente mediante un diagrama de cajas los valores porcentuales del nitrógeno foliar, cuyos rangos intercuartílicos son bastante amplios en los arbustos caducifolios y subarbustos, esto hace que no haya tantas diferencias significativas entre las distintas formas de vida.

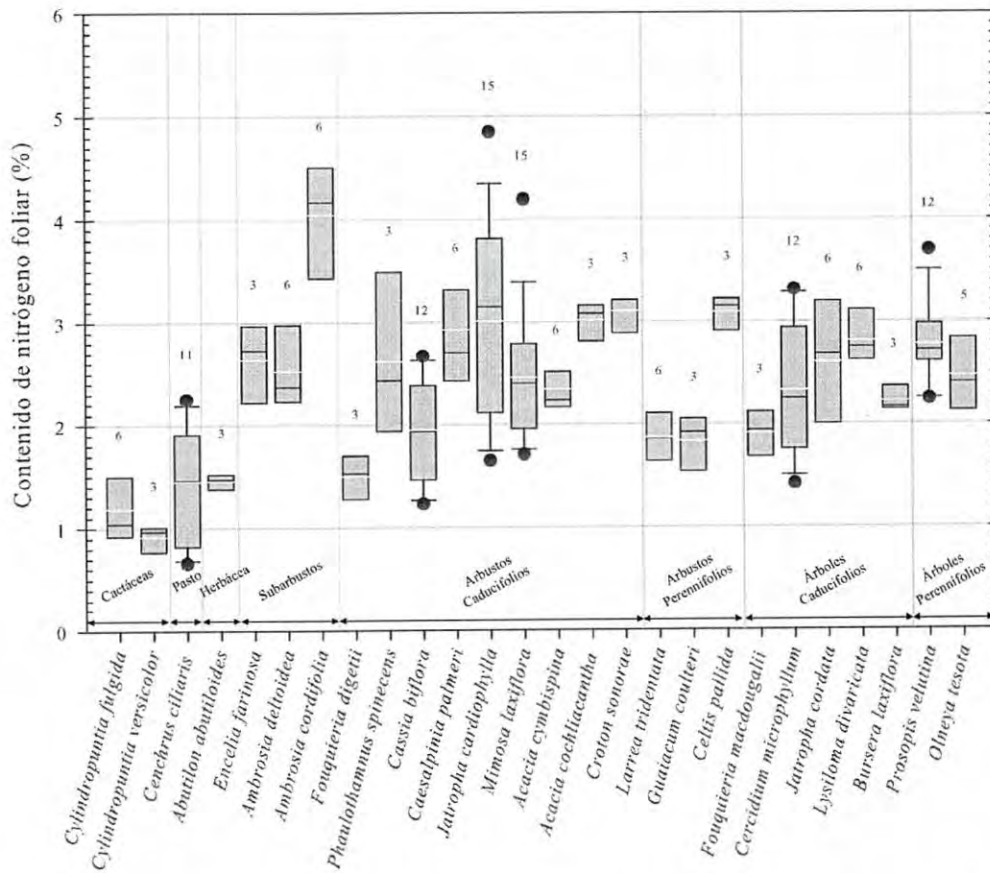


Figura 12. Diagrama de cajas del contenido porcentual de N en las hojas, por cada especie estudiada. La línea blanca indica la media, la línea negra la mediana y el número en la parte superior de cada caja indica la cantidad de muestras.

Por otro lado, en la Figura 13 mostramos los resultados del cociente C : N, cuyos valores reflejan lo mencionado anteriormente: los mayores cocientes en una proporción

las Figuras 12 y 13 reflejan lo mismo puesto que los rangos intercuartílicos de cada forma de vida son dispersos y en general las cactáceas son las que sobresalieron que el resto, aunque en el análisis de comparación de medias (plasmado en la Tabla XIII) no los separó del resto de formas de vida.

Tabla XII. Valores del C y N foliar de cada especie agrupados por forma de vida.

Forma de vida y follaje	Especies	C	N
Árboles Caducifolios	<i>Fouquieria macdougalii</i>	45.66 ± 0.60	1.91 ± 0.22
	<i>Cercidium microphyllum</i>	44.77 ± 0.99	2.32 ± 0.63
	<i>Jatropha cordata</i>	42.73 ± 1.04	2.60 ± 0.64
	<i>Lysiloma divaricata</i>	47.60 ± 1.12	2.81 ± 0.26
	<i>Bursera laxiflora</i>	43.16 ± 0.95	2.22 ± 0.12
Árboles Perennes	<i>Prosopis velutina</i>	48.13 ± 1.27	2.77 ± 0.38
	<i>Olneya tesota</i>	43.13 ± 1.10	2.46 ± 0.42
Arbustos Caducifolios	<i>Fouquieria digetii</i>	44.37 ± 0.31	1.50 ± 0.21
	<i>Phaulothamnus spinecens</i>	38.30 ± 1.08	2.62 ± 0.79
	<i>Cassia biflora</i>	43.44 ± 0.82	1.95 ± 0.47
	<i>Caesalpinia palmeri</i>	44.72 ± 1.20	2.92 ± 0.74
	<i>Jatropha cardiophylla</i>	44.24 ± 1.02	3.01 ± 0.90
	<i>Mimosa laxiflora</i>	42.91 ± 0.94	2.45 ± 0.61
	<i>Acacia cymbispina</i>	48.67 ± 1.15	2.34 ± 0.30
	<i>Acacia cochliacantha</i>	46.65 ± 0.36	3.01 ± 0.18
Arbustos Perennes	<i>Croton sonora</i>	44.17 ± 1.83	3.10 ± 0.18
	<i>Larrea tridentata</i>	48.68 ± 1.02	1.87 ± 0.23
	<i>Guaiacum coulteri</i>	47.11 ± 0.54	1.83 ± 0.26
Cactáceas	<i>Celtis pallida</i>	35.97 ± 1.76	3.09 ± 0.16
	<i>Cylindropuntia fulgida</i>	37.09 ± 1.12	1.18 ± 0.36
Cactáceas	<i>Cylindropuntia versicolor</i>	36.87 ± 0.35	0.91 ± 0.12
	Herbácea Perenne	<i>Abutilon abutiloides</i>	43.76 ± 0.46
Pasto	<i>Cenchrus ciliaris</i>	41.12 ± 0.54	1.45 ± 0.54
	<i>Encelia farinosa</i>	43.09 ± 0.37	2.64 ± 0.38
Subarbustos	<i>Ambrosia deltoidea</i>	47.03 ± 0.79	2.60 ± 0.27
	<i>Ambrosia cordifolia</i>	41.45 ± 1.45	4.04 ± 0.55

N los sitios 6, 9, 10 y 11 presentan valores de N relativamente bajos en promedio. El sitio 6 mostró altos valores de la desviación estándar en el caso del N. Pero es importante destacar que los sitios mencionados anteriormente poseen una desviación estándar mayor a otros sitios (especialmente el sitio 6 y 10) para los valores del cociente C:N.

Tabla XIV. Valores porcentuales de contenido de C y N, así como el cociente C:N en las hojas, promediados por sitio de muestreo. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

Sitio	C (%)	N (%)	C:N
1	45.24 ± 4.81 ^A	2.05 ± 0.74 ^{ABCD}	29.37 ± 11.09 ^{ABC}
2	45.97 ± 1.74 ^A	1.90 ± 0.50 ^{CD}	29.80 ± 6.60 ^{AB}
3	43.62 ± 1.11 ^A	2.55 ± 0.36 ^{ABCD}	20.35 ± 3.03 ^{BC}
4	42.60 ± 4.09 ^A	2.25 ± 0.80 ^{ABCD}	24.42 ± 7.60 ^{BC}
5	45.91 ± 1.58 ^A	2.84 ± 0.71 ^{ABC}	19.88 ± 4.56 ^{BC}
6	42.23 ± 3.26 ^A	2.47 ± 1.29 ^{ABCD}	26.40 ± 14.41 ^{ABC}
7	42.92 ± 1.40 ^A	2.69 ± 0.47 ^{ABC}	19.17 ± 3.32 ^{BC}
8	43.51 ± 5.37 ^A	2.87 ± 0.30 ^{ABC}	17.83 ± 2.93 ^C
9	42.27 ± 2.50 ^A	1.99 ± 0.62 ^{ABCD}	26.97 ± 8.41 ^{ABC}
10	45.01 ± 2.78 ^A	1.67 ± 0.59 ^D	36.69 ± 17.09 ^A
11	45.84 ± 2.28 ^A	1.93 ± 0.44 ^{BCD}	28.80 ± 5.59 ^{ABC}
13	43.17 ± 2.79 ^A	2.93 ± 0.95 ^A	18.76 ± 5.50 ^{BC}
14	44.05 ± 2.48 ^A	2.91 ± 0.81 ^{AB}	18.89 ± 5.03 ^{BC}

En las Figuras 14 y 15 es visible lo mencionado con anterioridad, los rangos de los cuartiles son amplios. Si bien podemos pensar que es normal, debido a que juntamos los datos de diferentes especies y distintas estrategias (formas de vida), esta gráfica muestra que los valores porcentuales menores y rangos intercuartílicos mayores para los sitios #4, 6, 9, 10 y 11 en términos del N y de los cocientes. Los sitios 13 y 14 si demostraron tener contenido ligeramente mayor que el resto (en el caso del N) y ligeramente menor (en el caso de C:N) que los demás.

Agrupando los datos según las áreas prioritarias en los que se colectaron, como se muestra en las Tablas XV y XVI es notorio el aumento en las concentraciones de N foliar de la sierra más árida a la más húmeda, más sin embargo los resultados entre Sierra Libre y Sierra de Mazatán son inversos. Para los datos obtenidos de los cocientes C:N los valores deberían disminuir, sin embargo en Sierra de Mazatán el valor de C:N aumentó, en gran medida debido a la especie *Cenchrus ciliaris*, que alcanzó los valores y desviación estándar más altos dentro de las especies estudiadas.

Tabla XV. Valores porcentuales del nitrógeno foliar promediado por cada especie en cada área prioritaria de muestreo.

Área Prioritaria	N foliar promedio por Sierra	Especies	N (%)
Sierra Seri	1.9758 ± 0.6263	<i>Cylindropuntia fulgida</i>	0.96 ± 0.11
		<i>Prosopis velutina</i>	2.73 ± 0.06
		<i>Cercidium microphyllum</i>	1.66 ± 0.23
		<i>Larrea tridentata</i>	1.87 ± 0.23
		<i>Ambrosia deltoidea</i>	1.60 ± 0.27
		<i>Fouquieria digetii</i>	1.50 ± 0.21
Sierra Libre	2.5507 ± 0.8134	<i>Cylindropuntia fulgida</i>	1.40 ± 0.41
		<i>Cylindropuntia versicolor</i>	0.91 ± 0.12
		<i>Prosopis velutina</i>	2.74 ± 0.54
		<i>Cercidium microphyllum</i>	2.54 ± 0.56
		<i>Caesalpinia palmeri</i>	2.92 ± 0.74
		<i>Olneya tesota</i>	2.46 ± 0.42
		<i>Encelia farinosa</i>	2.64 ± 0.38
		<i>Croton sonorae</i>	3.10 ± 0.18
		<i>Mimosa laxiflora</i>	2.67 ± 0.24

Tabla XVI. Cociente C:N por cada especie en cada área prioritaria de muestreo.

Área Prioritaria	C:N Promedio Por Sierra	Especies	C:N
Sierra Seri	29.59 ± 8.93 ^A	<i>Cylindropuntia fulgida</i>	45.97± 5.22
		<i>Prosopis velutina</i>	20.14 ± 0.62
		<i>Cercidium microphyllum</i>	31.58 ± 3.97
		<i>Larrea tridentata</i>	30.66 ± 3.71
		<i>Ambrosia deltoidea</i>	21.34 ± 2.37
		<i>Fouquieria digetii</i>	35.10 ± 5.88
Sierra Libre	22.20 ± 8.29 ^B	<i>Cylindropuntia fulgida</i>	32.02 ± 8.09
		<i>Cylindropuntia versicolor</i>	47.55 ± 7.17
		<i>Prosopis velutina</i>	21.15 ± 3.87
		<i>Cercidium microphyllum</i>	21.53 ± 5.26
		<i>Caesalpinia palmeri</i>	18.63 ± 3.80
		<i>Olneya tesota</i>	20.89 ± 3.38
		<i>Encelia farinosa</i>	19.39 ± 2.98
		<i>Croton sonora</i>	16.63 ± 1.23
		<i>Mimosa laxiflora</i>	18.79 ± 2.17
		<i>Cenchrus ciliaris</i>	29.01 ± 6.83
		<i>Jatropha cardiophylla</i>	16.58 ± 4.19
		<i>Bursera laxiflora</i>	22.75 ± 1.03
		<i>Jatropha cordata</i>	15.87± 0.25
		<i>Prosopis velutina</i>	19.97 ± 1.77
		<i>Guaiacum coulteri</i>	30.43 ± 4.63
		<i>Celtis pallida</i>	13.64 ± 1.19
		<i>Mimosa laxiflora</i>	23.73 ± 3.95
		<i>Phaulothamnus spinecens</i>	18.03 ± 5.13

VIII.6. Relación Entre Variables

El último objetivo de este trabajo consiste en determinar las relaciones entre atributos funcionales, fluorescencia y cocientes estequiométricos encontrados en las especies estudiadas. Se calculó el coeficiente de correlación de Spearman, utilizando todas las variables analizadas en este trabajo: AFE, Fv/Fm, % de N, gN/m² y C:N. En la Tabla XVII se presentan los valores alcanzados en tal análisis y cuyos resultados presentamos a continuación.

Tabla XVII. Coeficientes de correlación de Spearman de los distintos parámetros analizados, los * indican coeficientes significativos a $P < .0001$.

	AFE (m ² /kg)	Fv/Fm	% N	gN/m ²	C:N
AFE (m ² /kg)	1.000				
Fv/Fm	0.2447	1.000			
% N	0.2895	0.4691*	1.000		
gN/m ²	-0.7980*	0.0922	-0.9796	1.000	
C:N	-0.3279*	-0.4536*	0.2609*	-0.2198	1.000

VIII.6.1. Relación del AFE con otros atributos

Hubo una correlación negativa significativa entre AFE y gN/m², así como también con el cociente C:N. En la figura 16 se plasman estas relaciones (A y B) además de la correlación entre AFE y el % N (C), que si bien no tuvo valores significativos en la correlación de Spearman y una R² bastante baja, el *p* valor indica que fue significativa dicha relación.

debido a los pocos datos, mostró significancia estadística. En el caso de los pastos, los valores de R^2 son bajos y hubo poco ajuste en dicha relación.

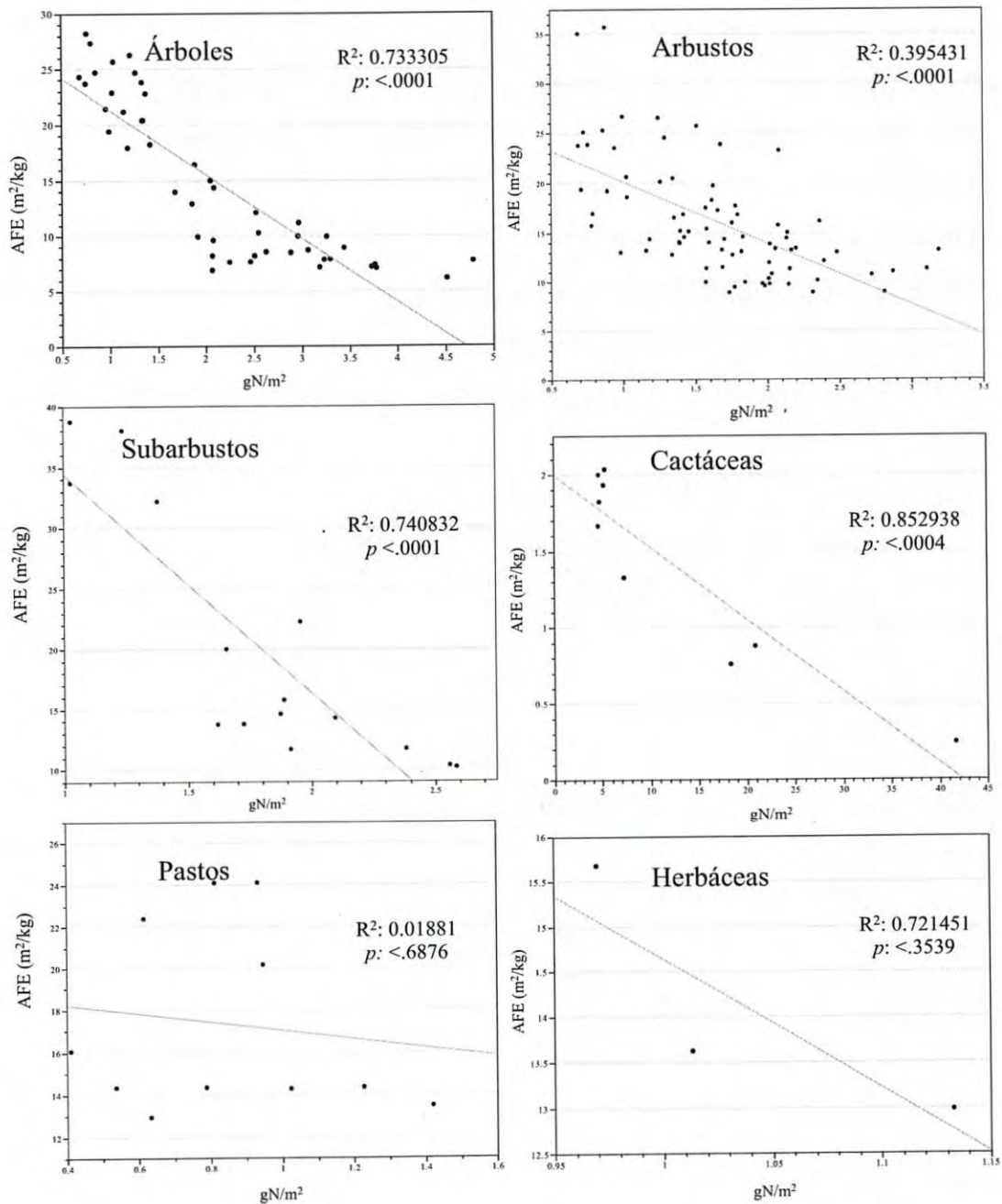


Figura 17. Correlación entre el AFE y gN/m^2 segregada por formas de vida.

IX. DISCUSIÓN

De manera inicial a este apartado, es relevante mencionar algunas características de los sitios de colecta, puesto que la composición de especies en cada sitio explica en varios casos (si no es que en todos), las razones y el comportamiento de las tendencias y relaciones en este estudio. La composición de especies es fuertemente afectada por las actividades humanas (Castellanos et al., 2010), y generan como consecuencia directa cambios en factores tales como el funcionamiento, productividad y estabilidad de un ecosistema así como en la dinámica de nutrientes (Tilman et al., 2014). En general, 61% de los sitios estudiados presentaron perturbación de algún tipo, tales sitios son los siguientes 1, 4, 5, 6, 7, 8, 10 y 14. Sin embargo difieren en cuanto al causante de perturbación y el grado de este, no profundizaremos en este aspecto debido a que no es objetivo de este trabajo, pero es relevante tenerlo en cuenta. Los sitios 4, 6, 7, y 10 por la presencia de la especie exótica *Cenchrus ciliaris*, particularmente el sitio 10 presentaba coberturas muy altas (alrededor del 85%) de esta especie debido a que este sitio fue desmontado y probablemente fue manejado como sitio de agostadero. El sitio 5 también tuvo indicios de desmonte, aunque sin presencia de *Cenchrus ciliaris*, aunque si de una *Cylindropuntia* que es considerada una especie indicadora de perturbación, aunque no fue una especie dominante. Los sitios 1 y 6 también fueron considerados perturbados debido a presencia de una *Cylindropuntia*. El sitio 8 había indicios de extracción de leña de *Prosopis velutina*. Y finalmente el sitio 14 había presencia de heces de ganado, indicando presión por parte de esta actividad. Esto es de gran relevancia puesto que del 62% de los sitios perturbados, 50% pertenecieron a Sierra Libre y dentro de Sierra Libre el 80% de sitios presentó alguna forma de perturbación, esto coincidiendo con Castellanos et al. (2010) quienes afirman que la parte central del estado es donde se lleva a cabo mayor impacto por actividades económicas tales como la ganadería y extracción de leña. Ahora bien a continuación desentrañaremos los resultados observados entre especies, formas de vida, sitios y áreas prioritarias.

es que al explorar las propiedades del suelo de las vegetaciones con presencia de suculentas, encontraron bajas concentraciones de N, más sin embargo el contenido de N foliar en las especies de estos sitios no tenían menos cantidad que el resto, un rasgo muy interesante puesto que indica la gran capacidad de estas especies para ajustarse a estas limitaciones y coinciden con la afirmación que los sitios carentes de nutrientes son dominados por especies de lento crecimiento (Aerts, 1995; Aerts y Chapin, 2000). Si bien este estudio únicamente se llevo a cabo en una región de España fue el único estudio encontrado donde se consideraran suculentas.

Anteriormente, en la Tabla VI para ser exactos mostramos los resultados relacionados al área foliar específica en sus agrupaciones por forma de vida, indicando con superíndices un análisis de comparación de medias, obteniendo 4 grupos de los cuales de hecho, únicamente las cactáceas se diferenciaron estadísticamente del resto ($p < 0.05$), ubicándolas en un grupo D. Los valores de los árboles caducifolios presentaron una desviación estándar alta (± 7.38) al igual que los subarbustos (± 10.37) razón por la cual no se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$), ubicándolas dentro del mismo grupo (A). La forma de vida con mayor representación en este trabajo fue por parte de arbustos caducifolios, influyendo esto también en una desviación estándar considerable (± 5.76), formando también parte del grupo A. Un hecho interesante es que todas las formas de vida con un follaje caducifolio no presentaron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) pertenecieron al mismo grupo (A), mientras que el grupo de especies perennifolias si se diferenciaron estadísticamente, integrándose en básicamente 2 grupos (B y C), sin embargo la herbácea no se diferencio estadísticamente de ninguna forma de vida, perteneciendo así a 3 grupos: A, B y C, sin embargo únicamente están representados por una especie en un sitio por lo que probablemente con más datos esto cambiaría. El caso del pasto (representado únicamente por la especie exótica *Cenchrus ciliaris*) no se diferenció estadísticamente formando parte de 2 grupos (A y B) que presento una desviación estándar considerablemente alta (± 4.44) y puede ser explicado por este hecho. En la Tabla XVIII resumimos los valores promedios del área foliar específica (m^2/kg^{-1}) y de contenido de nitrógeno foliar por unidad de masa Na (g/m^2) del presente estudio y los comparamos con los de Kattge et al. (2011) quienes analizaron

aridez de los sitios, pero afectada por sitios tales como 4, 5, 6, 7, 8, 10 y 14 que son de hecho, aquellos sitios con perturbación de algún tipo. Por ejemplo en sitios tales como el 4 y 10 la cobertura del pasto *Cenchrus ciliaris* fue bastante alta, aproximadamente 30% y 85% respectivamente, siendo unos sitios visiblemente influenciados por tal hecho, de hecho en el sitio 10 existían muy pocas especies presentes, puesto que era básicamente una sabana de esta especie y muy probablemente las especies colectadas originalmente pudieron no ser ni siquiera dominantes. Sin embargo si vemos estos resultados agrupados por las áreas prioritarias la alta perturbación que presentaron los sitios de Sierra Libre (80%) explica porque esta sierra presentó valores más altos del AFE que Sierra de Mazatán (sierra donde perteneció el sitio más perturbado, el 10).

IX.2. Rendimiento Cuántico del PSII

Si bien esta variable es un indicador del estado del aparato fotoquímico de la fotosíntesis de las especies, no es una medición ni variable que se suele caracterizar a gran escala ni se caracteriza en las especies de manera global, y es simplemente usada como lo que es: un indicador de la fisiología de la planta en el momento de su medición. Dentro de las especies que se lograron cuantificar en este estudio, los valores oscilaron de 0.644 de *Encelia farinosa* hasta 0.856 de *Croton sonorae*. Sin embargo en general prácticamente todas las especies tuvieron oscilaciones en sus valores, excluyendo a: (sorprendentemente) *Ambrosia cordifolia* (cuyos valores de AFE fueron los de mayor desviación estándar), *Oleña tesota* y *Croton sonorae*. Algunas especies presentaron una gran plasticidad en estos valores, puesto que especies como *Cenchrus ciliaris* y *Prosopis velutina* obtuvieron valores de condiciones de estrés (cerca de 0.55) pero también de condiciones óptimas (valores alrededor de 0.85).

Estos datos presentados por formas de vida muestran una poca diferenciación entre estas, puesto que únicamente se diferenció del resto el pasto (B), y la herbácea (A y B), mientras que el resto de formas de vida se agruparon en uno mismo (A) debido a que hubo gran variación en varias especies de todas las formas de vida, visible en los rangos

IX.3. Estequiometría

Como se menciono anteriormente, una parte importante de la estequiometría se encarga de estudiar las proporciones (cocientes) de elementos claves dentro de los organismos en relación con los presentes en el medio (Elser et al., 1995). La caracterización de las especies mostró cierta plasticidad en los valores obtenidos en cuanto a nitrógeno foliar, teniendo valores bajos como los de las cactáceas: *Cylindropuntia fulgida* y *Cylindropuntia versicolor* (1.18 ± 0.36 y 0.91 ± 0.12 respectivamente) ó bien especies con una mayor cantidad tales como *Ambrosia cordifolia*, cuyo porcentaje de N fue el más alto dentro de las especies (4.04 ± 0.55), destacando del resto puesto que la siguiente especie con mayor cantidad de N foliar presentó apenas 3.10 ± 0.18 por parte de *Croton sonorae*. Un aspecto interesante es que el pasto *Cenchrus ciliaris* siendo una de las especies con mayor plasticidad en su AFE y Fv/Fm, en el contenido de N foliar (1.45 ± 0.54) dicha plasticidad no sobresalta del resto de las especies, con una desviación estándar menor que especies como *Jatropha cardiophylla* y *Caesalpinia palmeri* (3.01 ± 0.90 y 2.92 ± 0.74). Sin embargo *J. cardiophylla* al ser una de las especies con mayor representación en todo el estudio (presente en 5 sitios), se obtuvieron rangos intercuartílicos amplios en prácticamente todas sus variables.

En el caso de los cocientes C : N, el comportamiento a nivel especie mostró como dato más destacable la enorme plasticidad de la especie *Cenchrus ciliaris*, cuyo rango intercuartílico se extendió a través de la gran mayoría de las especies estudiadas. Otro aspecto interesante es que resaltan las cactáceas en sus altos valores, cuyos resultados en AFE y N fueron los más bajos. Como ya mencionamos anteriormente cuanto más bajos son los valores de los nutrientes (en este caso nitrógeno) mayor será la proporción C : N. Por ende, el C a ser virtualmente constante y similar en prácticamente todas las especies, el cociente viene siendo la contraparte de los valores del N, puesto que todas las especies con bajos valores de N tendrán altos valores del cociente y viceversa (altos contenidos de N foliar conllevan a un bajo cociente C:N).

Tabla XX: Comparación de valores de los cocientes C:N entre este estudio y el de Machado (2015).

Especies	Machado (2015)	Presente estudio
	C:N	
<i>Bursera laxiflora</i>	22.07 ± 3.47	22.75 ± 1.03
<i>Caesalpinia palmeri</i>	13.13 ± 2.68	18.63 ± 3.80
<i>Cenchrus ciliaris</i>	36.98 ± 20.71	38.63 ± 17.65
<i>Cylindropuntia fulgida</i>	46.10 ± 27.54	38.94 ± 9.73
<i>Encelia farinosa</i>	20.6 ± 5.09	19.39 ± 2.98
<i>Jatropha cardiophylla</i>	12.08 ± 1.21	18.80 ± 6.11
<i>Larrea tridentata</i>	23.25 ± 1.70	30.66 ± 3.71
<i>Mimosa laxiflora</i>	21.01 ± 7.50	21.38 ± 4.62
<i>Olneya tesota</i>	17.97 ± 3.15	20.89 ± 3.38
<i>Cercidium microphyllum</i>	20.50 ± 4.22	24.04 ± 6.60
<i>Prosopis velutina</i>	17.73 ± 2.47	20.60 ± 2.79

Las especies perennifolias presentaron mayor desviación estándar y menor margen intercuartílico, es decir menos plasticidad en sus concentraciones de N y por tanto en el cociente C:N, esto es visible en las Figuras 12 y 13, ya que los rango intercuartílicos están más restringidos en especies perennes, cosa contraria de las especies caducifolias quienes resultan visiblemente más dispersas. En cuanto a la cantidad de N por formas de vida, nuestros análisis reflejan distintos comportamientos: por un lado la forma de vida con mayores concentraciones fueron los subarbustos (3.18 ± 0.82) secundados por árboles perennes (2.68 ± 0.40), posteriormente encontramos a los arbustos caducifolios (2.53 ± 0.75), a los árboles caducifolios (2.43 ± 0.56), arbustos perennes (2.16 ± 0.59) y finalmente, las restantes formas de vida que oscilaron entre 1.09 y 1.45. Esto resulta en un comportamiento de ciertos tintes erráticos, debido a que ni las especies perennes fueron las de mayor concentración, ni tampoco las especies arbóreas, teniendo como conclusión que entre nuestras especies se obtuvieron cierto dinamismo de estrategias dando como resultado esta casi nula diferenciación entre las formas de vida más representadas en este estudio.

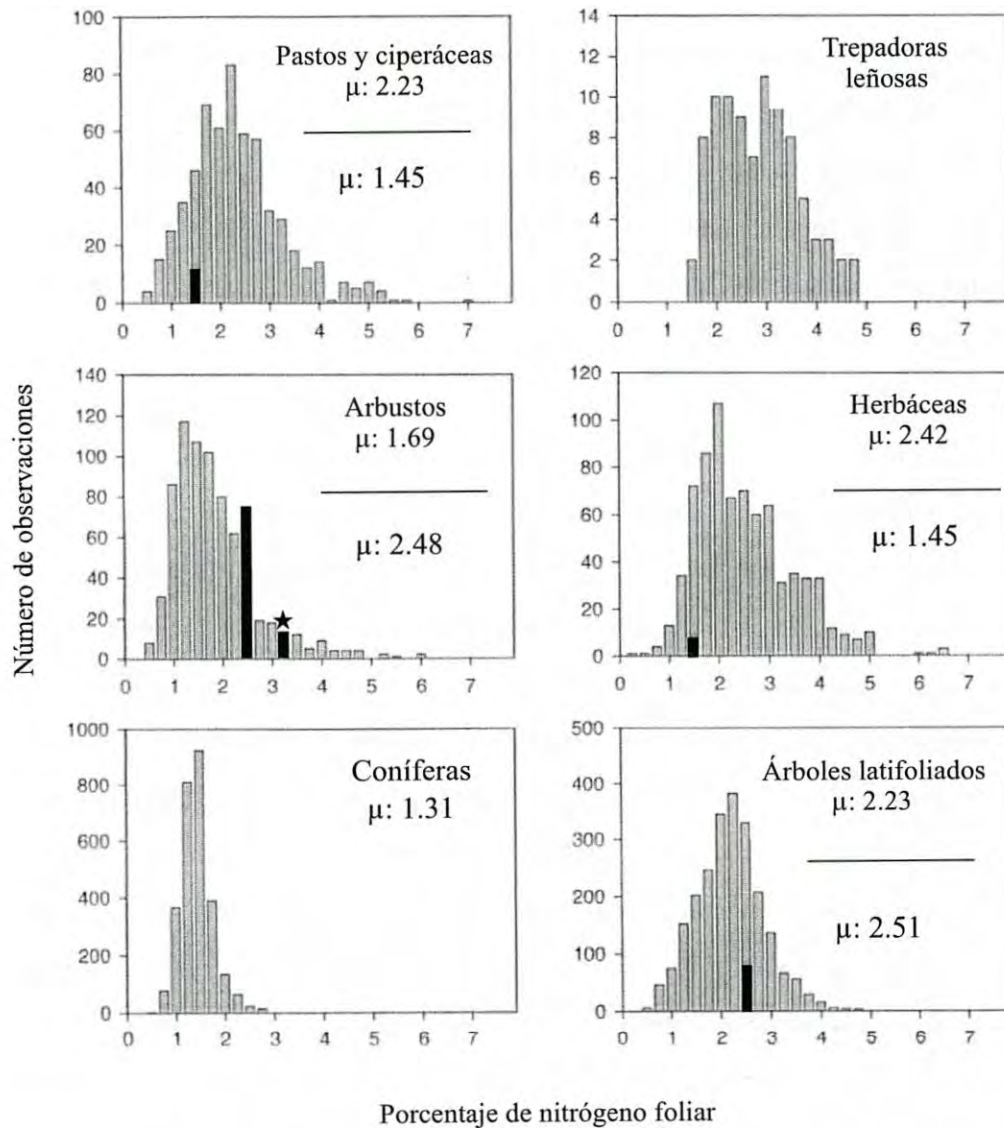


Figura 19. Valores porcentuales de N foliar en distintas formas de vida, los datos por encima de la línea horizontal son modificado de Reich y Oleksyn (2004) visto en Reich et al., (2003), los datos de barras negras y media debajo de la línea horizontal muestra los datos de este estudio.

Al igual que el AFE y Fv/Fm, se esperaba que los valores de N aumentaran conforme los sitios se encontraban más al este (sitios cercanos al 14) debido al incremento en la humedad ambiental, más sin embargo esto no ocurrió así, si hubo una tendencia al aumento al igual que en las variables mencionadas anteriormente, pero sitios tales como el 4, 6, 9, 10, 11 y

Sierra Libre y finalmente Cañada Mazocahui, coincidiendo nuevamente con el hecho de que la limitación de un nutriente genera altos cocientes C: Nutriente (Sterner y Elser, 2002).

especies con mayor representación dentro de las muestras, tuvo un mayor rango de valores que el resto de las especies perennes).

Fue posible observar cierto deterioro de las comunidades vegetales dentro de las áreas prioritarias para la conservación, puesto que el 61% de los sitios estudiados presentaron alguna forma de perturbación. Esto se reflejó de alguna manera en las tendencias observadas en cuanto a nuestros atributos analizados, tal es el caso del comportamiento de los valores del AFE y F_v/F_m de los sitios principalmente de Sierra Libre y Sierra Mazatán.

Finalmente se buscó y observó alguna posible relación entre todas las variables estudiadas para todas las especies estudiadas, encontrando una correlación positiva entre la cantidad de N foliar (%) y el rendimiento cuántico del PSII, así como una correlación negativa de esta con el cociente C:N. También se encontró una correlación negativa entre el AFE con los gN/m^2 y con el cociente C:N.

- De Bello, F., S. Lavorel, S. Díaz, R. Harrington, J. H. C. Cornelissen, R. D. Bardgett, M. P. Berg, P. Cipriotti, C. K. Feld, D. Hering, P. M. da Silva, S. G. Potts, L. Sandin, J. P. Sousa, J. Storkey, D. A. Wardle y P. A. Harrison. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19: 2873–2893.
- Díaz, S., M. Cabido y F. Casanoves. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9(1): 113-122.
- Elsler, J. J., D. R. Dobberfuhl, N. A. Mackay y J. H. Schampel. 1995. Organism Size , Life History , and N : P Stoichiometry Toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *Bioscience* 46(9): 74-84.
- Evans, J. R. 1989. Photosynthesis-the dependence on nitrogen partitioning. 159–174 p. En: *Causes And Consequences Of Variation In Growth Rate And Productivity Of Higher Plants*, (eds H. Lambers, M.L. Cambridge, H. Konings & T.L. Pons), SPB Academic Publishing, La Haya, Países Bajos.
- Field, C. B. y H. A. Mooney. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. 25-55 p. En: Givnish, T. J. (Ed.), *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, Gran Bretaña.
- Gibson, A. C. 1996. *Structure-function relations of warm desert plants*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Berlín, Alemania.
- Glazebrook R. T. 1883. *Physical Optics*. Appleton and Co. Nueva York. Estados Unidos de América.
- González M. S., H. P. Vela y M. O. S. Álvarez. 2008. La fluorescencia de la clorofila a como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. *Revista de Educación Bioquímica*, 27(4): 119-129.
- González-Medrano. F. 2012. *Las Zonas Áridas y Semiáridas De México y su Vegetación*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F.
- Govindjee .1995. Sixty-three years since Kautsky: Chlorophyll a fluorescence. *Australian Journal of Plant Physiology* 22: 131-160
- Green, B. R., J. M. Anderson y W. W. Parson. 2003. Photosynthetic membranes and their light-harvesting antennas. 28 p. In *Light-harvesting antennas in photosynthesis*. Springer, Países Bajos.
- Green, M. B., y J. C. Finlay. 2010. Patterns of hydrologic control over stream water total nitrogen to total phosphorus ratios. *Biogeochemistry*, 99(1-3): 15-30.
- Grubb, P. J., T. Marañón, F. I. Pugnaire, y L. Sack. 2015. Relationships between specific leaf area and leaf composition in succulent and non-succulent species of contrasting semi-desert communities in south-eastern Spain. *Journal of Arid Environments*, 118: 69-83.
- Hargreaves, G. H. y Z. A. Samani. 1985. Reference crop evapotranspiration from temperature. *Applied Engineering in Agriculture*, 1(2): 96-99.
- Jin, X., G. Yang, C. Tan y C. Zhao. 2015. Effects of nitrogen stress on the photosynthetic CO₂ assimilation, chlorophyll fluorescence, and sugar-nitrogen ratio in corn. *Scientific Reports*, 5: 9311.
- Jones, H. G. 2014. *Plants and Microclimate: a Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. Cambridge University Press. Nueva York, Estados Unidos de América.

- Mauseth, J. D. 2000. Theoretical aspects of surface-to-volume ratios and water-storage capacities of succulent shoots. *American Journal of Botany*, 87(8): 1107-1115.
- Maxwell, K. y G. N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence — a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345): 659-668.
- Miller, J. y J. Levine. 2010. *Biology*. Pearson Prentice Hall. Estados Unidos de América
- Misra, A. N., M. Misra y R. Singh. 2009. Chlorophyll Fluorescence in Plant Biology. InTech Open Access Publisher. doi: 10.5772/35111
- Moe, S. J., R. S. Stelzer, M. R. Forman, W. S. Harploe, T. Daufresne y T. Yoshida. 2005. Recent advances in ecological stoichiometry: Insights for population and community ecology. *Oikos* 109: 29–39.
- Mulder, C. y J. J. Elser. 2009. Soil acidity, ecological stoichiometry and allometric scaling in grassland food webs. *Global Change Biology* 15: 2730–2738.
- Odum, E. P. 1968. Energy flow in ecosystems: a historical review. *American Zoologist*, 8(1): 11-18.
- Ordoñez, J. C., P. M. Van Bodegom, J. P. M. Witte, I. J. Wright, P. B. Reich y R. Aerts. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18:137–149.
- Podani, J. 2006. Braun–Blanquet's legacy and data analysis in vegetation science. *Journal of Vegetation Science* 17(1): 113-117.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. De Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. Ter Steege, M. G. a Van Der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino y J. H. C. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167–234.
- PerkinElmer. 2003. 2400 Series II CHNS/O Elemental Analyzer User's Guide. Shelton, CT.
- Poorter, H. 2002. Plant Growth and Carbon Economy. *Encyclopedia Of Life Sciences*. doi: 0.1038/Npg.Els.0003200
- Redfield, A. C. 1958. The Biological Control Of Chemical Factors In The Environment. *American Scientist*, 46(3), 205-221.
- Reich, P. B., M. B. Walters y D. S. Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94(25): 13730–13734.
- Reich, P. B., I. J. Wright, J. Cavender–Bares, J. M. Craine, J. Oleksyn, M. Westoby y M. B. Walters. 2003. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164(S3): S143–S164.
- Reich, P. B. y J. Oleksyn. 2004. From the Cover: Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101(30):11001–11006.
- Rouessac F. y A. Rouessac. 2013. *Chemical Analysis: Modern Instrumentation Methods and Techniques*. John Wiley & Sons Ltd. West Sussex, Inglaterra.

- 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, J. P. y A. Sutton-Grier. 2012. Does the leaf economic spectrum hold within local species pools across varying environmental conditions? *Functional Ecology* 26: 1390–1398.
- Yu, Q., Q. Chen, J. J. Elser, N. He, H. Wu, G. Zhang, J. Wu, Y. Bai, y X. Han. 2010. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. *Ecology Letters* 13(11): 1390–9.

Apéndice II. Valores promedio de las variables estudiadas de las especies del sitio 1, perteneciente a Sierra Seri.

Especie	AFE	Fv/Fm	% N	gN/m ²	C : N
<i>Larrea tridentata</i>	9.95 ± 0.72	0.746 ± 0.074	1.98 ± 0.27	1.98 ± 0.19	29.52 ± 4.35
<i>Ambrosia deltoidea</i>	13.19 ± 1.36	0.703 ± 0.105	2.52 ± 0.39	1.91 ± 0.18	21.96 ± 3.47
<i>Prosopis velutina</i>	6.83 ± 0.64	0.724 ± 0.040	2.73 ± 0.06	4.02 ± 0.42	20.14 ± 0.62
<i>Cylindropuntia fulgida</i>	1.94 ± 0.11	-	0.96 ± 0.11	4.95 ± 0.35	45.87 ± 5.22

Apéndice III. Valores promedio de las variables estudiadas de las especies del sitio 2, perteneciente a Sierra Seri.

Especie	AFE	Fv/Fm	% N	gN/m ²	C : N
<i>Larrea tridentata</i>	9.78 ± 0.22	0.798 ± 0.024	1.76 ± 0.17	1.80 ± 0.20	31.80 ± 3.41
<i>Ambrosia deltoidea</i>	10.69 ± 0.84	0.796 ± 0.024	2.67 ± 0.08	2.50 ± 0.11	20.72 ± 0.96
<i>Cercidium microphyllum</i>	7.55 ± 0.65	0.740 ± 0.021	1.66 ± 0.23	2.20 ± 0.23	31.58 ± 3.97
<i>Fouquieria diguetii</i>	13.49 ± 0.73	0.733 ± 0.048	1.50 ± 0.21	1.11 ± 0.10	35.10 ± 5.88

Apéndice VI. Valores promedio de las variables estudiadas de las especies del sitio 5, perteneciente a Sierra Libre.

Espece	AFE	Fv/Fm	% N	gN/m ²	C : N
<i>Caesalpinia palmeri</i>	11.67 ± 3.76	0.81 ± 0.009	3.14 ± 1.08	3.18 ± 2.35	18.05 ± 5.36
<i>Cercidium microphyllum</i>	9.09 ± 1.11	0.816 ± 0.009	2.58 ± 0.62	2.85 ± 0.67	21.18 ± 5.49
<i>Jatropha cardiophylla</i>	20.42 ± 4.21	0.81 ± 0.0251	3.03 ± 0.85	1.56 ± 0.70	18.31 ± 5.44
<i>Prosopis velutina</i>	10.23 ± 3.55	0.736 ± 0.118	2.60 ± 0.37	2.67 ± 0.60	21.98 ± 2.89

Apéndice VII. Valores promedio de las variables estudiadas de las especies del sitio 6, perteneciente a Sierra Libre.

Espece	AFE	Fv/Fm	% N	gN/m ²	C : N
<i>Jatropha cardiophylla</i>	24.27 ± 1.25	0.735 ± 0.047	4.25 ± 0.52	1.75 ± 0.29	12.49 ± 1.63
<i>Olneya tesota</i>	16.59 ± 2.29	0.789 ± 0.0081	2.83 ± 0.33	1.73 ± 0.44	18.23 ± 1.40
<i>Cercidium microphyllum</i>	11.14 ± 0.92	0.825 ± 0.019	2.99 ± 0.35	2.68 ± 0.24	17.46 ± 2.43
<i>Cenchrus ciliaris</i>	14.00 ± 0.48	0.622 ± 0.020	1.5 ± 0.39	1.07 ± 0.31	33.54 ± 8.01
<i>Cylindropuntia versicolor</i>	1.63 ± 0.30	-	0.91 ± 0.12	5.72 ± 1.40	47.55 ± 7.17

Apéndice X. Valores promedio de las variables estudiadas de las especies del sitio 9, perteneciente a Sierra Mazatán.

Especie	AFE	Fv/Fm	% N	gN/m ²	C : N
<i>Abutilon abutiloides</i>	14.08 ± 1.41	0.774 ± 0.025	1.45 ± 0.07	1.03 ± 0.08	34.95 ± 1.89
<i>Cassia biflora</i>	14.32 ± 1.27	0.712 ± 0.075	1.80 ± 0.51	1.28 ± 0.46	30.23 ± 10.06
<i>Mimosa laxiflora</i>	10.63 ± 1.95	0.734 ± 0.022	2.09 ± 0.39	2.05 ± 0.73	24.68 ± 4.35
<i>Phaulothamnus spinescens</i>	12.13 ± 1.54	0.760 ± 0.033	2.62 ± 0.79	2.21 ± 0.85	18.03 ± 5.13

Apéndice XI. Valores promedio de las variables estudiadas de las especies del sitio 10, perteneciente a Sierra Mazatán.

Especie	AFE	Fv/Fm	% N	gN/m ²	C : N
<i>Acacia cymbispina</i>	13.70 ± 3.29	0.778 ± 0.056	2.22 ± 0.15	1.71 ± 0.55	25.30 ± 1.90
<i>Cenchrus ciliaris</i>	14.43 ± 1.56	0.630 ± 0.050	0.75 ± 0.08	0.52 ± 0.11	64.25 ± 6.48
<i>Guaiacum coulteri</i>	9.15 ± 0.52	0.777 ± 0.021	1.83 ± 0.26	2.00 ± 0.29	30.43 ± 4.63
<i>Mimosa laxiflora</i>	10.82 ± 0.96	0.735 ± 0.016	1.89 ± 0.09	1.76 ± 0.22	26.80 ± 0.84

Apéndice XIII. Valores promedio de las variables estudiadas de las especies del sitio 14, perteneciente a Cañada Mazocahui

Especie	AFE	Fv/Fm	% N	gN/m ²	C : N
<i>Ambrosia cordifolia</i>	25.30 ± 7.37	0.855 ± 0.009	3.71 ± 0.56	1.54 ± 0.47	13.55 ± 1.78
<i>Cassia biflora</i>	23.00 ± 3.79	0.814 ± 0.025	1.98 ± 0.18	0.87 ± 0.15	25.35 ± 2.30
<i>Lysiloma divaricata</i>	20.80 ± 4.62	0.838 ± 0.018	2.84 ± 0.22	1.43 ± 0.42	19.75 ± 0.79
<i>Mimosa laxiflora</i>	12.95 ± 0.96	0.822 ± 0.016	3.12 ± 0.94	2.40 ± 0.67	16.92 ± 4.24

Apéndice XIII. Valores promedio por cada forma de vida de cada variable analizada.

Forma de Vida	AFE (m ² /kg)	Fv/Fm	% N	gN/m ²	C:N
Árboles perennifolios	10.03 ± 3.51	0.770 ± 0.058	2.68 ± 0.40	2.59 ± 1.00	20.69 ± 2.87
Árboles caducifolios	17.28 ± 7.38	0.792 ± 0.053	2.42 ± 0.56	1.69 ± 0.80	22.74 ± 5.35
Arbustos perennifolios	10.10 ± 1.12	0.776 ± 0.043	2.16 ± 0.59	2.12 ± 0.40	26.35 ± 8.31
Arbustos caducifolios	16.93 ± 5.73	0.786 ± 0.053	2.54 ± 0.76	1.64 ± 0.77	22.08 ± 6.90
Subarbustos	20.03 ± 10.37	0.769 ± 0.100	3.18 ± 0.82	1.79 ± 0.49	17.27 ± 4.89
Herbácea	14.08 ± 01.41	0.774 ± 0.025	1.45 ± 0.07	1.03 ± 0.08	34.95 ± 1.89
Pasto	17.30 ± 4.44	0.672 ± 0.081	1.45 ± 0.54	0.85 ± 0.30	38.63 ± 17.65
Cactáceas	1.40 ± 0.64	-	1.09 ± 0.32	12.55 ± 12.59	41.81 ± 9.51