

00377



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA**

**VARIABILIDAD DE LAS CARACTERÍSTICAS
MORFOLÓGICAS Y FUNCIONALES DE LAS HOJAS DE
ESPECIES LEÑOSAS DISTRIBUIDAS A LO LARGO DE
UN GRADIENTE DE PRECIPITACIÓN EN SONORA
CENTRAL, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

PRESENTA:

MARTHA MARINA GÓMEZ SAPIENS

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. ANGELINA MARTÍNEZ YRÍZAR

MÉXICO, D. F.



FEBRERO, 2005

m340370

COORDINACIÓN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL

Autonomía de
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Martha Marina Gómez Sapiens
FECHA: 26/01/2005
FIRMA: Martha M.G.S.

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 6 de septiembre del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **Gómez Sapiens Martha Marina** con número de cuenta **501048824**, con la tesis titulada: **"Variabilidad de las características morfológicas y funcionales de las hojas de especies leñosas distribuidas a lo largo de un gradiente de precipitación en Sonora Central, México"**, bajo la dirección del(a) **Dra. Angelina Martínez Yrizar**.

Presidente: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo
Vocal: Dr. Víctor Joaquín Jaramillo Luque
Secretario: Dra. Angelina Martínez Yrizar
Suplente: Dr. Sergio Rafael Silvestre Cevallos Ferriz
Suplente: Dr. Horacio Paz Hernández

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., 17 de enero del 2005

Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

Deseo externalar mi Agradecimiento:

A mi asesora Dra. Angelina Martínez Yrizar, por haberme introducido al estudio de las características foliares, por su gran contribución a mi formación académica y por estar siempre en la mejor disposición para apoyarme tanto académicamente como brindándome su amistad.

A mi comité tutorial, Dr. Victor Jaramillo Luque y Dr. Sergio Cevallos Ferriz, por su importante participación, contribución y guía desde los inicios de este trabajo. A los miembros del jurado, Dr. Jorge Meave del Castillo y Dr. Horacio Paz Hernández, por su valiosa aportación para mejorar y enriquecer este trabajo.

Al Dr. Alberto Búrquez por todas sus contribuciones para mejorar este trabajo y por todo su apoyo durante mi estancia en el laboratorio del Instituto de Ecología (ERNO).

Al Centro de Investigaciones en Ecosistemas, particularmente al personal del laboratorio de Biogeoquímica por su ayuda durante la realización de los análisis químicos, en especial a la M.C. Maribel Nava. Así como al Dr. Felipe García Oliva y a Lyliana Renteria. Al Dr. Alfonso Valiente por darme un espacio en su laboratorio y a todos los compañeros por brindarme su amistad. Al personal del Instituto de Ecología y Geología en la Estación Regional del Noroeste (ERNO) en Hermosillo.

A mi familia, Luz Marina Sapiens, Mario Gómez Cabrera, Mario Alán Gómez Sapiens y Berenice Gómez Sapiens por apoyarme en todos los sentidos y motivarme a alcanzar mis metas.

Muy especialmente a Ramses Rodríguez Ramírez, por continuar a mi lado, apoyarme en mis decisiones y demostrarme en todo momento su amor y comprensión.

A mis amigos y compañeros que me ayudaron durante el trabajo de campo a pesar del calor, o me brindaron su ayuda en alguna de las etapas de este trabajo: Baruk Maldonado, Berenice Gómez, César Enrique Romero, Daniel Morales, Edgar Beltrán, Eugenio Larios, Gigi Owen, José Arturo Romero, Jesús Roberto Vidal, Kelly Lyons, Leonardo Varela, Leonor Solís, Myriam Bastidas, Noelia de la Torre, Orión Norzagaray, Patricia García, Ramses Tapia, Rocío Ponce.

En especial a mis amigas Carmen Isela Ortega y Enriquena Bustamante por continuar brindándome su amistad y por haber vivido conmigo esta etapa de mi desarrollo profesional.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca de Maestría otorgada. Asimismo, a la Dirección General de Estudios de Posgrado por haberme otorgado una beca complemento durante los estudios de Maestría. Y a la Fundación Telmex por apoyarme durante una gran parte de mi formación académica.

INDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN	4
1.1. Variación morfológica de las hojas	4
1.2. Características foliares y su significado funcional	8
1.3. Características foliares con implicaciones en la herbivoría	11
1.4. Disponibilidad de agua y nutrientes.....	12
2. ANTECEDENTES	15
2.1. Estudios previos en el área de estudio	15
2.2. Objetivo general	16
2.3. Objetivos específicos	16
3. METODOLOGÍA	17
3.1. Sitios de Estudio	17
3.2. Características generales de las especies	22
3.3. Variables foliares.....	25
3.4. Características químicas de las hojas	27
3.5. Estimación de formas disponibles de N y P en el suelo.....	28
3.6. Mediciones de tamaño de los individuos.....	29
3.7. Cocientes morfométricos y físicos	29
3.8. Análisis estadísticos	30
4. RESULTADOS	32
4.1. Características por sitio de las variables foliares de las cinco especies.....	32
4.2. Variación de las características foliares por especie entre sitios	32
4.3. Concentración de nutrientes (N y P)	38
4.4. Correlación entre parámetros foliares por especie y sitio	44
4.5. Herbivoría foliar	44
4.6. Correlación entre parámetros foliares y daño por herbivoría	47
4.7. Disponibilidad relativa de formas de N y P en el suelo.....	47
4.8. Tamaño de los individuos de las especies estudiadas.....	51
5. DISCUSIÓN	57
5.1. Variación de las características morfológicas foliares por sitios y por especie entre sitios	57
5.2. Concentraciones de nutrientes en las hojas.....	61

5.3. Correlaciones entre parámetros foliares por especie y por sitio	62
5.4. Herbivoría foliar y correlación con parámetros foliares	65
5.5. Estimación de formas disponibles de nitrógeno y fósforo en el suelo.....	67
5.6. Tamaño de los individuos	69
CONCLUSIONES.....	72
LITERATURA CITADA.....	73

RESUMEN

Las características que definen la estructura foliar proporcionan información acerca de las estrategias de uso de recursos utilizadas por las plantas en distintos ambientes. En este trabajo se abordó la variación en características foliares y disponibilidad relativa de nutrientes en el suelo a lo largo de un gradiente de precipitación. Se midieron características morfológicas, físicas y químicas (grosor, área, área foliar específica, contenido de materia seca, densidad, peso fresco y seco, concentración y contenido de N y P total) de hojas maduras de sol en 15 individuos de cinco especies leñosas perennes que se distribuyen desde el Desierto Sonorense hasta la selva baja caducifolia, en Sonora, México. Además, se estimó la disponibilidad relativa de N y P en el suelo alrededor de cinco de estos individuos de cada especie, se obtuvo una medición instantánea de herbivoría en 10 individuos, y se midió el tamaño de los individuos en los que se realizó la colecta de hojas. Se encontró un efecto significativo del sitio en las variables morfológicas y físicas. En el sitio más húmedo (selva baja caducifolia) se encontraron las hojas de mayor tamaño, mayor área foliar específica (AFE), menor contenido de materia seca y menor densidad. Las hojas mostraron mayor porcentaje de daño por herbívoros en los sitios más áridos (matorral de planicie y matorral de piedemonte); las hojas de la especie con menor daño foliar presentan menor AFE, mayor densidad y CMS. El patrón de variación en las concentraciones de N y P en las hojas mostró un efecto de sitio y especie; sin embargo, los contenidos de ambos nutrientes exhiben una mayor variación interespecífica. Las concentraciones de nutrientes foliares no están relacionadas con la disponibilidad relativa de nutrientes en el suelo. Las correlaciones entre las variables que definen la estructura foliar indican que existe variación intraespecífica en la proporción de cambio entre características que reflejan el volumen ocupado por el contenido de agua, los espacios de aire y la materia seca en la hoja. Sólo para las especies del género *Bursera* se observó un efecto de sitio en las variables que definen el tamaño de los individuos, y se encontró que en el sitio más árido los individuos muestran menor altura y mayor o igual cobertura respecto al sitio más húmedo. La variación

en caracteres foliares, tanto morfológicos como químicos, indican una inversión en características que se relacionan con un uso eficiente del agua en los sitios más áridos.

ABSTRACT

Leaf traits provide information regarding plant strategies of resource use in different habitats. The analysis of the phenotypic variation in leaf traits along environmental gradients allow the exploration of life-history strategies that are related to water economy, resource acquisition, and defense. Leaf traits are likely to be strongly related to water availability along precipitation gradients. In this study, sun leaves of 15 individuals of five perennial woody species occurring from the Sonoran Desert to the tropical deciduous forest of Sonora, Mexico, were sampled for several leaf traits (thickness, area, specific leaf area, dry matter content, density, fresh and dry weight, concentration and total content of N and P). Soil relative N and P availability was assessed around five individuals from each species. Also, an instantaneous estimate of leaf damage by herbivory was made on 10 individuals of each species. Tree size was also estimated in those individuals in which leaves were collected. We found a significant effect of site on the morphological leaf parameters. The leaves were the biggest, had the highest specific leaf area (SLA), and the lowest dry matter content (DMC) and density at the most mesic site (tropical deciduous forest). The highest percentage of leaf damage by herbivory was found in the most arid sites (desertscrub and thornscrub). At the interspecific level, differences in leaf damage by insects could be associated to leaf traits that deter herbivorous attack. The pattern of variation of leaf N and P concentrations showed a site and species effect; however, interspecific differences were higher than the intraespecific variation. Foliar nutrient content was not related to soil relative nutrient availability at any of the sites. Correlations between structural leaf traits indicate a pattern of intraespecific variation in these traits related to the liquid content volume, the air spaces and the dry matter inside the leaf. The effect of site on tree size was only significant in the

species of *Bursera*: *Bursera fagaroides* and *Bursera laxiflora*. Individuals from the most arid site were shorter and had wider or equal canopy cover than those of the most humid site. The observed variation in leaf structure and nutrient content agreed with the hypothesis of a higher inversion in traits that are associated with a water conservation strategy in the arid sites.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Variación morfológica de las hojas

La hoja es la principal estructura de entrada de energía a la planta y juega un papel muy importante en la asimilación de carbono, las relaciones hídricas y el balance de energía (Ackerly *et al.*, 2002).

El estudio de las características foliares presenta muy diversos enfoques, desde estudios que relacionan las diferencias en la adquisición de recursos bajo distintas condiciones ambientales (gradientes de precipitación, elevación y fertilidad), o durante el desarrollo ontogenético de la hoja, hasta aquellos que se centran en la búsqueda de patrones de variación de dichas características entre grupos funcionales y formas de crecimiento (Reich *et al.*, 1998a; Buot y Okistsu, 1999; Tang y Ohsawa, 1999; Wright y Cannon, 2001; Velásquez-Rosas y Meave, 2002). Otro tipo de enfoque incluye las reconstrucciones paleoclimáticas a través del estudio de la forma foliar (Jacobs, 1999; Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000).

El área foliar específica (AFE) cociente que expresa el área foliar por unidad de peso seco, ha sido un parámetro clave para el establecimiento de correlaciones a diferentes niveles. A escala global, dentro de biomas considerando la variación interespecífica, y entre biomas considerando los valores promedio de cada bioma, así como entre formas de vida, Reich (1993) y Reich *et al.*, (1997, 1998a, 1998b, 1999) encuentran que el área foliar específica se relaciona positivamente con la tasa fotosintética y la concentración de nitrógeno foliar, y negativamente con la tasa de respiración oscura y la longevidad foliar. A su vez, Niinemets (2001) mostró que existe una correlación positiva entre los incrementos en grosor y la masa foliar específica (LMA: inverso del AFE) y la radiación solar incidente e incrementos en la densidad foliar (estimada a partir del LMA entre el grosor de la hoja), en respuesta a la precipitación total anual. Estos trabajos han mostrado que el estudio de las características foliares tienen un alto potencial en el desarrollo y la generación de modelos que permitan hacer predicciones de la productividad a escala global.

La búsqueda de características foliares indicativas del papel funcional de la

hoja misma resulta crucial para comprender la ecología funcional de las plantas (Castro-Díez *et al.*, 2000). Algunos estudios se han enfocado en el análisis de la correlación entre variables foliares, en la búsqueda de relaciones que permitan predecir la disponibilidad de recursos en el ambiente o la variación de un proceso fisiológico, como las tasas de evapotranspiración y las tasas fotosintéticas en respuesta a cambios en el ambiente (Peace y MacDonald, 1981; Medina *et al.*, 1990; Mythili y Nair, 1996, Castro-Díez *et al.*, 1997; Reich *et al.*, 1998a).

Como parte de este análisis se ha encontrado que existe una relación positiva entre las concentraciones de nitrógeno (N) foliar y la capacidad fotosintética, así como entre los parámetros morfológicos y químicos de la hoja (Field y Mooney, 1986; Reich *et al.*, 1998a). Un ejemplo de esto es la relación entre el área foliar específica (AFE), variable que relaciona el área de la hoja entre el peso seco de la misma, y las concentraciones de N foliar (Field y Mooney, 1986; Reich *et al.*, 1998a; Roderick *et al.*, 1999). Este tipo de relaciones, en teoría, hace posible obtener estimaciones de procesos funcionales a grandes escalas temporales y espaciales a partir del análisis de la relación, considerando las especies dentro de cada bioma; sin embargo, el efecto de factores locales como la estacionalidad, el estrés hídrico y las diferencias entre especies sobre los procesos funcionales al nivel de sitio ha sido poco documentado (Wilson *et al.*, 2000).

La variabilidad en las características foliares está relacionada con numerosos factores tanto bióticos como abióticos, siendo importantes la disponibilidad por luz, la herbivoría, el parasitismo, la temperatura ambiental, la precipitación, los efectos topográficos y edafológicos, y la disponibilidad de agua y de nutrientes en el suelo. La mayoría de los estudios sobre la relación entre la morfología y los procesos funcionales de las hojas se han centrado en el efecto de los factores abióticos sobre dichas características (Ellsworth y Reich, 1993; Wilson *et al.*, 2000; Le Roux *et al.*, 2001; Niinemets *et al.*, 2001; Wright *et al.*, 2001). Aunada a la variabilidad en las condiciones ambientales de un sitio en particular, está la variación en los patrones que pueden presentarse a diferentes niveles de análisis. Así, un par de variables pueden estar fuertemente correlacionadas cuando analizamos comunidades completas y la misma correlación puede no ser

necesariamente significativa cuando el estudio se hace a nivel de las especies individuales (Ackerly *et al.*, 2002).

Otro enfoque a consistido en explorar si existen diferencias en los promedios de variables foliares entre grupos funcionales, así como determinar si las relaciones entre caracteres foliares probadas en gradientes y biomas, se mantienen dentro de grupos funcionales. Este enfoque ha permitido detectar patrones de variación característicos dentro de los grupos funcionales tanto en los promedios de las variables como en las relaciones entre éstas (Field y Mooney, 1986; Reich *et al.*, 1998a, 1998b; Wilson *et al.*, 2000; Vendramini *et al.*, 2002 y Prior *et al.*, 2003).

Procesos como la tasa fotosintética máxima, la tasa de respiración oscura, así como las características químicas y morfológicas que se relacionan con éstos, varían en función de gradientes de precipitación y de disponibilidad de nutrientes (Wright *et al.*, 2001). Por lo tanto, los gradientes ambientales representan una oportunidad para estudiar los atributos foliares y probar hipótesis específicas sobre la respuesta de las plantas a condiciones contrastantes de radiación, agua o nutrientes. Asimismo, los estudios que cuantifican la variabilidad de las características de las plantas a lo largo de gradientes han sido importantes para poner a prueba hipótesis de carácter adaptativo y el significado funcional de la forma de las plantas (Ackerly *et al.*, 2002).

Las características ecofisiológicas de las plantas relacionadas con la adquisición y utilización de recursos, tales como los procesos bioquímicos y metabólicos, el intercambio de gases, la estructura y función de las hojas, la distribución y utilización de la biomasa generada, la estructura de la copa y el crecimiento, son el resultado de procesos adaptativos. Asimismo, la expresión de diferentes fenotipos a partir de un mismo genotipo en respuesta a la variación ambiental afecta la función y la adecuación de la planta en distintos ambientes (Ackerly *et al.*, 2000). Por lo que se espera que las especies cuya distribución no está restringida a un tipo de hábitat específico, y que puedan ocupar varios sitios en un gradiente ambiental, sean especies cuyas características funcionales y particularmente foliares muestran una gran plasticidad fenotípica. Los trabajos que han puesto a prueba la hipótesis anterior indican que el grado de plasticidad en

caracteres foliares puede ser mayor en situaciones en las que el hábitat que ocupa una especie, presenta fluctuaciones para un factor abiótico. Por ejemplo, dentro del género *Psychotria*, las especies en sitios abiertos presentan mayor plasticidad fenotípica respecto a las que ocupan sitios de sombra (Valladares *et al.*, 2000).

En este estudio la plasticidad fenotípica se define como la habilidad que posee un organismo para alterar su fisiología, su morfología, o ambas, en respuesta a los cambios en las condiciones ambientales y puede presentarse en todos los niveles de organización desde el nivel celular hasta plasticidad dentro de un género (Schlichting, 1986; Ackerly *et al.*, 2000). En términos evolutivos, a pesar de que comúnmente se considera que las respuestas plásticas tienen un valor adaptativo, no es una generalidad encontrar dicho valor en las respuestas (Schlichting, 1986). Las respuestas plásticas en características morfológicas o anatómicas surgen a partir de modificaciones ocasionadas por factores ambientales durante el desarrollo de la planta (Schlichting, 1986; Diggle, 2002).

En un contexto filogenético, el estudio de la variación en las características ecofisiológicas en especies cercanamente emparentadas que ocupan diferentes hábitats, es una herramienta poderosa en la detección de patrones de divergencia; a su vez, la similitud fenotípica entre especies no cercanamente relacionadas que ocupan hábitats similares demuestra convergencia evolutiva. Por lo tanto, la consideración de las relaciones filogenéticas permite abordar una variedad de preguntas en relación con los patrones de evolución ecofisiológica, tales como reconstrucciones de la secuencia y cambios evolutivos de características complejas (Ackerly *et al.*, 2000).

Estudios en donde se analiza la correlación entre características que presentan variación fenotípica han permitido identificar grupos de características relacionadas funcionalmente o que presentan cierto grado de coordinación. Con este enfoque se ha examinado la contribución de dichas relaciones a la adecuación de la planta; así en el caso de caracteres foliares, la presencia de correlaciones positivas entre características estructurales y fisiológicas que determinan el funcionamiento de la hoja, constituyen un ejemplo de integración de características que están asociadas al compromiso de las hojas de actuar como órganos fijadores

de carbono y reguladores de la pérdida de agua (Arntz y Delph, 2001).

1.2. Características foliares y su significado funcional

Las características foliares varían en conjunto, confiriéndole a la planta mayor adecuación y capacidad de tolerar el estrés impuesto por las condiciones del medio (Fonseca *et al.*, 2000). El área foliar varía en función de gradientes de temperatura (Velásquez-Rosas *et al.*, 2002), de humedad (Dolph y Dilcher, 1980; Fonseca *et al.*, 2000; Ackerly *et al.*, 2002) y de disponibilidad de nutrientes (Beadle, 1966; McDonald *et al.*, 2003). Bajo condiciones de baja precipitación, las hojas pequeñas son favorecidas sobre las grandes, ya que estas últimas se enfrían más lentamente y alcanzan mayores temperaturas respecto a la temperatura del aire en comparación con las hojas de menor tamaño. Al disminuir la precipitación, dicho sobrecalentamiento adquiere mayor importancia debido a que la transpiración es una forma efectiva de disipar el calor y los costos de adquisición de agua se incrementan en relación con el tamaño de la hoja (Smith y Nobel, 1977; Westoby *et al.*, 2002; McDonald *et al.*, 2003).

La reducción del área foliar ha sido vinculada a ambientes con baja disponibilidad de nutrientes; sin embargo, el significado funcional de esta reducción no es muy clara (Beadle, 1966; Mc Donald *et al.*, 2003). En cambio, un mecanismo detectado en las plantas en zonas áridas y semiáridas con significado funcional claro es la reducción estacional del tamaño de las hojas (heterofilia). Éste ha sido interpretado como un mecanismo para mantener temperaturas foliares óptimas para la fotosíntesis en los meses de verano, lo cual tiene implicaciones en el uso eficiente del agua (Cunningham y Strain, 1969; Smith y Nobel, 1977).

Las variaciones en el área foliar han sido relacionadas con el tamaño de las ramas y con características fisiológicas como la longevidad foliar; sin embargo, en ambos casos el significado adaptativo de ambas relaciones no ha sido bien establecido y la correlación no es muy fuerte (Wright y Cannon, 2001; Westoby *et al.*, 2002). Los estudios que analizan la relación entre el área foliar y el área foliar específica o con su inverso (la masa foliar por área), muestran que la dirección de dicha relación depende de la anatomía de las especies que hayan sido incluidas en

la relación (Ackerly y Reich, 1999; Ackerly *et al.*, 2002). Por ejemplo, cuando se consideran especies esclerófilas que presentan hojas grandes no hay correlación entre el área foliar específica y el área debido a que dichas especies presentan hojas con pesos secos muy altos respecto a su valor de área.

Otra característica foliar con implicaciones funcionales es el grosor de la lámina. Las hojas gruesas se presentan en plantas que crecen en ambientes soleados y les permite alcanzar una alta tasa de asimilación de CO₂ (Lambers *et al.*, 1998). El grosor puede correlacionarse con cambios en la densidad foliar (peso/volumen) o en el área foliar específica (Witkowski y Lamont, 1991; Wilson *et al.*, 1999). Asimismo, los cambios en grosor se asocian a variaciones en la constitución anatómica interna de la hoja, como la densidad y el volumen del mesófilo (Pyankov *et al.*, 1999).

Las variaciones en la densidad foliar, al igual que en el caso del AFE, se asocian a diferencias en la anatomía foliar y en la composición química de las hojas (Lambers *et al.*, 1998); de hecho, la acumulación de compuestos secundarios, ya sea en la pared celular, el citoplasma o en las vacuolas, da como resultado hojas más densas. Las especies con hojas densas también pueden presentar poco volumen por unidad de área de epidermis o parénquima y como consecuencia, menores espacios de aire por área; asimismo, se puede presentar mayor volumen de tejidos esclerificados (Castro-Díez *et al.*, 2000).

La presencia de células pequeñas en todos los tejidos y de una mayor proporción de pared celular respecto al volumen de la célula también conduce a una mayor densidad foliar (Castro-Díez *et al.*, 2000). Especies que existen en sitios con baja precipitación o en suelos pobres en nutrientes tienden a presentar hojas densas o esclerófilas (Fonseca *et al.*, 2000). A pesar de que la densidad foliar es una característica asociada a la dureza de la hoja, se ha mostrado que estas dos características pueden variar independientemente (Wright y Westoby, 2002).

Evolutivamente, la producción de hojas densas conlleva a una disminución de la capacidad fotosintética, debido a que disminuye la inversión en células que constituyen el tejido fotosintético, y en algunas especies la conductancia interna de gases disminuye al aumentar la densidad (Castro-Díez *et al.*, 2000). Tanto las

variaciones en densidad foliar como en grosor confirman que existen diferencias dentro y entre especies en el tamaño de células, así como en el acomodo y la cantidad de tejido asignado a los distintos componentes que conforman la hoja (Witkowski y Lamont, 1991).

Los espectros de variación ecológica de características como la producción y el tamaño de las semillas, el tamaño de las hojas y ramas, el área foliar específica y la longevidad foliar han sido utilizados para proponer esquemas que muestran las estrategias de uso de los recursos utilizados por las plantas (Westoby y Wright, 2003). En este contexto, el área foliar específica (AFE) ha sido propuesta como una característica clave (Westoby, 1998), ya que refleja la cantidad de carbono fijada cuantificada como peso seco por unidad de área foliar o superficie fotosintética, por lo tanto es un parámetro que proporciona información acerca de la eficiencia en el uso de recursos. De hecho, la variación en el AFE en gradientes de precipitación y nutrientes ha sido útil para probar hipótesis acerca de las estrategias de uso de recursos y de su evolución (Reich *et al.*, 1999; Ackerly *et al.*, 2000; Westoby *et al.*, 2002; Reich *et al.*, 2003). Así, hojas con valores bajos de AFE se asocian a sitios con baja disponibilidad de agua o nutrientes; asimismo, valores altos de AFE reflejan una tasa de retorno rápida de los recursos invertidos en la hoja (Fonseca *et al.*, 2000; Wright *et al.*, 2001).

Además de relacionarse con el contenido de materia seca (CMS= peso seco/peso fresco foliar) y las concentraciones de N, el AFE puede correlacionarse con el grosor y la densidad foliar. No obstante estas relaciones, la evidencia científica sugiere que tanto el grosor como la densidad foliar varían independientemente y en respuesta a diferentes factores, estando las variaciones en grosor asociadas a la disponibilidad de luz y las de densidad foliar a la disponibilidad de agua (Witkowski y Lamont, 1991; Garnier y Laurent, 1994; Castro-Díez *et al.*, 1997).

El CMS o contenido relativo de agua ha sido propuesto como un parámetro de análisis alternativo al AFE y aun cuando el significado funcional de la variación de este parámetro no ha sido muy estudiado (Garnier *et al.*, 2001), se sabe que el contenido de agua está vinculado con el contenido de proteínas (Wilson *et al.*,

1999). Generalmente se correlaciona negativamente con el AFE; sin embargo, en hojas suculentas y esclerófilas la relación es poco significativa o nula (Vendramini *et al.*, 2002).

De acuerdo con Shipley y Vu (2002), la medición del contenido de materia seca es una alternativa a la medición de la concentración de la materia seca. Este último parámetro, considerado como un índice de densidad foliar, es más difícil de obtener debido a que se tiene que cuantificar el peso seco de la hoja por unidad de volumen. Por el contrario, el CMS solo considera el peso de la hoja deshidratada referido al peso de la hoja saturada de agua. La correlación entre ambas variables muestra que es posible utilizar el contenido de materia seca como una medición confiable de la proporción de tejido asignado a soporte mecánico.

1.3. Características foliares con implicaciones en la herbivoría

Entre los tipos de defensa contra herbívoros utilizados por las plantas se encuentran los metabolitos secundarios, los cuales varían desde toxinas que se encuentran en bajas concentraciones y cuyo modo de acción varía ampliamente, hasta compuestos químicos que reducen la digestibilidad y palatabilidad. Entre éstos se encuentran la lignina y los taninos, compuestos que incrementan la dureza de la hoja (Lambers *et al.*, 1998).

Por otra parte, mayor grosor, dureza, pubescencia y una concentración alta de componentes que conforman tejidos que dan rigidez a la hoja, así como un menor contenido de agua y concentración de N, se han asociado a una menor susceptibilidad a la herbivoría (Coley, 1983; Ayres y Maclean, 1987; Lightfoot y Whitford, 1987; Cunningham *et al.*, 1999; Housman *et al.*, 2002; Westoby *et al.*, 2002).

La duración de la expansión foliar y el tamaño de la hoja son variables que se relacionan con el daño por herbívoros (Moles y Westoby, 2000), debido a que existe una correlación positiva entre el área foliar y el tiempo de expansión foliar. La evidencia muestra que las especies de plantas con menor área foliar presentan menor porcentaje de daño por insectos herbívoros como resultado de un breve tiempo de exposición a los herbívoros. En cuanto a la longevidad foliar, Westoby *et*

al. (2002) señalan que un recambio de hojas muy bajo o la presencia de hojas con una alta longevidad debe favorecer el refuerzo contra el daño físico, por la misma razón que favorece la defensa contra el ataque de los herbívoros. Debido a esto, la defensa contra los herbívoros puede ser considerada como parte del espectro de variación entre los valores de AFE y la longevidad foliar.

1.4. Disponibilidad de agua y nutrientes

La movilidad de los nutrientes está estrechamente relacionada con la disponibilidad de agua dentro del ecosistema (Austin y Vitousek, 1998); asimismo, las características foliares y las correlaciones entre ellas son sensibles a la disponibilidad de agua y de nutrientes; por lo tanto, los patrones que surgen en dichas características y sus correlaciones pueden mostrar diferencias en función de condiciones particulares de estrés hídrico y de baja disponibilidad de nutrientes.

La disponibilidad de N en suelos forestales varía a través del perfil vertical del suelo, ya que dicha disponibilidad depende de las tasas de mineralización, mismas que disminuyen al aumentar la profundidad (Binkley y Hart, 1989). Sin embargo, en distancias cortas, el efecto de la microtopografía y de los árboles individuales es también un factor importante de variabilidad. Por otro lado, la disponibilidad de nutrientes en el suelo muestra una dinámica estacional (Binkley y Hart, 1989) y está ligada a los procesos a través de los cuales la actividad biológica puede incrementar su disponibilidad, tales como el incremento en la biomasa de raíces y la alteración de su fisiología, la modificación del medio circundante a la raíz a través de la exudación de compuestos orgánicos simples y las relaciones simbióticas (Aber y Melillo, 1986). Como resultado de la variabilidad y la gran cantidad de factores que intervienen en la disponibilidad de N, la estimación de este parámetro debe tomar en cuenta la escala espacial y temporal del proceso o efecto que se estudie.

Debido a la complejidad de factores que intervienen en la disponibilidad de nutrientes en el suelo, una manera de abordar su análisis es a través de la estimación de las formas disponibles de N y P, mismas que son el resultado final de los procesos que dan lugar a la disponibilidad de estos elementos. Entre las formas

disponibles de N y P, el amonio (NH_4) es el resultado de la mineralización por la actividad microbiana. Una vez liberado, puede ser utilizado por las plantas o los microbios, puede perderse por lixiviación, ser retenido en el suelo o ser oxidado por las bacterias autótrofas. El nitrato (NO_3) es el último producto de la nitrificación y su movilidad es mayor comparada con la del NH_4 ; además, puede pasar a formas no disponibles de N (N_2) como resultado de la denitrificación. Ambos compuestos constituyen la mayor parte del N que capturan las plantas. En el caso del P, el fosfato (PO_4) es la forma disponible y su concentración en el suelo generalmente es muy baja (Binkley y Hart, 1989; Pearcy *et al.*, 1989).

Se han realizado estudios enfocados a determinar cómo varían las características foliares en respuesta a gradientes de fertilidad o de disponibilidad de nutrientes en el suelo. Sin embargo, éstos son escasos (Rentería *et al.*, en prensa), en parte debido a que la estimación de la disponibilidad de nutrientes en el suelo es complicada (Reich *et al.*, 2003). Los estudios muestran que las características relacionadas con la estructura de la hoja como el área foliar específica (AFE), el grosor y la densidad, son sensibles a las modificaciones en las condiciones de sitio a lo largo de gradientes, al igual que las características químicas, como la concentración de N y P foliar.

En los casos en los que existe una correlación entre características foliares, la tasa del cambio de una variable con respecto a la otra también puede variar a través del gradiente (Wright *et al.*, 2001, 2002; Wright y Westoby, 2002).

De acuerdo con los resultados obtenidos en algunos de estos trabajos las hojas de especies que se encuentran en sitios limitados por agua y nutrientes presentan en general áreas foliares específicas menores (Cunningham *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2001). Asimismo, estos autores, junto con Killingbeck y Whitford (1996) y Reich *et al.* (1999), reportan que las concentraciones de N y P foliar con base en el peso o el área, en sitios áridos son similares o más altas que en sitios menos áridos. De acuerdo con Cunningham *et al.* (1999), esto se puede interpretar como una respuesta a la mayor cantidad de luz a la que están expuestas dichas plantas. Aunado a esto, concentraciones mayores de N y P permitirían que las tasas fotosintéticas fueran más altas, como una estrategia para compensar una

menor entrada de carbono, como resultado del cierre de los estomas para evitar pérdidas por evapotranspiración en sistemas donde el agua es el factor limitante (Wright *et al.*, 2001). A pesar de que la evidencia indirecta sugiere que es muy probable que este patrón se presente en gradientes de aridez, se desconoce hasta qué grado éste es un patrón recurrente.

2. ANTECEDENTES

2.1. Estudios previos en el área de estudio

En Sonora, la carretera federal No.16 cruza el estado en dirección este-oeste, abarcando en un recorrido de tan sólo 320 km un gradiente de la sierra a la costa, con notables cambios de clima, suelo y vegetación (Búrquez *et al.*, 1992). Este gradiente representa un excelente sistema para estudiar las variaciones en la estructura y distribución de la vegetación y su relación con los cambios del ambiente físico.

Existen pocos trabajos que han abordado el estudio ecológico de las comunidades vegetales presentes en este gradiente de elevación en el centro de Sonora. Los resultados cuantitativos de estos estudios documentan la heterogeneidad espacial que existe en la composición y estructura de las comunidades vegetales asociada a la variación en las características edáficas y climáticas a lo largo del gradiente (Goldberg, 1985; Búrquez *et al.*, 1992; Búrquez y Quintana, 1994; Martínez-Yrizar, 1997; Núñez, 1998; Búrquez, 1999; Martínez-Yrizar *et al.*, 1999).

En un estudio reciente se cuantificaron las características foliares de las especies arbóreas y arbustivas en tres comunidades florística y estructuralmente distintas localizadas sobre dicho gradiente (Gómez, 2001). Los resultados del estudio muestran que existe una gran variabilidad intraespecífica en las hojas de las especies leñosas que se distribuyen en dos o más puntos del gradiente, por lo que esto refleja la variación fenotípica que presentan ciertas especies y cómo varía la captura de recursos en diferentes ambientes.

Con base en la premisa de que las estrategias de adquisición de nutrientes en las plantas están determinadas por la disponibilidad de nutrientes y por el costo que implica conservar dichos recursos (Cunningham *et al.*, 1999; Ackerly *et al.*, 2000; Wright *et al.*, 2001), se plantean las siguientes predicciones:

- 1) En los individuos que se encuentran en sitios donde la disponibilidad de N y P en el suelo es menor, se esperan concentraciones menores de N y P foliar y menores valores de AFE.

- 2) Debido a que las concentraciones de nutrientes foliares y el AFE están también reguladas por la precipitación y la disponibilidad de agua en el suelo, se esperan en los sitios más áridos, valores menores de AFE y mayores contenidos de N y P foliar (con base al área foliar). Lo anterior, como resultado de una estrategia que permita evitar pérdida de agua por evapotranspiración manteniendo la ganancia de carbono a través de una tasa fotosintética alta.

2.2. Objetivo general

Determinar las características morfológicas y funcionales foliares de algunas especies leñosas presentes en tres comunidades vegetales situadas a lo largo de un gradiente de precipitación en el centro de Sonora, y determinar si estas características se relacionan con la disponibilidad de nutrientes y agua en el suelo.

2.3. Objetivos específicos

a) Determinar si existe un efecto de sitio en las características morfológicas foliares que sugiera ajustes plásticos a lo largo del gradiente de precipitación.

b) Determinar si existen diferencias en plasticidad fenotípica entre las variables analizadas.

c) Establecer si existe un patrón general de variación en las concentraciones de nutrientes foliares en cinco especies, en los tres sitios.

d) Describir las relaciones entre los distintos componentes que se asocian con la estructura de la hoja (AFE, grosor, densidad, CMS) en los sitios y para cada especie.

e) Definir si existe una correlación entre las características foliares asociadas a la defensa contra insectos herbívoros y los porcentajes de daño encontrados en cada sitio y sus diferencias entre sitios.

f) Determinar si disponibilidad relativa de N y P en el suelo alrededor de los individuos estudiados se relaciona a las concentraciones de N y P en las hojas.

g) Determinar si existe un efecto de sitio en la arquitectura de los árboles en cada especie a través de mediciones del área de la copa y la altura.

3. METODOLOGÍA

3.1. Sitios de Estudio

Se eligieron tres sitios de estudio, que se ubican, respectivamente, a 27, 47 y 140 km al este de la ciudad de Hermosillo, Sonora, México, sobre la carretera federal No. 16. (Fig. 3.1). Dichos sitios representan tres condiciones distintas en cuanto a composición y estructura de la vegetación, topografía, características del suelo y clima (Fig. 3.2, Búrquez *et al.*, 1992). La vegetación de los sitios corresponde al matorral de planicie en el extremo norte y más árido de este gradiente, al matorral de piedemonte en la comunidad intermedia y a la selva baja caducifolia localizada en el extremo más húmedo y al sur de este gradiente.

1) Matorral de planicie (MP)

Se encuentra en el municipio de Hermosillo, en las coordenadas 28° 52' 05" N, 110° 44' 12" O. Se localiza en una planicie donde las montañas y lomeríos no exceden de 10% del área total. Esta comunidad representa la condición más xérica del gradiente y pertenece a la subdivisión "Planicies de Sonora" del Desierto Sonorense, una de las siete subdivisiones descritas por Shreve y Wiggins (1964), basadas en la composición y estructura de la vegetación. En este sitio resalta la distribución de los individuos en manchones dejando una gran proporción de suelo desnudo. Éste es un patrón típico de los ambientes que se encuentran bajo condiciones de aridez (Shreve y Wiggins, 1964; Whitford, 2002). Las copas de los árboles generan condiciones microambientales donde la temperatura es menor y la humedad mayor en contraste con los espacios sin cobertura (Castellanos *et al.*, 1999; Suzán *et al.*, 1996).

La vegetación está dominada por árboles y arbustos, por lo que también se le designa como un desierto arbosufrutescente (Shreve y Wiggins, 1964). Los árboles y arbustos más comunes de la vegetación de la subdivisión Planicies de Sonora son: *Bursera fagaroides* Kunth, *Bursera laxiflora* S. Watson, *Mimosa distachya* Cav., *Croton sonorae* Torr., *Jatropha cordata* (Ort.) Muell. Arg, *Eysenhardtia orthocarpa* (A. Gray) S. Watson, *Lycium sp.*, *Haematoxylon brasiletto* Karsten, *Parkinsonia microphyllum*



Fig. 3.1. Localización de los sitios de estudio (matorral de planicie, matorral de piedemonte y selva baja caducifolia) a lo largo de la carretera Federal 16, en la parte central del estado de Sonora.

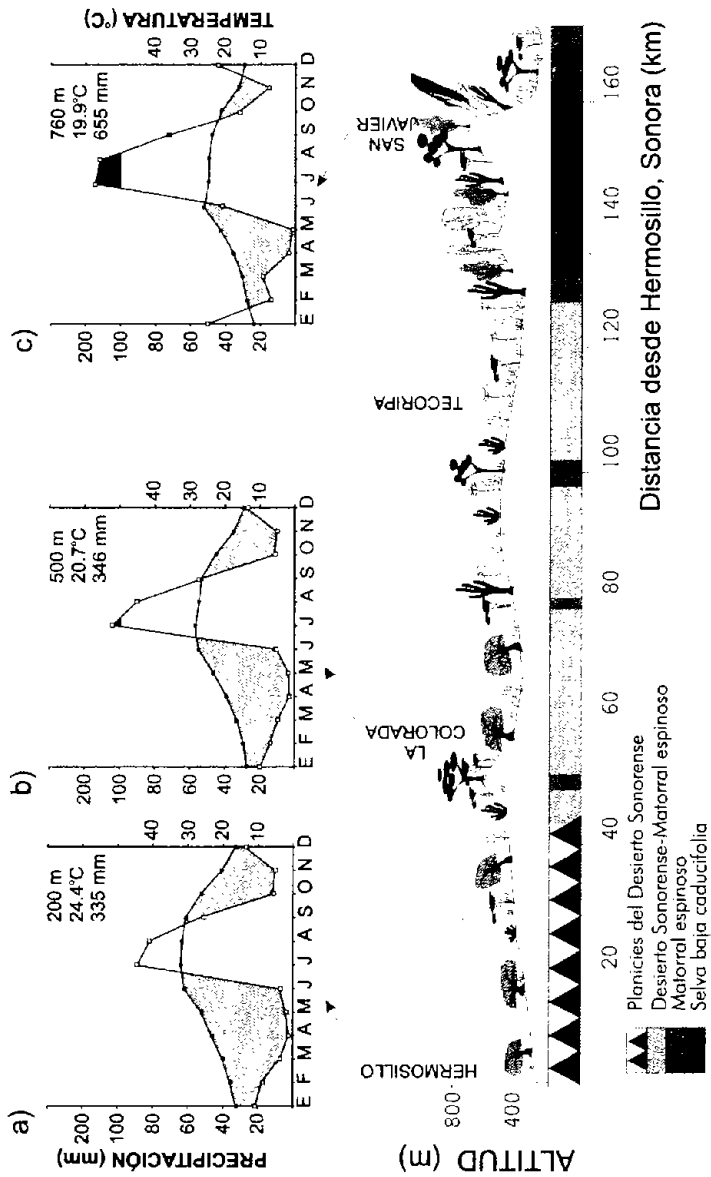


Fig. 3.2. Cambios de vegetación a lo largo del transecto (modificado de Búrquez et al., 1992) y climogramas correspondientes a cada sitio de estudio: a) matorral de planicie (1966-1992 datos proporcionados por la CNA), b) matorral de piedemonte (1961-1988 datos proporcionados por la CNA), y c) selva baja caducifolia (44 años de datos promedio de precipitación y 37 años para temperatura; datos tomados de García (1973).

(Torr.) Rose & I. M. Johnston, *Encelia farinosa* A. Gray, *Acacia cymbispina* Sprague y Riley, *Guaiaacum coulteri* A. Gray y diversas plantas trepadoras como *Cardiospermum corindum* L., *Janusia californica* Benth. y *Janusia linearis* Wiggins.

El clima se clasifica según INEGI (1981) como BShw y pertenece al grupo de los climas secos, tipo muy seco y subtipo muy seco semicálido. La precipitación anual varía de 250 a 335 mm, con dos estaciones de lluvias: la principal de tormentas convectivas durante los meses de verano (junio-septiembre), y la otra, altamente impredecible y de menor intensidad, durante los meses de invierno (noviembre-enero). De acuerdo con el climograma (Fig. 3.2a), la temperatura media anual es 24.4°C y la temperatura media más alta alcanza 30°C en los meses de menor precipitación (marzo-junio y octubre-noviembre). De julio a agosto se presenta mayor precipitación, misma que no excede 100 mm; julio es el mes más lluvioso así como el de temperatura media más alta, alcanzando hasta 30°C. La menor precipitación se presenta de marzo a junio y de octubre a noviembre.

El tipo de suelo, de acuerdo con INEGI (1983), es Xerosol lúvico asociado con Fluvisol éutrico y Feozem háplico. No presenta fases químicas ni físicas y su clase textural es definida como media. De acuerdo con los análisis de suelo, realizados en un punto de verificación cercano al sitio de estudio los horizontes A y B presentan textura media, no reaccionan con el ácido clorhídrico, su estructura es en forma de bloques subangulares, y en el caso del horizonte B, éste posee una cantidad de arcilla moderada y su drenaje interno se considera drenado.

2) Matorral de piedemonte (MPM)

Se encuentra en el municipio de La Colorada, en las coordenadas 28° 48' 48" N, 110° 33' 20" O. El área de trabajo está sobre la ladera noroeste de un cerro de aproximadamente 640 m de elevación. Esta comunidad de estudio es un matorral espinoso de piedemonte ('foothills thornscrub') que prevalece en las pendientes de los cerros entre 200 y 500 m snm de elevación (principalmente en las laderas con orientación norte). El criterio que se ha utilizado para separar este tipo de vegetación del desierto propiamente dicho y de las selvas bajas, es estructural.

Normalmente, el matorral se distingue por ser una comunidad baja, con una

cobertura uniforme, cerrada y con pocos espacios abiertos (a diferencia del desierto), con la presencia de *Pachycereus pecten-aboriginun* (Engelm.) Britt & Rose, una cactácea columnar, que en el matorral es notable por sobrepasar la altura máxima del dosel arbóreo. En la selva seca *P. pecten-aboriginun* es más bajo que los árboles que forman el dosel (Búrquez *et al.*, 1999). En el matorral espinoso de piedemonte son comunes las siguientes especies arbóreas: *Jatropha cordata*, *Bursera fagaroides*, *Bursera laxiflora*, *Ipomoea arborescens* (Humb & Bonpl. ex. Willd) G. Don, *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* Torr., *Randia obcordata* S. Watson y *Guaiacum coulteri*.

Las condiciones macroclimáticas bajo las que se desarrolla este matorral son semejantes a las que se relacionan con el sitio anterior, excepto que en esta localidad, la temperatura media anual es 3.7°C más baja. El clima de esta comunidad se clasifica como BSohw(x') según INEGI (1981), es decir, pertenece al grupo de los climas secos, tipo de clima seco y subtipo seco semicálido. Los meses de mayor precipitación abarcan de julio a septiembre, siendo julio el mes en el que se sobrepasa por muy poco margen los 100 mm de precipitación; en este mes se alcanza la temperatura media más alta (28.1°C). Los periodos en los que se presenta una menor precipitación abarcan de marzo a junio y de octubre a noviembre. La temperatura media anual es 20.7°C y la precipitación media anual es 346.1 mm (Fig. 3.2b).

El tipo de suelo es Litosol asociado con un Regosol calcárico (INEGI, 1983). Su clase textural es gruesa; en este caso no hay puntos de verificación cercanos con el mismo tipo de suelo.

3) Selva baja caducifolia (SBC)

El tercer sitio se encuentra en el municipio de San Javier, en las coordenadas 28° 36' 10" N, 109° 45' 30" O; está situado a 760 m de elevación en una ladera con exposición sur.

En esta comunidad de estudio, la vegetación forma un dosel muy cerrado, la densidad de árboles es mayor respecto a las dos anteriores y los individuos alcanzan hasta 8.5 m de altura. Representa las condiciones más méxicas del gradiente y corresponde al bosque tropical seco, denominado por Gentry (1942) como bosque de

árboles bajos o "short tree forest". Comunidad definida como un bosque heterogéneo, con especies caducifolias y presencia de elementos tropicales.

La selva baja caducifolia alterna periodos de crecimiento con periodos de latencia, que se relacionan con la marcada estacionalidad de la precipitación. Rzedowski (1978) nombra a este tipo de vegetación como bosque tropical caducifolio, y pertenece a un grupo de bosques propios de regiones de clima cálido y dominados por especies arborescentes que pierden sus hojas en la época seca del año durante un lapso variable, aproximadamente de seis meses.

"Esta formación vegetal es característica de la vertiente pacífica de México, donde cubre grandes extensiones prácticamente ininterrumpidas desde el sur de Sonora y el suroeste de Chihuahua hasta Chiapas y se continúa a través de Centroamérica" (Rzedowski, 1978). Las especies arbóreas y arbustivas más comunes en las selvas bajas pertenecen a las familias *Burseraceae*, *Leguminosae*, *Euphorbiaceae* y *Compositae*. En la región de estudio destacan: *Bursera fagaroides*, *Bursera fragilis* Wats, *Bursera laxiflora*, *Caesalpinia pumila* (Britton & Rose) Hermann, *Croton flavescens* Greenm., *Jatropha cordata*, *Lysiloma divaricatum* (Jacq.) J. F. Macbr., *Senna atomaria* (L.) H. S. Irwin et Barneby, *Brongniartia alamosana* Rydb., *Fouquieria macdougalii* y *Hintonia latiflora* (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock.

El tipo de clima de acuerdo con INEGI (1981) es BS1hw(x'); pertenece al grupo de climas secos, tipo semiseco y subtipo semiseco semicálido. El climograma (Fig. 3.3c) elaborado con datos de García (1973), para el sitio de estudio, muestra que de julio a septiembre se presenta la mayor precipitación, sobrepasándose 100 mm. Julio es el mes más lluvioso y junio el más caliente, alcanzando una temperatura media de 24°C. Los meses de menor precipitación son abril y mayo. La temperatura media anual es 19.9°C y la precipitación media anual es 655 mm.

Durante los meses de lluvia se presenta un aporte de material leñoso producto de la caída de ramas y fragmentos de corteza como consecuencia de los fuertes vientos (Martínez-Yrizar, 1997).

3.2. Características generales de las especies

Se seleccionaron cinco especies que se encuentran distribuidas en los tres

sitios a lo largo del gradiente y cuya abundancia difiere entre los sitios (Martínez-Yrizar, 1997; Varela, en preparación): *Bursera fagaroides*, *Bursera laxiflora*, *Fouquieria macdougalii*, *Guaiacum coulteri* y *Jatropha cordata* (Fig. 3.3). Las especies también difieren entre sitios en algunas de sus características foliares, como el grosor, la longitud, el área foliar, el AFE y el CMS (Gómez, 2001). De acuerdo con Turner *et al.* (1995), las especies seleccionadas presentan las siguientes características generales:

Bursera fagaroides. Arbusto o árbol que alcanza hasta 6 m de altura, presenta corteza papirácea, que es exfoliada. Posee hojas pinnadas de 3-15 cm de largo con 3 a 13 folíolos elípticos, lanceolados u ovados. Su distribución actual sugiere que es dependiente de las lluvias de verano y sensible a las bajas temperaturas (Fig. 3.3a).

Bursera laxiflora. Arbusto o árbol que alcanza hasta 6 m de altura, la corteza del tronco es de color gris claro u oscuro. Hojas de 1-12 cm de longitud, pinnadas o bipinnadas con 5-15 folíolos obovados, ovados u oblongos de 3-20 mm de longitud, poco dentados o enteros, comúnmente glabros y en ocasiones con escasa pubescencia en ambas superficies. El tamaño de los folíolos varía de 6-12 mm de largo y 1-2.5 mm de ancho. Se localiza en colinas rocosas y lomeríos erosionados (Fig. 3.3b).

Fouquieria macdougalii. Pequeño árbol que puede llegar a medir más de 6 m de altura; se ramifica en numerosos tallos espinosos a partir de uno o más troncos basales. La corteza es de color bronce claro, delgada y exfolia en forma de láminas. Las hojas son de 30-55 mm de longitud y de 5-11 mm de ancho. Se localiza en una amplia gama de tipos de suelo y planicies pedregosas, camas de lava y playas de arena. Probablemente su distribución está limitada en la porción oeste por la disminución en la precipitación y hacia el norte por las temperaturas bajas (Fig. 3.3c).

Jatropha cordata. Árbol pequeño de 2-8 m de altura, su corteza varía de rojo pálido a amarillo y desprende láminas papiráceas que dejan a la vista una corteza verde. Las hojas son glabras y aserradas, de 2.5-6 cm de largo y 1.5-4.5 cm de ancho, son de ovadas a cordadas. Comúnmente es una especie dominante en

a)



Bursera fagaroides

b)



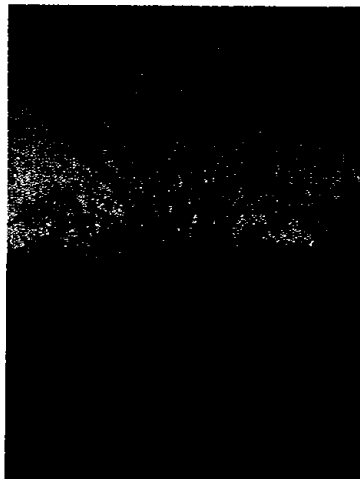
Bursera laxiflora

c)



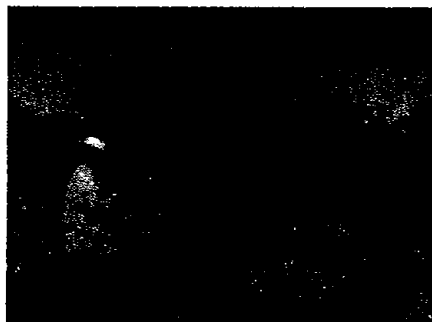
Fouquieria macdougalii

d)



Jatropha cordata

e)



Guaiacum coulteri

Fig. 3.3. Imágenes de las especies estudiadas; fotografías correspondientes al sitio de matorral de planicie en verano.

lomeríos y mesas volcánicas, aunque también es común en planicies. Las temperaturas bajas limitan su distribución hacia el norte y en elevaciones altas las lluvias de verano favorecen su crecimiento (Fig. 3.3d).

Guaiacum coulteri. Pequeño árbol o arbusto intrincadamente ramificado, cuya altura puede ser mayor de 8 m. Posee hojas opuestas de 3-6 cm de longitud, pinnadas, con folíolos de 3-6 mm de ancho y 1-2.5 cm de largo. Crece en bajadas con suelos de grava, planicies y lomeríos bajos. Esta especie alcanza su límite norte en Sonora; su distribución indica que es sensible a las heladas y que requiere lluvias durante el verano (Fig. 3.3e).

Nota: En lo sucesivo, los nombres de las especies analizadas en este trabajo serán abreviados, escribiendo la primera letra del género y el nombre de cada especie.

3.3. Variables foliares

Se realizó una colecta de hojas en cada sitio durante el verano de 2002, en el período de julio a agosto, de acuerdo con el siguiente procedimiento. Se seleccionaron de forma arbitraria 15 individuos adultos de cada una de las cinco especies. Para uniformizar el muestreo y evitar el efecto debido a la posición en el dosel y diferencias de edad de las hojas, la copa de cada árbol fue dividida en dos secciones iguales y de cada sección se bajó una rama mayor de la parte externa de la copa por medio de una pértiga. De estas ramas mayores se seleccionó una rama menor por sección, cuya apariencia externa indicara que las hojas habían alcanzado su máxima expansión y que dichas hojas no presentaban daños aparentes por herbivoría, pérdida de turgencia o signos de senescencia.

Estas ramas menores fueron puestas en bolsas de plástico entre toallas de papel húmedas y almacenadas, para su transporte, en una hielera para evitar pérdida de humedad. Las muestras se almacenaron en un refrigerador durante un máximo de cinco días a 5°C, mientras se efectuaba su procesamiento en el laboratorio.

Posteriormente en el laboratorio se seleccionaron tres hojas de cada una de las dos ramas menores de cada árbol (seis hojas por individuo). Estas hojas fueron separadas desde la base del pecíolo con unas tijeras pequeñas para evitar cortes no

uniformes y pérdida de tejido foliar. A cada hoja se les midieron los siguientes parámetros:

- A) Grosor. Se utilizó un medidor micrométrico DRAPER. El grosor se midió en tres puntos a lo largo de la lámina y entre los espacios de las nervaduras de la hoja. Una medición se hizo en el ápice de la lámina y dos en la parte media de la misma. En el caso de hojas compuestas, se realizó la medición en los tres primeros folíolos.
- B) Longitud de la hoja. Esta medición se realizó desde la base del pecíolo hasta el ápice de la lámina, mediante una regla graduada en centímetros.
- C) Área foliar. Se cuantificó el área de la lámina y del pecíolo con un medidor de área foliar marca LI-COR modelo LI-3000.
- D) Peso fresco y peso seco. Se utilizó una balanza analítica de precisión marca OHAUS modelo GA200. Cada hoja fue secada con una servilleta de papel absorbente antes ser pesada. El peso seco se determinó después de secar las hojas frescas en un horno con ventilación a 70°C durante 48 horas.
- E) Herbivoría instantánea. Se seleccionaron aleatoriamente 10 de los 15 individuos marcados de cada especie. En cada uno de éstos, se seleccionó una rama mayor de la parte externa de la copa (además de las dos ramas mayores utilizadas para las mediciones morfológicas y químicas foliares). De dicha rama se retiraron todas las hojas y se seleccionaron 20 al azar, y en el caso de ramas mayores con pocas hojas se hicieron las estimaciones en todas las hojas de la rama mayor. Se designaron tres categorías para determinar el daño foliar aparente ocasionado por herbívoros: 1) hojas sin daño, 2) hojas con 1-25% de pérdida de lámina foliar y 3) hojas con >25% de pérdida de lámina foliar. En el caso de las hojas compuestas, la pérdida de un folíolo se registró como daño de 1-25% y dos folíolos, como daño >25%.

El 29 de julio se inició la colecta de campo en el sitio de selva baja caducifolia en el municipio de San Javier. Debido al tiempo de procesamiento en el laboratorio, se colectaron las hojas de aproximadamente la mitad de los individuos y en la siguiente semana se colectó el resto. El 14 de agosto se inició la colecta de hojas en la siguiente comunidad del gradiente (matorral de piedemonte, municipio

de La Colorada), y el 4 de septiembre en la comunidad de matorral de planicie en el municipio de Hermosillo. El periodo de colecta en los tres sitios se cubrió en un total de siete semanas.

En el matorral de piedemonte existe una gran heterogeneidad ambiental que propicia variación en las condiciones microclimáticas, y esto al parecer afecta la distribución de las especies analizadas. Por ejemplo, en el caso de *Bursera fagaroides*, todos los individuos analizados fueron muestreados en una ladera con exposición norte, donde se alcanzan las densidades más altas. En cambio, *Bursera laxiflora* se encontró distribuida principalmente sobre la pendiente noroeste; algunos individuos de *Fouquieria macdougalii* fueron colectados en la orilla de un arroyo intermitente, y el resto sobre la ladera con exposición norte. Mientras las hojas de *Guaiacum coulteri* se muestrearon en las partes cercanas a los arroyos, *Jatropha cordata* se encontró distribuida en todo el sitio. En la selva baja caducifolia los individuos se encontraron distribuidos sobre una ladera con exposición sur y *Guaiacu coulteri* fue colectado en una ladera con exposición suroeste.

3.4. Características químicas de las hojas

Se separaron 10 hojas frescas de cada una de las dos ramas menores de cada individuo y éstas fueron secadas en el horno durante 48 horas a 70°C. Posteriormente se molieron finamente, y de estas muestras se obtuvieron los extractos a través de una digestión Kjeldahl. En estos extractos se estimó por colorimetría la concentración de nitrógeno total y fósforo total foliar en un autoanalizador Bran+Luebbe. La concentración en ppm se multiplicó por la respectiva dilución y se aplicó la fórmula para convertirla a mg N g⁻¹ = ((ppm*75/1000)/0.25 gramos) donde 75 es el volumen de los tubos de digestión en los que se aforó la concentración de nitrógeno, se dividió entre 1000 debido a que los datos están en miligramos y por último se dividió entre la cantidad de muestra pesada. Los contenidos de ambos nutrientes fueron determinados en base al peso seco de la hoja, multiplicando la concentración del nutriente por el peso seco de la hoja y en base al área foliar, dividiendo el contenido obtenido en base al peso entre el valor de área foliar promedio.

3.5. Estimación de formas disponibles de N y P en el suelo

La disponibilidad relativa de N y P se estimó utilizando la técnica de bolsas de resina de intercambio iónico (Binkley y Matson, 1983). Para esta estimación se seleccionaron aleatoriamente cinco de los 15 individuos de cada una de las cinco especies que fueron marcados para realizar la colecta de hojas al inicio del verano. En el caso de *B. fagaroides*, se colocaron bolsas en cuatro individuos en el sitio de selva baja caducifolia.

Se confeccionaron 375 bolsas de resina de 10 × 8 cm, para lo cual se utilizó una tela de nylon que permitiera el paso de agua a través de la bolsa. Las bolsas se cosieron en los costados y se dividieron en la parte central con dos líneas de silicón. Se utilizó la resina de intercambio catiónico C-100E Purolite y A-400 de intercambio aniónico con iones de intercambio Na⁺ y Cl⁻, respectivamente.

Se colocaron por separado 15 g de resina húmeda (aniónica y catiónica) previamente lavada con agua deionizada, dentro de cada división de la bolsa. Las bolsas fueron colocadas en campo en el transcurso de cinco días (15-19 de julio) en cada uno de los sitios, empezando por el sitio de selva baja caducifolia y terminando con el sitio de matorral de planicie.

Las bolsas se enterraron en los primeros 10 cm de suelo alrededor de cada individuo (cinco bolsas por individuo), acomodando la bolsa de manera horizontal, de tal forma que ambos tipos de resina quedaran a la misma profundidad. Asimismo, se conservó la misma separación entre bolsas y se colocaron en la parte media, entre el perímetro del tronco y el perímetro del área proyectada por la copa. El punto exacto donde se enterró la bolsa se marcó con una banderilla para su fácil reconocimiento durante la extracción de las mismas.

La extracción de las bolsas de resina se realizó tres meses después en el transcurso de cinco días (15-19 de octubre). Las bolsas fueron retiradas del suelo, sacudidas y guardadas en bolsas de plástico con cerradura, para su transporte al laboratorio. Del total de bolsas, se excluyeron 25 para el análisis químico debido a que habían perdido la resina o se encontraron fuera del suelo en el momento de retirar las bolsas del suelo. Las bolsas fueron puestas en refrigeración a 5°C. Asimismo, se estimó cualitativamente la proporción de resina que fue recuperada

en cada bolsa y en cada tipo de resina.

El procedimiento para obtención de extractos de la resina se inició un mes después. Las bolsas fueron primeramente enjuagadas con agua deionizada para eliminar en la medida de lo posible el suelo que entró a las bolsas. Posteriormente, se cortó la bolsa, se colocó la resina en vasos de plástico de 120 ml y se les agregó 100 ml de KCl 1M. Los vasos se taparon y fueron puestos en un agitador durante una hora. Por último, parte del extracto se filtró con papel Whatmann no. 1 y se vació en viales de 20 ml.

Los extractos se analizaron en un autoanalizador Bran+Luebbe, que determina la concentración (ppm) en el extracto; se estimaron los iones amonio (NH_4^+), nitrato (NO_3^-) y ortofosfato (PO_4^-). Por último, se calcularon los μg de ion por bolsa, multiplicando las ppm por los gramos de resina recuperados y por la dilución.

3.6. Mediciones de tamaño de los individuos

Se realizaron mediciones estructurales de los individuos muestreados en el estudio foliar, con el objetivo de describir las variaciones en el tamaño de los mismos. Se midió su altura y el diámetro mayor y menor de la copa para posteriormente estimar la cobertura de la misma mediante la siguiente ecuación:

$$\text{Área de la copa} = [(\text{Diámetro mayor} + \text{Diámetro menor})/4]^2 \pi$$

3.7. Cocientes morfométricos y físicos

Se estimó el área foliar específica (AFE) dividiendo el área entre el peso seco de la hoja. El contenido de materia seca se estimó dividiendo el peso seco entre el peso fresco de la hoja (CMS) y por último, la densidad foliar se estimó a partir del peso foliar específico (inverso del AFE) dividido entre el grosor foliar. Estos cocientes se obtuvieron por hoja. Asimismo, se calculó un cociente entre la altura y la cobertura de los individuos, que se usó como un indicador de la arquitectura de los árboles.

3.8. Análisis estadísticos

Se obtuvo un promedio de las seis hojas de cada individuo para cada parámetro y posteriormente se estimó el promedio de los individuos para tener un valor promedio para cada especie en cada sitio. Para cada variable y por especie se analizaron las diferencias entre los sitios.

Para los análisis estadísticos se utilizó el paquete estadístico SPSS versión 10.0. Se realizaron pruebas de homogeneidad de varianza (Levene) en cada uno de los parámetros foliares. En los casos en los que se encontró un valor de significancia menor de 0.01 en la prueba de Levene, los datos se transformaron a Log_{10} o raíz cuadrada. Posteriormente se realizaron pruebas de ANDEVA de una vía para determinar diferencias entre sitios y pruebas de comparación múltiple Student-Newman-Keuls (SNK). Cuando la prueba de homogeneidad de varianzas fue significativa y no fue posible alcanzar la homogeneidad de varianzas mediante la transformación de los datos, se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

Para determinar diferencias entre los tres sitios se utilizó la prueba de Mann-Whitney para dos muestras independientes considerando pares de sitios y se aplicó la corrección de Bonferroni, según la cual el nivel de significancia 0.05 se divide entre el número de comparaciones necesarias, en este caso tres (1-2, 2-3 y 1-3); por lo tanto, $0.05/3=0.017$, y se consideró que dos grupos difieren significativamente cuando el nivel crítico obtenido fue menor que 0.017 (Guía SPSS 10) <http://www.uca.es/serv/ai/formacion/spss>.

En el caso de las estimaciones de herbivoría foliar, se obtuvo un porcentaje promedio para cada categoría de daño por especie dentro de cada sitio y se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis para determinar diferencias significativas entre sitios dentro de cada categoría de daño foliar.

Para el análisis de datos de la disponibilidad relativa de N y P en el suelo se obtuvieron promedios por individuo considerando sólo aquellas bolsas en las que se recuperó más del 50% de la resina. Posteriormente se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis para detectar diferencias significativas entre sitios. Por último, se aplicó la prueba de Mann-Whitney con la corrección de Bonferroni para detectar las diferencias entre pares de sitios.

Se calcularon correlaciones de Pearson entre variables foliares dentro de sitios, entre el porcentaje de hojas sin daño y daño mayor de 25% de los individuos de cada especie y su valores promedio en distintos parámetros foliares, y entre la disponibilidad relativa de N y P por especie y las concentraciones de nutrientes foliares. En el caso de la última correlación, se probó tanto dentro de sitios, como por especie considerando los tres sitios.

4. RESULTADOS

4.1. Características por sitio de las variables foliares de las cinco especies

Los valores promedio por sitio de cada una de las variables foliares de las especies se muestran en el Cuadro 4.1. El análisis de varianza indica que para estas variables, los sitios no difieren significativamente entre sí, con excepción de la concentración de nitrógeno, única variable en la cual las diferencias entre los tres sitios fueron significativas ($P=0.039$). La mayor concentración de nitrógeno se encontró en la comunidad del sitio de San Javier que se encuentra en el extremo más húmedo del gradiente de precipitación y está representado por la selva baja caducifolia.

4.2. Variación de las características foliares por especie entre sitios

El grosor foliar mostró una alta variación interespecífica (Figura 4.1a). *Fouquieria macdougalii* presentó el mayor grosor de las cinco especies en los tres sitios, con un grosor promedio de 0.25 mm, y la especie de menor grosor fue *B. laxiflora* con un intervalo de 0.15 a 0.17 mm. En cuanto a los cambios en grosor por especie entre los sitios, se encontraron diferencias significativas en las dos especies del género *Bursera* y para *G. coulteri*. En los tres casos el grosor fue significativamente menor en el sitio más húmedo (SBC); en el matorral de piedemonte las hojas pueden presentar el mismo grosor que los individuos del sitio más árido (MP), o en el caso de *B. laxiflora*, del sitio más húmedo.

La Figura 4.1b y c presentan la longitud y el área foliar de las especies en cada sitio. Al igual que en el caso del grosor foliar, existe una notable diferencia en el tamaño de las hojas según la especie. Las hojas de menor tamaño corresponden a *G. coulteri* y las más grandes a *B. fagaroides*. En todos los casos, exceptuando *G. coulteri*, se observa una separación muy marcada en los tamaños de las hojas de los individuos de los dos sitios de matorral respecto a la SBC, siendo éstas más grandes en el sitio de SBC.

El área foliar específica (AFE), muestra menor variación interespecífica en comparación con la longitud y el área foliar (Fig. 4.1d). *Guaiacum coulteri* fue la

Cuadro 4.1. Valores promedio por sitio (\pm desviación estándar, $n=15$) para cada una de las variables foliares y diferencias entre sitios de acuerdo con el análisis de varianza. AFE: Área foliar específica, CMS: Contenido de materia seca, D: Densidad foliar. * = $P < 0.05$; NS= No significativa.

Variable	Matorral de planicie	Matorral de piedemonte	Selva baja caducifolia	P
Grosor (mm)	0.21 (\pm 0.04)	0.20 (\pm 0.03)	0.19 (\pm 0.02)	NS
Largo (cm)	5.3 (\pm 2.3)	5.3 (\pm 2.15)	7.17 (\pm 2.84)	NS
Area (cm ²)	6.9 (\pm 4.2)	7.0 (\pm 3.5)	10.8 (\pm 5.4)	NS
AFE (cm ² /g)	150.4 (\pm 34.5)	156.6 (\pm 33.9)	200.0 (\pm 38.0)	NS
CMS (g)	0.33 (\pm 0.06)	0.33 (\pm 0.05)	0.28 (\pm 0.04)	NS
D (g/cm ³)	0.31 (\pm 0.10)	0.31 (\pm 0.08)	0.26 (\pm 0.07)	NS
N (mg N g ⁻¹)	21.72 (\pm 1.98)	25.12 (\pm 1.51)	26.08 (\pm 3.46)	*
P (mg P g ⁻¹)	2.33 (\pm 0.33)	2.33 (\pm 0.33)	2.58 (\pm 0.41)	NS

(4.1a)

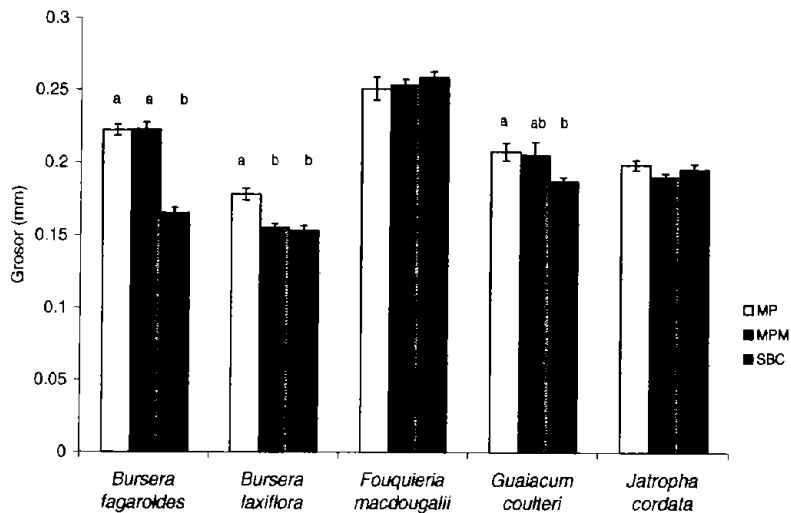
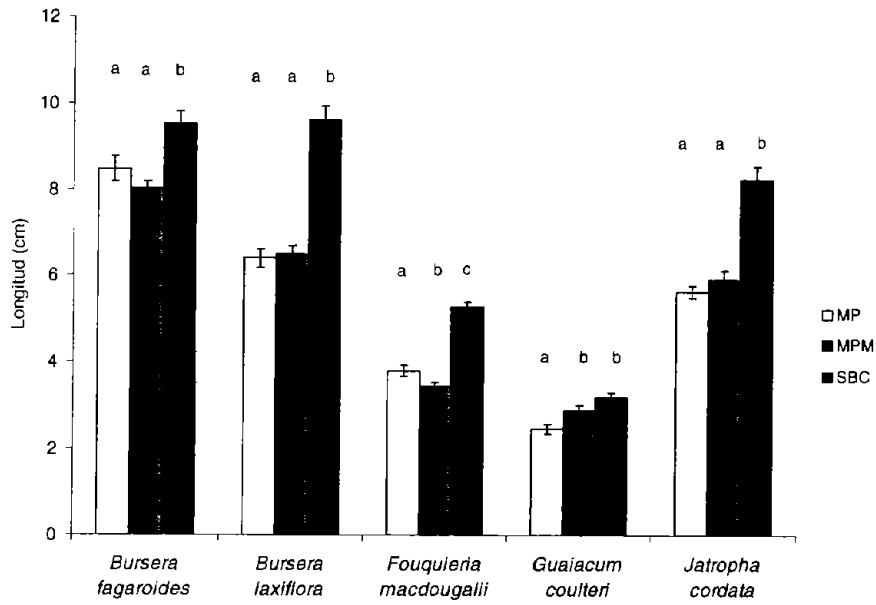
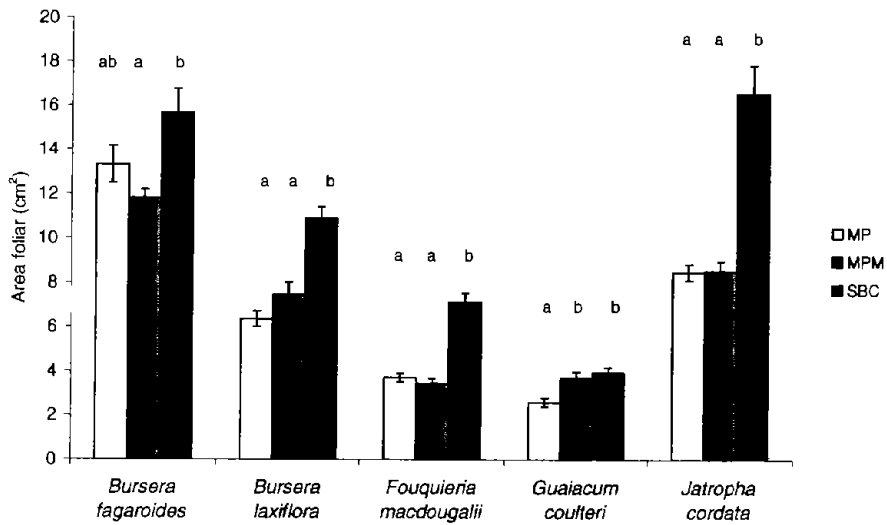


Fig. 4.1a. Valores promedio \pm error estándar de las variables foliares de 15 individuos por especie en cada sitio, MP: matorral de planicie, MPM: matorral de piedemonte y SBC: selva baja caducifolia. a) grosor (mm), b) longitud (cm), c) área foliar (cm²), d) área foliar específica "AFE" (cm²/g), e) contenido de materia seca "CMS" (g), f) densidad foliar (g/cm³). Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas entre sitios ($P < 0.05$).

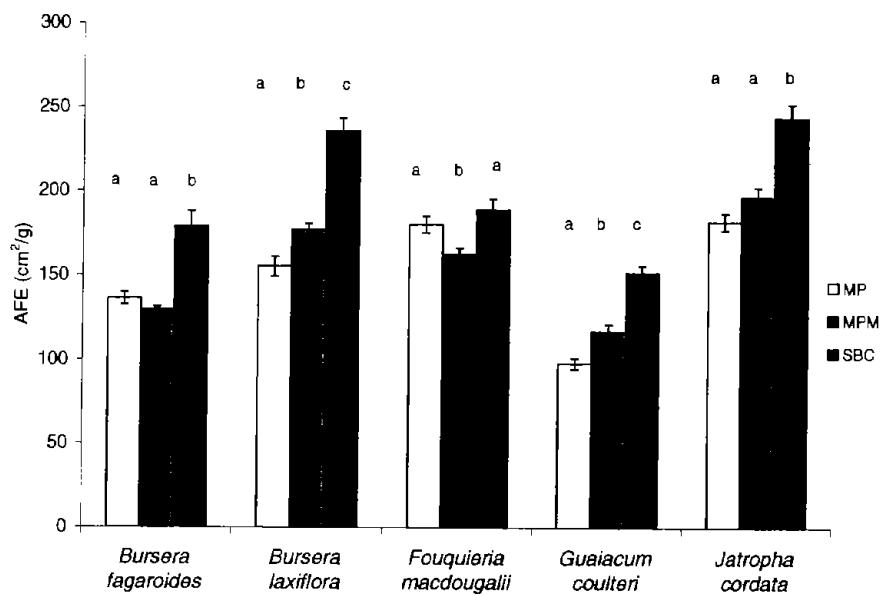
(4.1b)



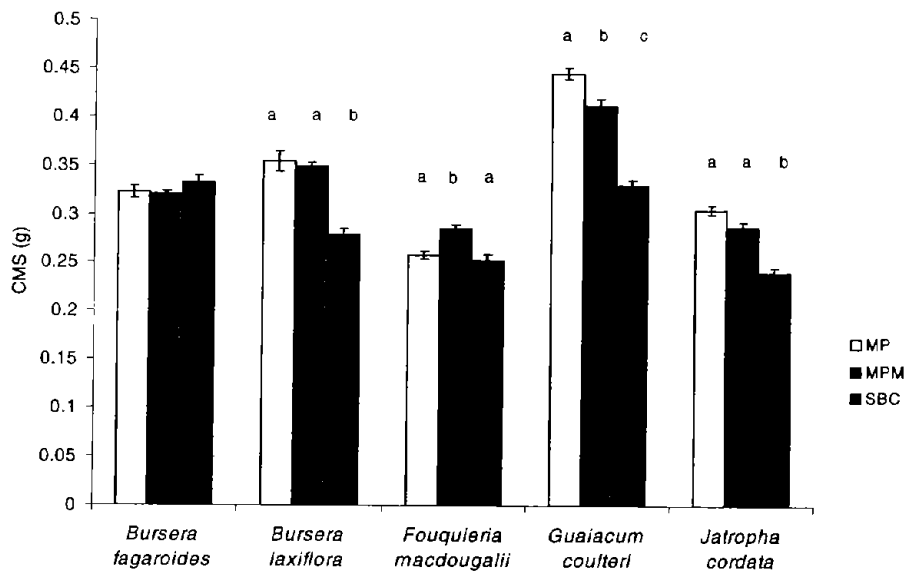
(4.1c)



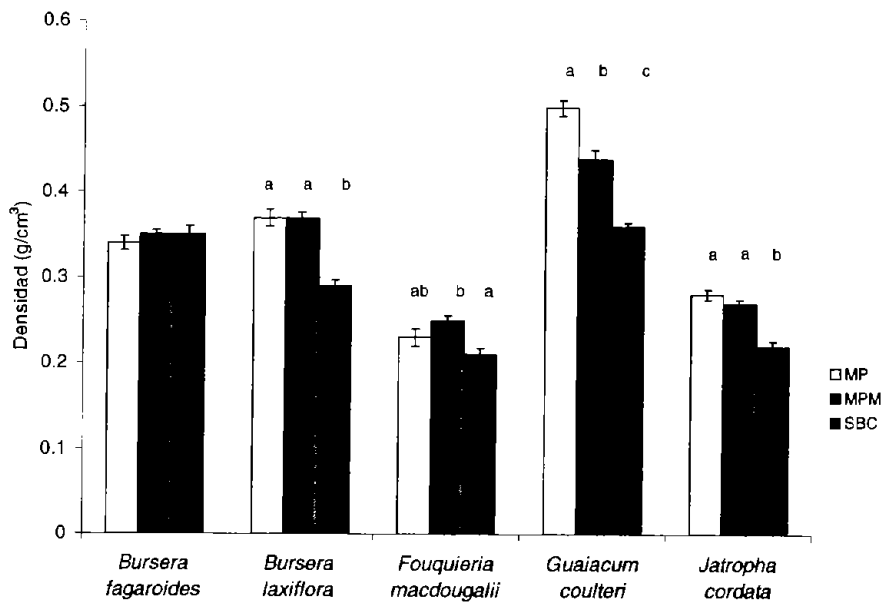
(4.1d)



(4.1e)



(4.1f)



especie con los promedios más bajos de AFE en los tres sitios con valores de 98, 117 y 151.8 cm²/g en el matorral de planicie, de piedemonte y la selva baja caducifolia, respectivamente. Las diferencias entre sitios fueron significativas en las cinco especies. Sólo en el caso de *B. fagaroides* y de *J. cordata*, los dos sitios de matorral fueron iguales y difirieron de la selva baja caducifolia. En *B. laxiflora* y *G. coulteri* se encontraron diferencias entre los tres sitios. A diferencia de las otras especies, en *F. macdougallii*, el promedio de AFE del sitio de piedemonte fue menor que los valores del matorral de planicie y la selva baja caducifolia (Fig. 4.1d).

El contenido de materia seca (CMS) como se muestra en la Figura 4.1e, presentó los valores promedio más altos en *G. coulteri* en los dos sitios de desierto (0.44 y 0.41 g). En *G. coulteri* el CMS decreció de los matorrales a la selva baja caducifolia. En *B. laxiflora*, *G. coulteri* y *J. cordata* los promedios de los matorrales difirieron significativamente del promedio de la selva baja caducifolia, que fue menor. La variación del CMS en *F. macdougallii*, entre los sitios, mostró la misma tendencia que sus valores de AFE; por lo tanto, los valores del matorral de planicie y la selva baja caducifolia no difirieron entre sí y fueron significativamente menores que en el sitio de matorral de piedemonte (Fig. 4.1e).

La densidad foliar mostró la misma tendencia que el CMS, por lo que las hojas más densas correspondieron a *G. coulteri* con una densidad de 0.5, 0.44 y 0.36 g/cm³ del matorral de planicie a la selva baja caducifolia (Fig. 4.1f). En cuanto a la variación intraespecífica en *B. laxiflora*, *G. coulteri* y *J. cordata* las hojas presentaron mayor densidad en el sitio más árido (Fig. 4.1f).

4.3. Concentración de nutrientes (N y P)

La Figura 4.2a muestra las concentraciones de N foliar. Aun cuando las diferencias están determinadas principalmente por el efecto de sitio, en algunas especies (*B. fagaroides*, *F. macdougallii* y *G. coulteri*), las pruebas de comparación múltiple indican que un sitio no difiere del resto. Si consideramos las concentraciones de N de los individuos de la SBC respecto al matorral de planicie, en tres de las especies la concentración más baja de N foliar se encontró en las hojas del matorral de planicie (*B. laxiflora*, *G. coulteri* y *J. cordata*).

(4.2a)

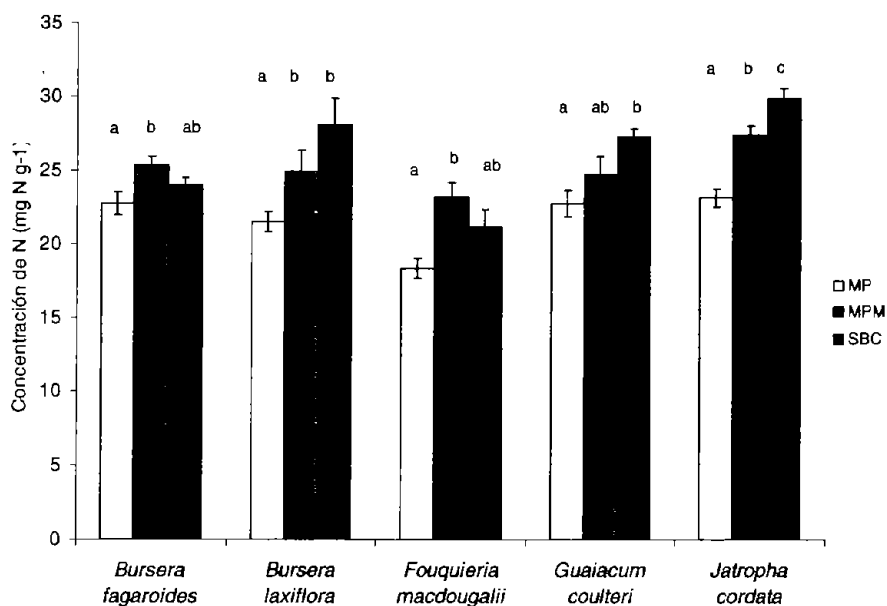
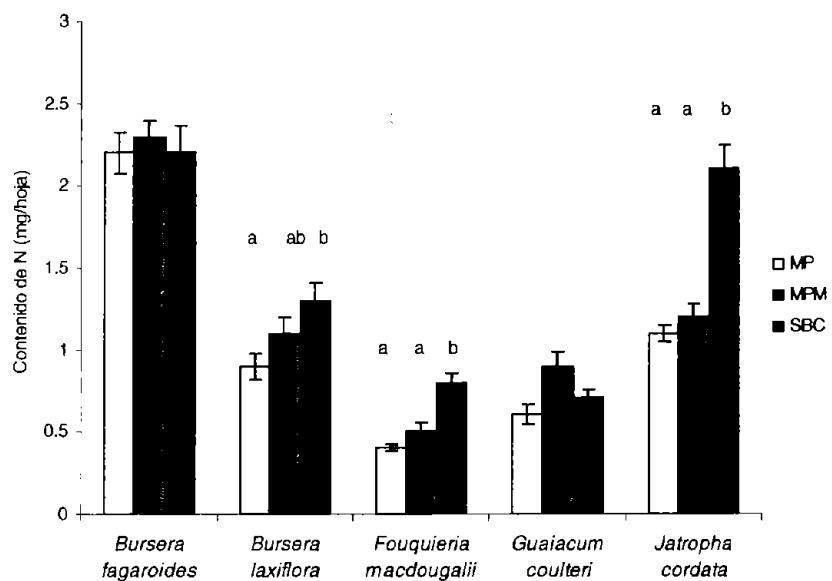
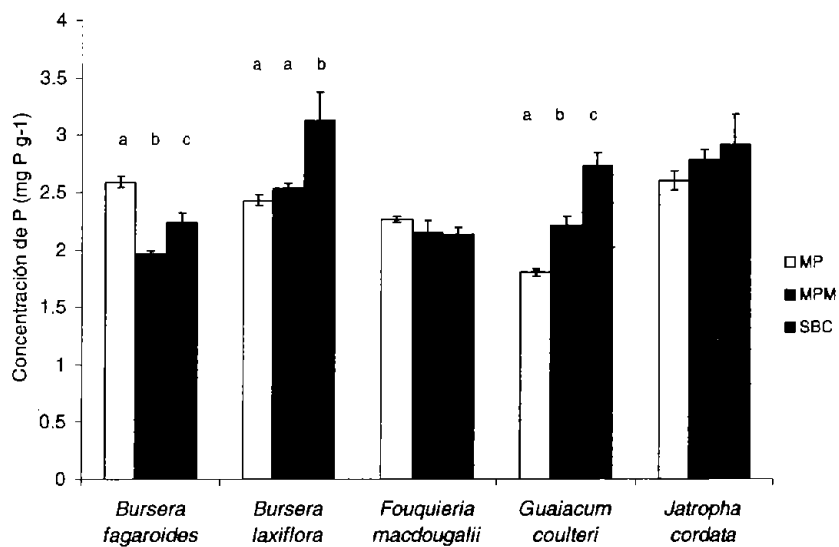


Fig. 4.2. Valores promedio \pm error estándar de las variables foliares de 15 individuos por especie en cada sitio. MP: matorral de planicie, MPM: matorral de piedemonte, y SBC: selva baja caducifolia. a) Concentración de N foliar (mg N g^{-1}), b) contenido de N foliar (mg), c) concentración de P foliar (mg P g^{-1}) y d) contenido de P foliar (mg), Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas entre sitios ($P < 0.05$).

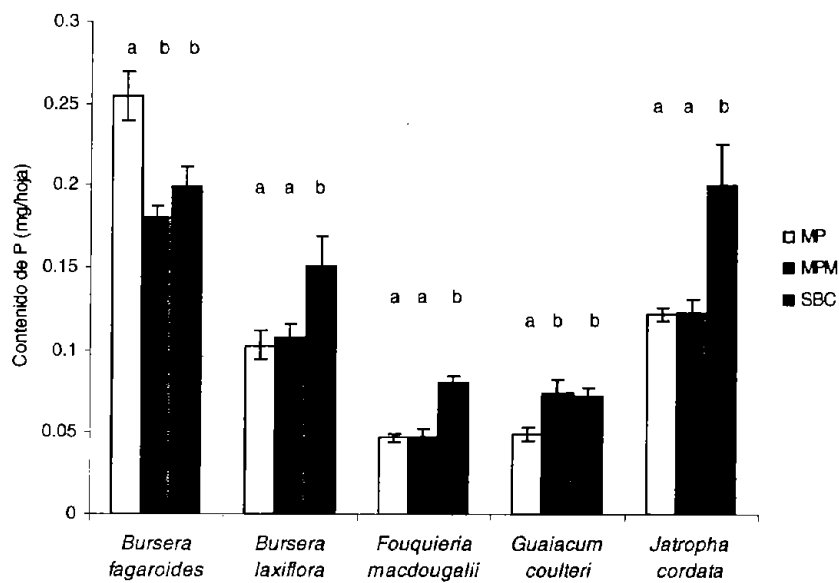
(4.2b)



(4.2c)



(4.2d)



La Figura 4.2b muestra el contenido de nitrógeno, con base en el peso seco de las hojas. Los contenidos muestran mayor variación interespecífica en comparación con la concentración de N foliar. *Bursera fagaroides* presentó hojas con los más altos contenidos de N en los tres sitios (aproximadamente 2.2 mg N/hoja en promedio), mientras que en *F. macdougalii* y *G. coulteri*, los contenidos de N fueron muy bajos (menos de 1 mg/hoja). Se encontraron diferencias significativas entre sitios en *B. laxiflora*, *F. macdougalii* y *J. cordata*, y en los tres casos las especies tuvieron contenidos más altos de N foliar en el sitio de SBC (Fig. 4.2b).

En la Figura 4.2c se muestran los valores promedio en la concentración de fósforo foliar. Se encontró un efecto significativo de sitio en tres especies. En *B. fagaroides* la concentración de P fue mayor en el sitio de matorral de planicie (2.5 mg P g⁻¹) y menor en el matorral de piedemonte (1.9 mg P g⁻¹), en cambio, en *B. laxiflora* y *G. coulteri*, la concentración más alta se encontró en la selva baja caducifolia y menor en los matorrales de desierto.

El contenido de P foliar muestra también una alta variación interespecífica, al igual que en el caso del N (Fig. 4.2d). *Fouquieria macdougalii* y *G. coulteri* presentaron los menores contenidos en los tres sitios, con promedios por debajo de 0.085 mg P/hoja en ambas especies. En contraste, los mayores contenidos de P foliar fueron de 0.18 a 0.25 mg P/ hoja en *B. fagaroides* (Fig. 4.2d). El efecto de sitio en el contenido de P fue significativo en las cinco especies; sin embargo, a excepción de *B. fagaroides*, en el resto de las especies se encontró el menor contenido de P en el sitio más árido (Fig. 4.2d).

Considerando los contenidos de nutrientes por unidad de área foliar en el sitio más árido (MP) y el más húmedo (SBC), se encontró que las especies que no mostraron diferencias significativas en el contenido de N por hoja (*G. coulteri* y *B. fagaroides*) presentan mayor contenido de N/cm² en el sitio más árido. En el caso del contenido de P/cm², las dos especies de *Bursera* y *J. cordata* presentaron valores más altos en el sitio más árido (Fig. 4.3).

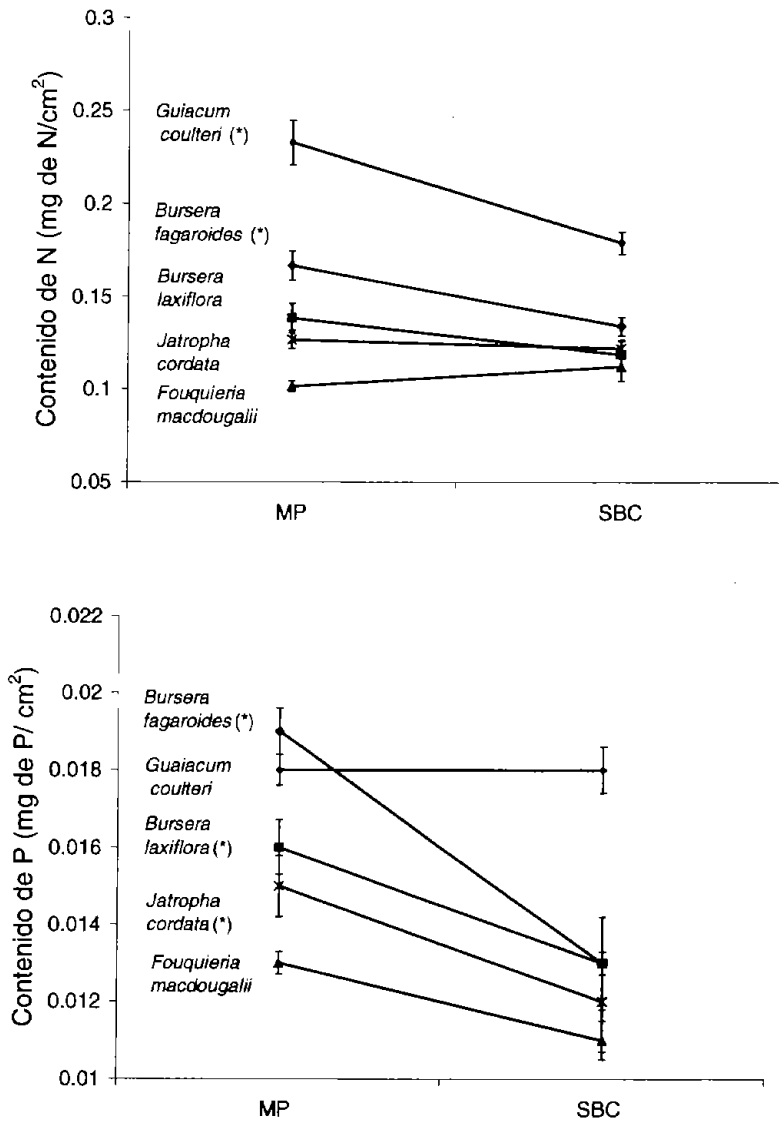


Fig. 4.3. Trayectoria de cambio en el contenido de N y P en base al área del matorral de planicie (MP) a la selva baja caducifolia (SBC), valor promedio por sitio por especie \pm error estándar. (*) indica diferencias significativas entre sitios.

4.4. Correlación entre parámetros foliares por especie y sitio

Se evaluaron un gran número de correlaciones entre los parámetros foliares analizados y no mostraron un patrón entre los sitios para todas las especies. De estas correlaciones se presentan a continuación los resultados de aquellas que se relacionan con las variaciones en la estructura y anatomía interna de la hoja y que se refieren a parámetros foliares como el contenido de materia seca (CMS), el área foliar específica (AFE), el grosor y la densidad foliar (Cuadro 4.2a, b, c).

La correlación entre el AFE y el CMS fue altamente significativa y negativa en todas las especies y sitios, con excepción de *B. fagaroides* en el matorral de piedemonte y *F. macdougallii* en el matorral de planicie, que no resultaron significativas (Cuadro 4.2a). Es notable que la fuerza de la correlación varía con la especie y con el sitio.

La correlación entre el AFE y el grosor fue significativa y negativa al menos en dos sitios, excepto en *F. macdougallii*, especie en la que la correlación no fue significativa en ninguno de los tres sitios y al igual que en *B. fagaroides* en el matorral de planicie y en *B. laxiflora* en el de piedemonte (Cuadro 4.2b).

La correlación entre el CMS y la densidad foliar fue positiva en las cinco especies en al menos dos sitios, con coeficientes de Pearson iguales o superiores a 0.90 en seis de los casos mostrados en el Cuadro 4.2c. *Jatropha cordata* fue la única especie en que la correlación resultó significativa en los tres sitios (Cuadro 4.2c).

4.5. Herbivoría foliar

En la Figura 4.4 se muestra el porcentaje de hojas con distinto nivel de daño aparente por herbivoría en cada especie por cada sitio. El nivel de herbivoría varió según la especie y el sitio. En *B. laxiflora* se encontró un porcentaje muy pequeño de hojas (3%) sin signos de herbivoría en el matorral de planicie; este porcentaje fue mucho mayor en la selva, con 24% de hojas sin daño. En cambio, en *G. coulteri*, entre el 40 y 60% de las hojas no mostraron daño alguno en los tres sitios, y el porcentaje de hojas correspondiente a la categoría de mayor daño (> 25%), apenas alcanzó 10%. *Bursera fagaroides* fue severamente afectada por la herbivoría, ya que

Cuadro 4.2. Coeficientes de Pearson de las correlaciones entre pares de variables foliares de cada especie dentro de cada sitio: (a) AFE vs. CMS, (b) AFE vs. grosor, (c) CMS vs. Densidad foliar. MP: matorral de planicie, MPM: matorral de piedemonte, y SBC: selva baja caducifolia. ** = $P < 0.01$, * = $P < 0.05$, NS= No significativa (n=15).

a) AFE/CMS

Sitio	<i>Bursera fagaroides</i>	<i>Bursera laxiflora</i>	<i>Fouquieria macdougalii</i>	<i>Guaiacum coulteri</i>	<i>Jatropha cordata</i>
MP	-0.82**	** -0.77	NS	-0.55*	-0.88**
MPM	NS	-0.66**	-0.79**	-0.69**	-0.74**
SBC	-0.90**	-0.55*	-0.91**	-0.86**	-0.86**

b) AFE-Grosor

Sitio	<i>Bursera fagaroides</i>	<i>Bursera laxiflora</i>	<i>Fouquieria macdougalii</i>	<i>Guaiacum coulteri</i>	<i>Jatropha cordata</i>
MP	NS	-0.67**	NS	-0.81**	-0.62*
MPM	-0.80**	NS	NS	-0.85**	-0.75**
SBC	-0.84**	-0.68**	NS	-0.82**	-0.57*

c) CMS/Densidad foliar

Sitio	<i>Bursera fagaroides</i>	<i>Bursera laxiflora</i>	<i>Fouquieria macdougalii</i>	<i>Guaiacum coulteri</i>	<i>Jatropha cordata</i>
MP	0.92**	0.97**	NS	0.90**	0.64**
MPM	NS	0.65**	0.83**	NS	0.90**
SBC	0.96**	NS	0.87**	0.79**	0.92**

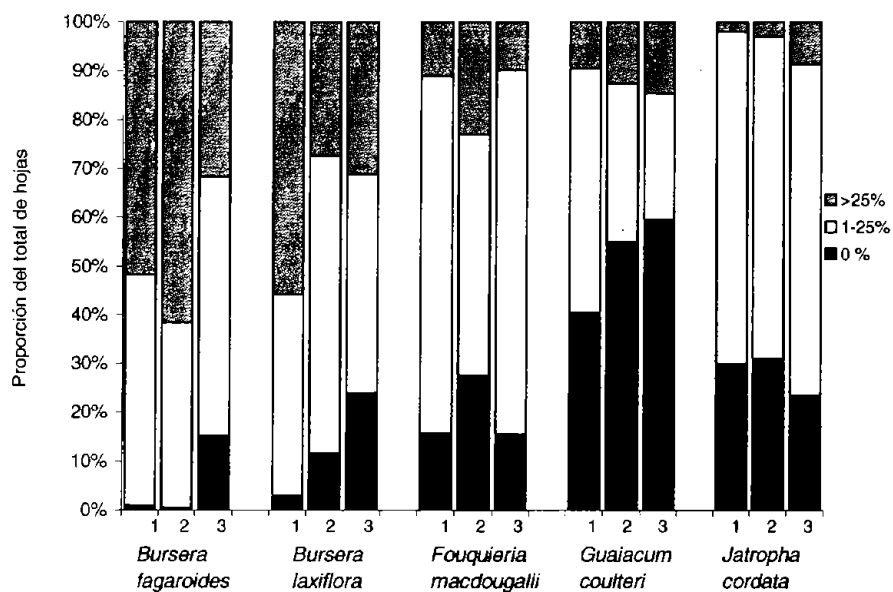


Fig. 4.4. Porcentaje promedio de hojas (n=100 hojas) con distintos niveles de daño foliar por herbivoría, (0%, 1-25% y >25%) de cada especie y dentro de cada sitio (1= matorral de planicie, 2= matorral de piedemonte y 3= selva baja caducifolia).

el porcentaje de hojas dentro de las tres categorías de daño (Cuadro 4.3), mostró que sólo en *B. laxiflora* se encontraron diferencias significativas entre sitios en los tres niveles de daño foliar. En las especies de *Bursera*, al igual que en *G. coulteri*, se encontró un mayor porcentaje de hojas en la categoría de daño 0% en el sitio de selva baja caducifolia, y de acuerdo con el análisis de varianza esta diferencia fue significativa entre sitios.

4.6. Correlación entre parámetros foliares y daño por herbivoría

Los resultados de las correlaciones entre el valor promedio de los parámetros foliares por individuo y el porcentaje promedio de daño de dichos individuos muestran que no en todas las especies, ni en los dos niveles de daño (0% y >25%) se encontró una correlación significativa. En el Cuadro 4.4 se muestran solamente los casos (especie y parámetro foliar) en que se encontró correlación significativa. En *B. laxiflora* sólo el área foliar se correlacionó positivamente con el nivel de daño en la categoría 0% tanto en el matorral de planicie como de piedemonte. En *G. coulteri* la única correlación que resultó significativa es la que relaciona la densidad con el nivel de daño 0%. Dicha correlación fue además negativa, indicando que los individuos con mayor densidad promedio presentan menor proporción de hojas sin daño. *Jatropha cordata* mostró mayor número de correlaciones significativas. El nivel de daño 0% estuvo correlacionado positivamente con el AFE en el matorral de piedemonte, y sólo se correlacionó positivamente con la densidad foliar en la selva baja caducifolia. En el caso del nivel de daño >25%, la correlación con el AFE fue positiva en el matorral de planicie y negativa con el CMS en el matorral de piedemonte.

4.7. Disponibilidad relativa de formas de N y P en el suelo

Con base en los resultados de la técnica de bolsas de resina, se encontró una gran variación dentro y entre sitios en la disponibilidad relativa de amonio, nitrato y ortofosfato en el suelo. Debido a esta variación espacial dentro de sitio, en tres de las cinco especies para el ion NH_4 , cuatro para el NO_3 y tres para el PO_4 no se encontraron diferencias significativas entre sitios (Fig.4.5a, b y c).

Cuadro 4.3. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis que compara entre sitios el porcentaje de hojas con distintas intensidades de daño (0%, 1-25% y >25%) en cada una de las especies de estudio. * =P < 0.05, ** =P < 0.01, NS= P > 0.05.

Especie	Categoría de daño		
	Sin daño	Daño 1-25%	Daño >25%
<i>Bursera fagaroides</i>	**	NS	*
<i>Bursera laxiflora</i>	**	*	**
<i>Fouquieria macdougalii</i>	NS	**	NS
<i>Guaiacum coulteri</i>	*	*	NS
<i>Jatropha cordata</i>	NS	NS	**

Cuadro 4.4. Correlación entre el porcentaje de hojas con distinto nivel de daño (0% y >25%) y los valores promedio de las variables foliares por individuo de cada una de las especies por sitio (n=10). Los valores indican el Coeficiente de Pearson. Sólo se muestran las correlaciones que en algún caso (especie y parámetro) resultaron significativas. MP: matorral de planicie, MPM: matorral de piedemonte y SBC: selva baja caducifolia. * = P < 0.05, ** = P < 0.01, NS= P > 0.05.

Especie	Parámetro foliar	Sin daño			Daño >25%		
		MP	MPM	SBC	MP	MPM	SBC
<i>Bursera laxiflora</i>	Grosor	NS	0.74*	NS	NS	NS	NS
	Área	0.70*	0.71*	NS	NS	NS	NS
<i>Guaiacum coulteri</i>	Densidad	-0.74*	NS	NS	NS	NS	NS
<i>Jatropha Cordata</i>	AFE	NS	0.81**	NS	0.74*	NS	NS
	CMS	NS	NS	NS	NS	-0.67*	NS
	Densidad	NS	NS	0.64*	NS	NS	NS

(4.5a)

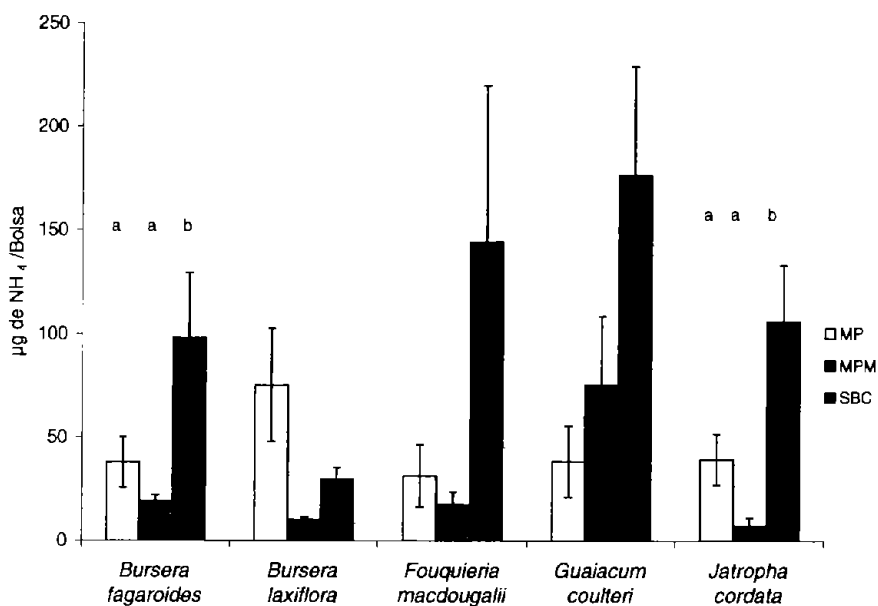
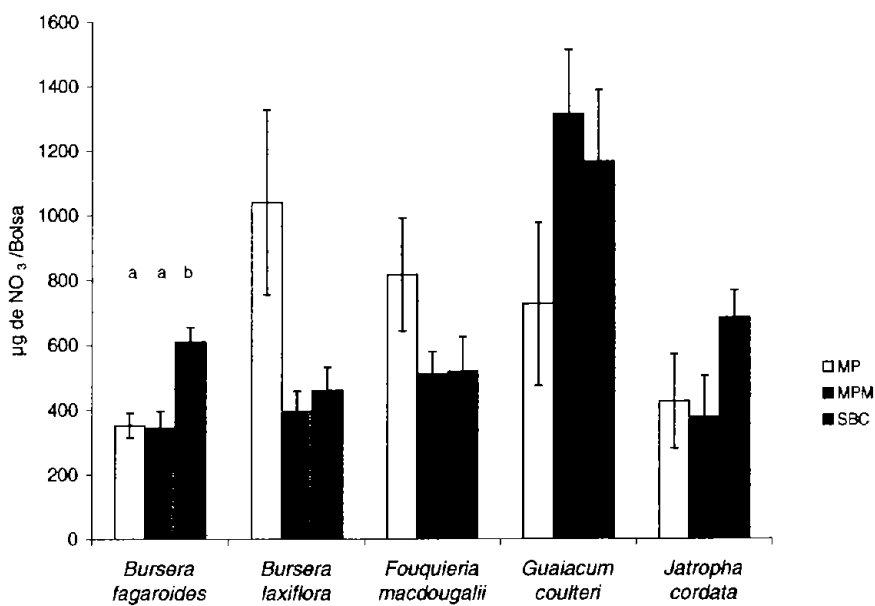
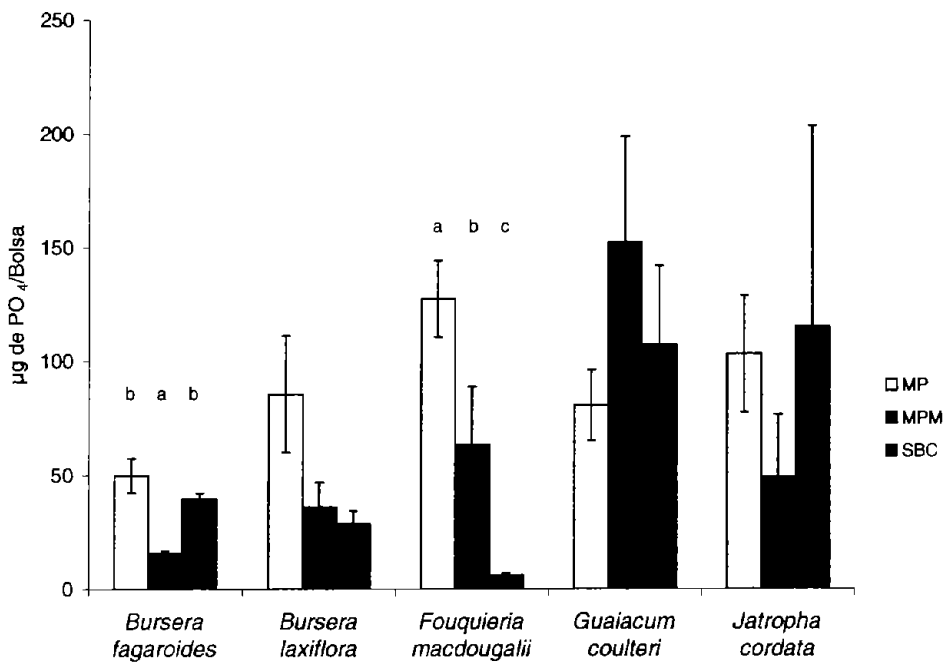


Fig. 4.5. Disponibilidad relativa ($\mu\text{g}/\text{bolsa de resina}$) \pm error estándar de los iones (a) NH_4 , (b) NO_3 y (c) PO_4 en los primeros 10 cm de suelo sobre la base de cinco individuos seleccionados aleatoriamente de la muestra de individuos por especie utilizada para las mediciones foliares, dentro de cada sitio. MP: matorral de planicie, MPM: matorral de piedemonte, y SBC: selva baja caducifolia. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas entre sitios ($P < 0.05$).

(4.5b)



(4.5c)



En el caso del ion amonio se encontraron diferencias significativas entre sitios sólo en *B. fagaroides* y en *J. cordata* (Fig. 4.5a). En ambas especies los matorrales de desierto presentan una menor disponibilidad relativa de NH_4 con respecto a la selva baja caducifolia. En *F. macdougallii* y *G. coulteri* aún cuando la disponibilidad relativa en la selva baja caducifolia es mayor respecto a los dos sitios de matorral, la diferencia entre sitios no fue significativa, como resultado de la gran variabilidad en la concentración de este ión encontrada en el suelo de la selva baja caducifolia.

En la Figura 4.5b se muestra la disponibilidad relativa de NO_3 . Para este ion el efecto de sitio fue significativo únicamente en *B. fagaroides* y al igual que en el caso del amonio, encontramos que los sitios de matorral presentan una menor disponibilidad relativa que difiere significativamente de la disponibilidad encontrada en la selva baja caducifolia.

La disponibilidad relativa de fósforo (Fig. 4.5c), fue significativamente diferente entre sitios en *B. fagaroides* y *F. macdougallii*. En *B. fagaroides* la disponibilidad relativa de PO_4 fue menor en el matorral de piedemonte respecto a los otros sitios. En el caso de *F. macdougallii* los tres sitios fueron estadísticamente diferentes y la disponibilidad relativa fue mayor en el matorral de planicie, disminuyendo en el matorral de piedemonte y aun más en la selva baja caducifolia.

En cuanto a la relación entre la concentración foliar de nutrientes y la disponibilidad relativa en el suelo (Cuadro 4.5), sólo en tres casos hubo una correlación significativa. La correlación fue positiva entre la disponibilidad relativa de P y la concentración de P total foliar en *B. fagaroides* ($r=0.713$) y *J. cordata* ($r=0.756$). En el caso del NO_3 en ninguna especie hubo relación con la concentración de N total de las hojas, y el NH_4 sólo se correlacionó positivamente con la concentración de N en las hojas de *J. cordata* (Cuadro 4.5).

4.8. Tamaño de los individuos de las especies estudiadas

Considerando los promedios de altura y cobertura de los individuos de las cinco especies que se utilizaron en la colecta de las hojas en cada sitio, la altura de

Cuadro 4.5. Correlación lineal entre el N y P total foliar y la disponibilidad relativa de N y P en el suelo, para cada especie a través de sitios. ** = $P < 0.01$, NS = $P > 0.05$, (n=15).

	<i>Bursera fagaroides</i>	<i>Bursera laxiflora</i>	<i>Fouquieria macdougalii</i>	<i>Guaiaacum coulteri</i>	<i>Jatropha cordata</i>
ORT-Pt	0.71**	NS	NS	NS	**0.75
NO ₃ -Nt	NS	NS	NS	NS	NS
NH ₄ -Nt	NS	NS	NS	NS	**0.71

los árboles fue la variable que difirió significativamente entre sitios en todas las especies, exceptuando a *F. macdougallii* (Fig. 4.6). La variación interespecífica en altura fue menor en los sitios de desierto (intervalo de 3-4 m) en comparación con la variación entre especies en los sitios de selva baja caducifolia (intervalo de 4-6 m).

La diferencia entre sitios en *B. fagaroides* y *B. laxiflora* resulta del contraste entre la altura promedio de los matorrales que fue mucho menor en comparación con la altura que alcanzaron los individuos en la selva baja caducifolia, donde fueron aproximadamente 2 m más altos. En *F. macdougallii* no se encontraron diferencias entre sitios. En *G. coulteri*, la altura promedio de los individuos del matorral de planicie y piedemonte no difiere entre sí, pero en este último la altura de los árboles fue similar a la encontrada en la selva baja caducifolia; la diferencia entre sitios fue menor que 1 m. La altura de *J. cordata* difirió significativamente entre matorral de piedemonte y la selva baja caducifolia, pero en ambos sitios no difiere respecto al matorral de planicie (Fig. 4.6).

En cuanto a la cobertura de la copa de los árboles, se encontraron diferencias debidas tanto al efecto de especie como de sitio. Las diferencias entre sitios fueron significativas únicamente en las especies de *Bursera*. En éstas, las coberturas en el matorral de planicie fueron significativamente mayores que en el matorral de piedemonte. La cobertura promedio en este sitio fue aproximadamente 10 m² menor (Fig. 4.7).

Al utilizar el cociente que relaciona la cobertura entre la altura promedio de cada especie, se encontró que dicha relación se modifica con el sitio significativamente (Fig. 4.8). En *B. fagaroides*, el matorral de planicie difirió de los otros dos sitios, donde el cociente fue menor. *Bursera laxiflora* presentó un cociente muy bajo en el matorral de piedemonte, que difirió del alto valor en el matorral de planicie y en la selva baja caducifolia. En *F. macdougallii* se encontraron diferencias significativas entre sitios, pero de acuerdo con el análisis de varianza de una vía el valor de P es muy cercano a 0.05 (0.041); por lo tanto, la prueba de comparación múltiple (SNK) no detectó diferencias entre sitios.

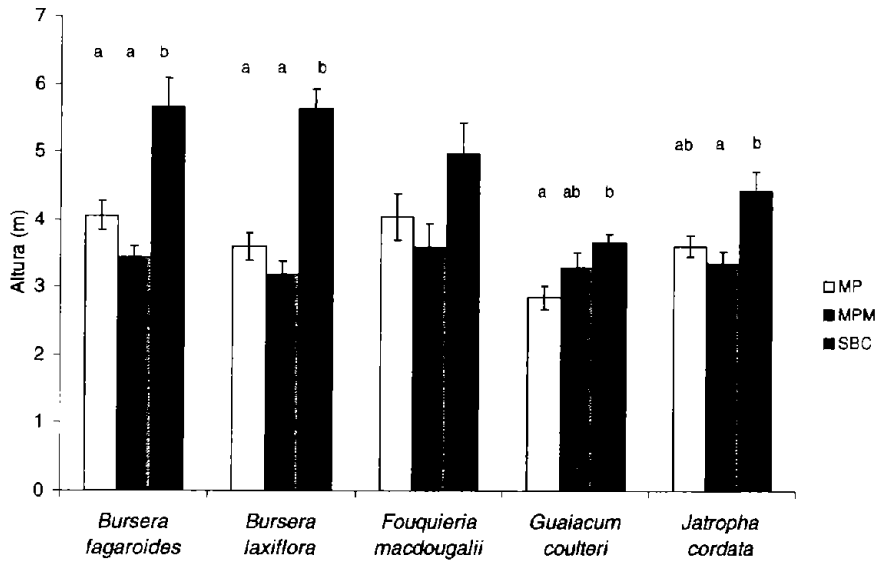


Fig. 4.6. Altura promedio (m) \pm error estándar, de los 15 individuos en los que se realizaron las mediciones foliares en los tres sitios de estudio, MP: matorral de planicie, MPM: matorral de piedemonte y SBC: selva baja caducifolia. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas entre sitios ($P < 0.05$).

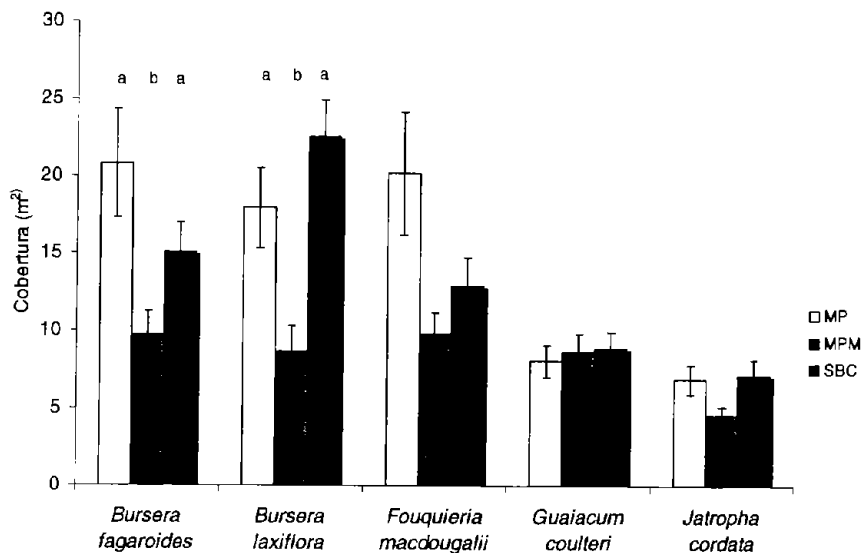


Fig. 4.7. Cobertura promedio (m^2), \pm error estándar, de los 15 individuos en los que se realizaron las mediciones foliares en los tres sitios de estudio, MP: matorral de planicie, MPM: matorral de piedemonte y SBC: selva baja caducifolia. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas entre sitios ($P < 0.05$).

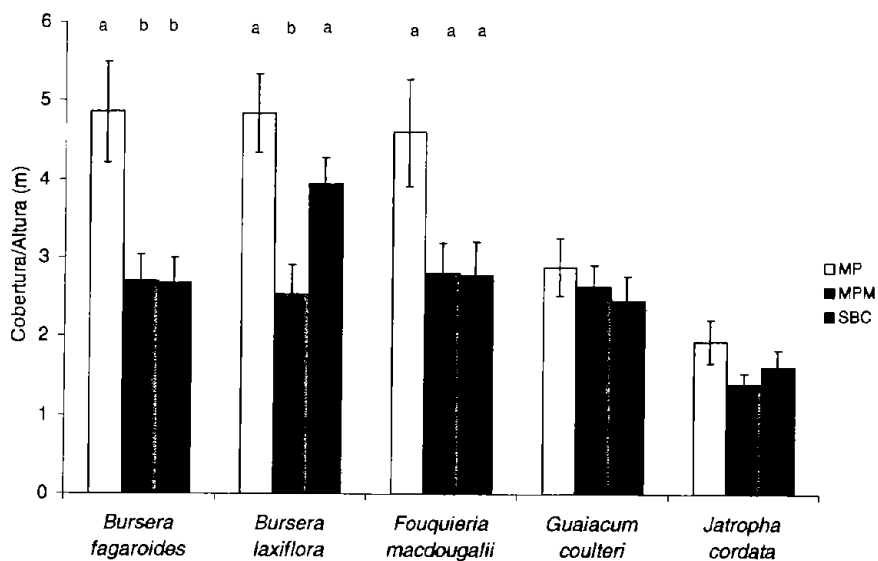


Fig. 4.8. Relación cobertura/altura (m), \pm error estándar, de los 15 individuos en los que se realizaron las mediciones foliares en los tres sitios de estudio, MP: matorral de planicie, MPM: matorral de piedemonte y SBC: selva baja caducifolia. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas entre sitios ($P < 0.05$).

5. DISCUSIÓN

5.1. Variación de las características morfológicas foliares por sitios y por especie entre sitios

El grupo de especies analizadas en este estudio no refleja las diferencias significativas entre sitios en longitud, área foliar y AFE encontradas en un trabajo previo realizado por Gómez (2001) en los sitios de estudio, pero que incluyó a la mayoría de las especies leñosas de cada sitio. Al igual que en el presente trabajo, Gómez (2001) no encontró diferencias en las variables grosor, contenido de materia seca (CMS) y en la concentración de P entre sitios; sin embargo, tampoco se detectaron diferencias en la concentración de N entre sitios al nivel de la comunidad. Lo anterior indica que al incluir sólo una parte de las especies de un sitio aparecen patrones que no reflejan necesariamente el patrón general de la comunidad.

Niinemets (2001), en un análisis a nivel mundial correlacionó valores de grosor, masa foliar específica (MFE) y densidad foliar de especies (árboles y arbustos) colectadas en 182 localidades en distintos biomas con su valor promedio de precipitación mensual durante los tres meses más secos, y encontró que para los tres caracteres foliares la relación es negativa y altamente significativa. En el contexto de estas relaciones a escala mundial, los valores promedio obtenidos en este trabajo se sitúan en el extremo de menor precipitación con grosores, densidades y MFEs por debajo de los que predice el modelo. Así, en los sitios analizados en Sonora cuya precipitación promedio mensual en los tres meses más secos se encuentra por debajo de los 7 mm, el grupo de las cinco especies presenta hojas con grosores que pueden asociarse, en el esquema de Niinemets (2001), a una amplia gama de valores de precipitación (10-160 mm), con densidades y valores de MFE que encontramos en biomas con más de 20 mm de lluvia durante los tres meses más secos. Prior *et al.* (2003) al comparar datos de MFE, densidad y grosor foliar de especies de sitios estacionalmente secos (sabana) con el modelo global anterior, concluye que el modelo sobrestima los valores de MFE y densidad foliar, y esto debido a la poca representación de especies de

climas con una precipitación marcadamente estacional. Lo anterior muestra que especies con valores similares en sus características foliares se pueden distribuir en un amplio espectro de condiciones climáticas. Asimismo, el modelo mundial de regresión presentado por Niinemets (2001) sólo incluye datos de un par de sitios de climas secos, pero no considera casos en los cuales exista una enorme variación en microclima debido a factores topográficos que alejan a los sitios con esos modificadores de clima del patrón que predice el modelo.

Considerando la variación en características foliares de una especie entre sitios, resalta que las diferencias fueron más notables entre aquellos cuyas características físicas y de vegetación los hacen más contrastantes entre sí, es decir entre el matorral de planicie y la selva baja caducifolia.

El grosor no necesariamente varía como respuesta a los cambios en precipitación en las cinco especies; sin embargo, tres especies tuvieron hojas más gruesas en los sitios más áridos. En contraste, las hojas de *F. macdougalii* presentaron el mismo grosor en el sitio más árido y el más húmedo, lo cual sugiere que la variación en grosor de un sitio a otro depende de la especie. Un incremento en grosor puede asociarse a otras variables como un aumento en la densidad de la hoja, una disminución en AFE, cambios en el tejido destinado a fotosíntesis ó como una respuesta a la disponibilidad de luz, el contenido de nutrientes y agua (Witkowski y Lamont, 1991; Pyankov *et al.*, 1999; Wilson *et al.*, 1999; Klich, 2000; Roderick *et al.*, 2000).

De las características analizadas en este estudio, el área foliar y la longitud presentaron una gran variación entre especies y entre sitios. La reducción del área de la lámina hacia los sitios más áridos es consistente, en general, en las especies estudiadas. Una disminución en la precipitación y un aumento en la temperatura, que por consiguiente generan condiciones de estrés hídrico, favorecen la reducción en el área de las hojas, misma que ha sido interpretada como un mecanismo para permitir un uso eficiente del agua, evitar la desecación y facilitar el transporte del calor por lo que la hoja puede igualar su temperatura a la del aire (Gutschick, 1999; Fonseca *et al.*, 2000; Whitford, 2002; McDonald *et al.*, 2003).

El área foliar específica (AFE) o su inverso, la masa foliar específica (MFE),

es una característica que refleja los costos de construcción por unidad de área, y por ello es fundamental para entender la economía foliar (Westoby *et al.*, 2002). La reducción del AFE en cuatro de las cinco especies hacia los sitios con menor precipitación sugiere una disminución en la cantidad de carbono fijado por unidad de área por lo que se confirma una de las predicciones del trabajo en la que se propone una tendencia de cambio en AFE afectado por las diferencias de precipitación entre sitios. Este patrón ha sido encontrado en numerosos estudios en gradientes de precipitación (Cunnigham, 1999; Fonseca *et al.*, 2000; Mediavilla *et al.*, 2001; Niinemets, 2001; Ackerly *et al.*, 2002; Lamont *et al.*, 2002; Vendramini *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2001). La reducción del AFE en sitios de baja precipitación y sitios con pocos nutrientes se asocia a una estrategia destinada a conservar los recursos, y particularmente en el caso del gradiente de precipitación en Sonora, esta disminución puede asociarse a una menor inversión en expansión de la lámina y mayor en tejidos asociados a evitar la pérdida de agua. Sin embargo, esta estrategia no puede generalizarse a todas las especies, por ejemplo, *F. macdougalii*, se distingue del resto de las especies por no presentar variaciones consistentes del sitio de mayor al de menor precipitación en muchos de los caracteres foliares analizados (grosor, AFE, CMS, densidad foliar, concentración de N y P). Distintos estudios confirman que existen diferencias entre especies en la respuesta a un gradiente de precipitación, o entre hábitats contrastantes, (Castro-Díez *et al.*, 1997; Knight y Ackerly, 2003; Housman *et al.*, 2003; Prior *et al.*, 2003). De acuerdo con estos trabajos, dichas diferencias pueden ser atribuidas a la fenología foliar, a características inherentes a la familia a la que pertenecen y ajustes en procesos fisiológicos o a variaciones en parámetros foliares no considerados en este trabajo.

Características que también se asocian con una estrategia de conservación de recursos, como el CMS y la densidad foliar, muestran que al disminuir la precipitación disminuye el contenido de agua relativo en las hojas y aumenta la densidad. Ambas características varían mostrando el mismo patrón debido a la fuerte correlación que existe entre ellas. En *B. laxiflora*, *G. coulteri* y *J. cordata* se presenta el patrón mencionado; sin embargo, en el caso de *B. fagaroides* y *F.*

macdougallii no hay variaciones en CMS ni en densidad entre los sitios, por lo que caracteres foliares asociados a una misma función no necesariamente varían de manera coordinada en todas las especies.

Los resultados muestran que el área y la longitud foliares presentan mayor variación fenotípica que las demás variables. Su patrón de variación en las cinco especies sugiere que éstas son las más sensibles a las diferencias en precipitación y temperatura entre sitios. En el caso del AFE, el patrón encontrado indica que podemos encontrar excepciones en la tendencia de menor AFE en el sitio más árido. Respecto a aquellas características que al igual que el AFE tienen implicaciones en la relación entre el volumen ocupado por el líquido, los espacios de aire y la materia seca y por lo tanto en la consistencia de la hoja (el resto de las características foliares), el patrón de variación indica que se relacionan con otros factores además de la precipitación y la temperatura. Por ejemplo, la disponibilidad de nutrientes y las variaciones en microclima originadas por la topografía han mostrado ser factores que tienen implicaciones en el AFE y en características relacionadas como el grosor, el contenido relativo de agua o su inverso, el contenido de materia seca (CMS), y en la densidad foliar. En un estudio realizado por Fonseca *et al.* (2000) a lo largo de un gradiente de precipitación y de fósforo en el suelo de seis zonas que incluyen distintos tipos de vegetación en Australia, se encontró que los promedios muestran una tendencia de disminución en AFE en respuesta a la disminución en precipitación y de contenido de fósforo en el suelo. Al comparar la densidad foliar de plántulas crecidas bajo condiciones de laboratorio, las especies provenientes de sitios con suelos oligotróficos de zonas mediterráneas presentan mayor densidad foliar respecto a aquellas que ocupan ambientes ricos en nutrientes (Castro-Díez *et al.*, 2000).

Aun cuando el AFE puede ser considerado como una característica que resulta del grosor y la densidad (Witkowski y Lamont, 1991), algunos estudios han encontrado que dichas características varían independientemente (Witkowski y Lamont, 1991; Castro-Díez *et al.*, 1997; Niinemets, 2001). Sin embargo, existen tres situaciones posibles en la relación entre el AFE, el grosor y la densidad foliar. De acuerdo con Castro-Díez *et al.* (2000), una baja AFE estaría acompañada por un

mayor grosor sin cambios en la densidad cuando los tejidos presentan células extra en proporciones similares; en el presente estudio, éste podría ser el caso de *B. fagoroides*. En el caso de hojas cuya densidad y AFE varían mientras el grosor se mantiene constante, se propone que esto es el resultado de una acumulación de compuestos secundarios en la pared celular, el citoplasma o en las vacuolas. Dichas alternativas conducen a hojas más densas sin que se presenten variaciones en el grosor de la lámina, como podría ser el caso de *G. coulteri* y *J. cordata*. Por último, en especies en las que tanto la densidad como el grosor cambian al variar el AFE es probable que exista un mayor número de células en los tejidos más densos lo que podría explicar el caso de *B. laxiflora*.

Los resultados de este trabajo coinciden en que el grosor y la densidad varían independientemente y, con excepción de *B. laxiflora*, para todas las especies analizadas la sola medición de AFE no es suficiente para detectar variaciones en el grosor y la densidad foliar. Sin embargo, la evaluación de características anatómicas ayudaría a responder con mayor precisión qué tanto reflejan los cocientes utilizados las variaciones entre los distintos componentes de la hoja.

5.2. Concentraciones de nutrientes en las hojas

A nivel mundial, de acuerdo con Killingbeck y Whitford (1996) y Reich *et al.* (1999), al comparar las concentraciones de N foliar de arbustos de ecosistemas de zonas áridas con las de ecosistemas méxicos, los valores promedio son muy similares; sin embargo, al considerar dichas concentraciones respecto a su valor de AFE, es decir, el contenido calculado con base en el área foliar, encontramos en los sitios más áridos, contenidos más altos o similares a los de sitios méxicos. Este patrón también fue reportado por Cunningham *et al.* (1999) en una comparación de pares de especies relacionadas que ocupan hábitats contrastantes, en la que se encontró que en la mayoría de los casos las especies que ocupaban sitios con mayor precipitación tenían un menor contenido de N y P por área foliar respecto a los sitios más secos y por Wright *et al.* (2001) en un grupo de especies y por Austin y Vitousek (1998) para una especie. Los autores que reportan este patrón sugieren

que es el resultado tanto de una estrategia de uso eficiente del agua, como de una respuesta a la mayor disponibilidad de luz. En el caso del presente trabajo, el contenido de N con base en el área en algunas especies aumenta hacia el sitio más árido, pero debido a que el sitio con menor precipitación es el que presenta mayor disponibilidad de luz es imposible separar el efecto de ambos factores.

Al considerar las diferencias de los contenidos de N y P foliar, destaca la gran variación interespecífica observada en los sitios de estudio y la tendencia hacia un menor contenido de N en el sitio más árido. Esto se observó en tres de las especies en el contenido de N y en cuatro en el caso del contenido de P.

Austin y Vitousek (1998) analizaron las concentraciones de nutrientes foliares de *Metrosideros polymorpha* Gaudich. en un gradiente de precipitación media anual que va de 500 a 5500 mm; en este amplio intervalo de precipitación encontraron un efecto de sitio en la concentración de P foliar. Sin embargo, la diferencia pareció estar determinada por el valor promedio de los primeros cuatro sitios respecto al sitio de mayor precipitación, ya que no encontraron ningún efecto de sitio en la concentración de N foliar. Esto demuestra que la concentración de N foliar no necesariamente varía en respuesta al gradiente de precipitación y es interesante que aun considerando un gradiente de precipitación de mucha menor amplitud (335-655 mm) como el analizado en el presente estudio, se haya encontrado un efecto de sitio en la concentración de N y P foliar de algunas especies. La menor concentración de nutrientes, y sus contenidos referidos al peso de la hoja, sugiere que en el sitio más húmedo la disponibilidad de agua contribuye a un uso más eficiente de los nutrientes. En cambio, en los sitios áridos se ven favorecidas estrategias destinadas a un uso eficiente del agua a través de disminuciones en la cantidad de carbono fijado y estimado a través del AFE (Austin y Vitousek, 1998).

5.3. Correlaciones entre parámetros foliares por especie y por sitio

La intensidad y la significancia de la covarianza entre los diferentes caracteres foliares han sido utilizadas en la literatura como herramientas que explican las variaciones entre las relaciones alométricas de carácter mecánico, y

como relaciones sensibles, que responden a los cambios derivados de una inversión en características asociadas a evitar daños por factores abióticos o por herbívoros (Niinemets, 2001; Garnier *et al.*; 2001; Vendramini *et al.*, 2002).

La correlación negativa entre el AFE y el CMS para las especies de este estudio coincide con los resultados de trabajos que incluyen distintas floras y dentro de tipos funcionales de plantas (Garnier y Laurent, 1994; Wilson *et al.*, 1999; Garnier *et al.*, 2001; Vendramini *et al.*, 2002). De acuerdo con estos trabajos, la fuerza de la correlación está determinada por el tipo de hoja y por la disponibilidad de nutrientes en el suelo. Por ejemplo, en hojas suculentas o esclerófilas la relación es poco significativa o desaparece, debido a que existe una prevalencia de características foliares asociadas a elementos de adaptación local tales como el estrés hídrico y la protección de daño por herbívoros.

Aun cuando la relación entre la variación del CMS y la función de la hoja ha sido poco investigada (Garnier *et al.*, 2001), Roderick *et al.* (1999) analizan las relaciones volumétricas entre los componentes de la hoja de acuerdo con un esquema funcional que considera estimar el volumen ocupado por los espacios de aire, el contenido de líquido y el tejido de soporte dentro de la hoja, y destacan que el contenido de líquido puede ser utilizado como un predictor del soporte mecánico empleado por la hoja. Por lo tanto, especies como *G. coulteri*, con alto CMS y bajo contenido de líquido, presentan hojas cuya asignación a soporte mecánico es mayor en comparación con el resto de las especies analizadas, que poseen hojas de mayor AFE y menor densidad.

Generalmente, las hojas con valores de AFE altos tienden a ser delgadas (Wilson *et al.*, 1999; Vendramini *et al.*, 2002). Sin embargo, en este trabajo la relación AFE-Grosor no se ajusta en todos los casos a lo esperado, por lo que algunas especies pueden presentar hojas con valores bajos de AFE que no necesariamente son gruesas, considerando el grosor de las hojas con valores más altos de AFE de dicha especie.

La contribución relativa de los componentes del AFE (grosor y densidad) puede variar entre especies (Witkowski y Lamont, 1991; Castro-Díez *et al.*, 1997; Niinemets, 2001). En las especies leñosas ambas variables alteran la capacidad

fotosintética en direcciones opuestas (Niinemets, 1999). Al aumentar el grosor de la hoja, la capacidad fotosintética por unidad de área se incrementa como resultado de la acumulación de tejido fotosintético por unidad de área. A la vez, disminuye por unidad de peso seco al incrementarse la densidad como resultado de un aumento en la resistencia a la transferencia intercelular de las cavidades subestomáticas a los sitios de carboxilación en los cloroplastos (Niinemets *et al.*, 2001). Por ello en especies como *G. coulteri* las correlaciones encontradas sugieren que se está maximizando el espacio ocupado por el tejido fotosintético; en cambio, en *F. macdougalii* los aumentos en densidad sugieren una menor capacidad fotosintética y una menor pérdida de agua por evapotranspiración. Witkowski y Lamont (1991) encuentran que en una especie perennifolia (*Arbutus menziesii* Pursh), cuya hoja es esclerófila, el AFE se correlaciona fuertemente con la densidad y en menor grado con el grosor. A la vez, ambas relaciones se ven afectadas por la disponibilidad de luz, por lo que en hojas de sombra dichas relaciones no fueron significativas. Asimismo, en especies esclerófilas de Australia se presenta una o ambas correlaciones bajo distintos sustratos (Witkowski y Lamont, 1991). A nivel intraespecífico, Castro-Díez *et al.* (1997) reportan que en tres especies de *Quercus* el AFE se correlaciona significativamente con alguno o con ambos componentes, como ocurre en *J. cordata*, especie en la que tanto la densidad (datos no mostrados) como el grosor foliar estuvieron fuertemente correlacionados con el AFE en los tres sitios. Por lo tanto, los resultados del presente trabajo indican que dentro de los sitios, las variaciones en AFE se relacionan tanto con el grosor como con la densidad y que la presencia de relaciones varía con la especie. Al calcular el AFE utilizando el peso fresco en un grupo de gramíneas, la correlación con el grosor fue negativa y significativa (Garnier y Laurent, 1994) y esto surge como una consecuencia de la relación alométrica entre el peso fresco de la hoja y su volumen. En cuanto a este trabajo, se encontró que esta correlación fue negativa y alta en la mayoría de los casos, lo que sugiere que es posible prescindir de la medición en grosor y estimarlo a través de la relación área-peso fresco y que las variaciones en grosor en las especies analizadas se asocian al contenido de líquido de las hojas.

Por otro lado, la presencia de una relación negativa entre el contenido de

agua a saturación y la densidad foliar, o positiva si consideramos el CMS (que sería el caso de este trabajo), surge también de una fuerte relación entre el peso fresco y el volumen de la hoja (Garnier y Laurent, 1994), debido a que las variables consideradas para el cálculo de la densidad (MFE/grosor) son equivalentes a las que conforman la relación entre el peso fresco de la hoja y su volumen, de acuerdo al siguiente cálculo (Witkowski y Lamont, 1991):

$$\text{Densidad} = \text{MFE} / \text{grosor}$$

$$\text{Densidad} = (\text{PS} / \text{AF}) / \text{grosor} = \text{PS} / (\text{AF} \times \text{grosor})$$

PS= peso seco y AF= área foliar

Así el $\text{AF} \times \text{grosor}$ constituye un cálculo del volumen de la hoja, por lo que la densidad foliar puede asociarse fuertemente al CMS (PS/PF), o contenido de agua. Siendo el peso fresco (PF) una variable fuertemente asociada al volumen.

Westoby y colaboradores (2002) señalan que en hojas con pocos espacios intercelulares el CMS se aproxima a la densidad del tejido. En las especies analizadas la correlación entre el CMS y la densidad foliar fue de las más altas, tanto en el sitio más árido como en el sitio más húmedo. Considerando el análisis a nivel interespecífico, Prior *et al.* (2003) también encontraron una relación negativa entre la densidad foliar y el contenido de agua a saturación. Lo anterior sugiere que en las hojas de las especies analizadas los espacios de aire ocupan un volumen reducido, lo que podría traducirse en una mayor resistencia al intercambio de gases.

5.4. Herbivoría foliar y correlación con parámetros foliares

Los resultados de herbivoría, obtenidos a nivel interespecífico muestran que las diferencias en la proporción de daño foliar entre los tres sitios pueden asociarse a las características de las especies. Por ejemplo, *G. coulteri*, cuyas hojas presentaron los valores más bajos de AFE, la mayor densidad y la mayor plasticidad para esta característica, así como menores contenidos de N y P, tuvo los menores porcentajes de daño foliar. De acuerdo con un estudio realizado en Costa Rica en un bosque tropical, las diferencias interespecíficas en características

foliares relacionadas a la defensa explican de 70 a 80% de la varianza en daño foliar entre las especies (Coley, 1983). De las características analizadas en dicho trabajo, el contenido de agua y la dureza de la hoja fueron los predictores más importantes en un análisis de correlación múltiple. En el presente trabajo no se exploró una correlación múltiple; sin embargo, se calcularon correlaciones a nivel intraespecífico dentro de sitios.

Las correlaciones por especie en cada sitio mostraron que en la mayoría de los casos no existe una relación entre las características foliares y la proporción de daño que presentaron dichos individuos, ya que se encontró que las características asociadas a una mayor susceptibilidad al daño por herbívoros estaban asociadas a mayores porcentajes de hojas sin daño.

Distintos estudios muestran que los herbívoros prefieren las hojas con mayor AFE, menor CMS, menor densidad y altos contenidos de nutrientes (Mooney y Gulmon, 1982; Coley, 1983, 1987). Considerando la variación foliar entre sitios y los porcentajes de herbivoría obtenidos, con base en esta evidencia, hubiéramos esperado que las hojas de la selva baja caducifolia del presente estudio estuvieran más dañadas por herbivoría. Sin embargo, las especies analizadas presentaron menor herbivoría en este sitio. Por lo tanto, existe la posibilidad de que el escape temporal y/o la presencia de compuestos secundarios tengan mayor relevancia que las características foliares morfológicas y morfométricas relacionadas con la defensa. Probablemente la mayor proporción de daño por herbivoría en los sitios más áridos se deba a que la asignación a compuestos de defensa sea menor y la principal fuerza selectiva haya sido la economía de agua. Así, se favorecen características foliares relacionadas a optimizar el uso del agua, mientras que en sistemas con mayor disponibilidad de recursos como la selva baja caducifolia, las plantas pueden invertir en defensas químicas (Dyer *et al.*, 2004).

Aunado a lo anterior, se debe tomar en cuenta que sólo se realizó una medición de herbivoría instantánea y el muestreo de las hojas no fue simultáneo en los tres sitios. Por lo tanto, es muy probable que la medición en las hojas de la selva baja caducifolia (que se muestreó primero en el verano) no sea representativa de la herbivoría real, ya que la actividad de los insectos herbívoros quizás estaba

en sus etapas iniciales, en contraste con los sitios más áridos, donde las hojas se recolectaron más tarde y la actividad de los herbívoros pudo haber transcurrido por un tiempo mayor. Esto confirma que las mediciones instantáneas deben ser tomadas con precaución, ya que son un reflejo estático de la herbivoría y ésta puede variar en el tiempo (De la Cruz y Dirzo, 1987).

Si consideramos entonces que los porcentajes de daño de los sitios más áridos son una medida más confiable del daño foliar, concluimos que en estas comunidades una tendencia en las características asociadas a la defensa parece estar favoreciendo un mayor daño foliar; sin embargo, se requiere de un estudio más detallado para confirmar este resultado.

5.5. Estimación de formas disponibles de nitrógeno y fósforo en el suelo

La mayor disponibilidad relativa de NH_4 , NO_3 y PO_4 en el suelo alrededor de los individuos de *G. coulteri* en el matorral de piedemonte, probablemente esta relacionada a su patrón de distribución dentro del sitio, restringida a las partes bajas y cercanas al cauce de los arroyos.

Esta variabilidad espacial en las condiciones ambientales en el sitio tiene influencia en las condiciones del sustrato y en la disponibilidad de agua y luz. Así, los individuos que crecen en los arroyos están sobre un suelo mucho menos compacto y con mayor acumulación de hojarasca, por lo que esperaríamos que sean suelos con mayor disponibilidad de nutrientes. La heterogeneidad espacial ha mostrado ser un factor muy importante en la cantidad y calidad de la hojarasca, y su descomposición en el Desierto Sonorense (Núñez *et al.*, 2001; Martínez-Yrizar *et al.*, 1999). Asimismo, la densidad de plantas es mayor por lo que hay menor insolación y un microclima con menor temperatura a nivel del suelo. En contraste, los individuos que crecen en las pendientes están sujetos a un mayor estrés debido a que las características del suelo (más compacto, menos profundo y con menor cantidad de materia orgánica) generan condiciones más adversas respecto a los sitios de arroyo o los sitios de menor inclinación en la pendiente (Hanba *et al.*, 2000; Camerik y Werger, 1981).

En muy pocos casos se encontró una relación significativa entre las formas disponibles de N y P en el suelo y las concentraciones foliares de una especie. Los resultados reportados en estudios que abordan este análisis indican que la presencia de una relación o de un patrón de variación en los nutrientes foliares en respuesta a la disponibilidad de nutrientes en el suelo, depende tanto del método de estimación de formas disponibles utilizado, como de procesos que ocurren dentro de la planta. En ecosistemas áridos (Lajtha, 1988), así como en ecosistemas alpinos (Bowman *et al.*, 2003), se reporta la ausencia de relación entre la disponibilidad en el suelo y los nutrientes en la hoja. Sin embargo, en otros casos se ha encontrado que las concentraciones de nutrientes foliares pueden ser un reflejo de la disponibilidad de nutrientes en el suelo, como lo reportan Hobbie y Gough (2002) para un ecosistema de tundra, Rentería *et al.* (en prensa) para una selva baja caducifolia, y Austin y Vitousek (1998) para un gradiente de precipitación en Hawaii.

Los resultados muestran que el efecto de sitio en la disponibilidad relativa depende de la especie y del nutriente analizado. Austin y Vitousek (1998) encontraron diferencias significativas en las concentraciones de iones en el suelo (NH_4 , NO_3 y PO_4) en respuesta a un gradiente de precipitación, disminuyendo la concentración de las formas disponibles de N al aumentar la precipitación. Sin embargo, en ese caso se consideró la disponibilidad a nivel del sitio, mientras que en el presente estudio, los resultados reflejan lo que ocurre alrededor del individuo, en el área ocupada por las raíces cuya delimitación se restringió al área de influencia de la copa.

En sitios áridos y semiáridos, la presencia de árboles genera importantes diferencias en el suelo, por lo que el patrón singular encontrado indica que para la mayoría de las especies la disponibilidad de nutrientes en el suelo no se ve afectada por la precipitación; por el contrario, probablemente son más relevantes los factores relacionados con la presencia del individuo, como modificaciones del sustrato y el microclima en el área de influencia de la copa. Varios estudios han mostrado la existencia de este patrón en el Desierto Sonorense, donde especies nodrizas como *Olneya tesota* A. Gray contribuyen a una mayor riqueza y diversidad

de especies perennes, mayor producción de biomasa de plantas anuales debajo de sus copas –lo que ayuda a crear condiciones de microclima, menor fluctuación en la temperatura del suelo– en contraste con los sitios sin cobertura, y mayor fertilidad debajo de las mismas (Búrquez y Quintana, 1994; Suzán *et al.*, 1996; De Soyza *et al.*, 1997; Whitford, 2002). Binkley y Giardina (1998) destacan la relevancia de la variación espacial alrededor de los árboles en bosques templados y tropicales. Schlesinger y Pilmanis (1998) también encuentran en ecosistemas áridos una mayor concentración de nutrientes en islas de fertilidad, y Cross y Schlesinger (1999) muestran que existe un efecto significativo en la distribución espacial de los nutrientes en el suelo entre un pastizal y un sitio dominado por arbustos.

En este trabajo dichos factores parecen tener influencia en la disponibilidad relativa de nutrientes, permitiendo que para la mayoría de las especies, sea tan alta en el sitio más árido como en la selva baja caducifolia. Aunado a lo anterior, este estudio muestra que existe una gran variación alrededor de un individuo, entre individuos y entre especies, y que probablemente la variación sea tan grande que supere a la que existe entre sitios.

5.6. Tamaño de los individuos

Aún cuando la altura de los individuos de las especies analizadas disminuye al aumentar la aridez, en algunas especies la variación intraespecífica en cada sitio es tan grande, que las diferencias entre sitios son marginales. Sólo en las dos especies del género *Bursera* existe un efecto de sitio claro en la altura de los árboles. En ambientes donde la disponibilidad de luz es un factor limitante, se presenta selección hacia una ganancia rápida de altura y hacia un mayor crecimiento lateral con el fin de maximizar el área foliar expuesta y la asimilación de luz (Archibald y Bond, 2003). En selvas tropicales se ha encontrado que la altura de los árboles tiene implicaciones a nivel ecofisiológico, incrementándose la tasa fotosintética máxima, el N por unidad de área y la MFE con la altura del individuo (Bigelow, 1993 y Rijkers *et al.*, 2000).

En el matorral de piedemonte encontramos poca variación interespecífica en el tamaño de las copas de las especies analizadas. Posiblemente la inclinación de la pendiente y las características del suelo, poco favorables en este sitio, tengan un efecto adverso restringiendo el crecimiento lateral en las plantas. Esta posibilidad surge ya que en el sitio de condiciones mésicas (selva baja caducifolia), las mismas especies, también presentes en condiciones de pendiente, muestran un mayor desarrollo en el tamaño de su copas.

El cociente altura/cobertura muestra que, tanto *B. fagaroides* como *F. macdougallii*, presentan copas más grandes respecto a su altura en el sitio más árido. Archibald y Bond (2003) encontraron variación en la arquitectura de la leguminosa *Acacia karroo* Hayne en tres ambientes en Sudáfrica, destacando que en matorrales de sitios áridos los individuos muestran copas amplias y un mayor crecimiento lateral respecto a la sabana y el bosque. Se ha propuesto que dicha diferencia surge como una respuesta a las presiones selectivas en cada una de estas comunidades impuestas por factores como la herbivoría, el fuego y la disponibilidad de luz, respectivamente. Sin embargo, en el caso de este trabajo, una copa más amplia respecto a la altura, en individuos del sitio más árido podría ser resultado de la relación alométrica entre el tamaño de la parte aérea de la planta y las dimensiones del crecimiento radicular. Esto se basa en el argumento de que plantas grandes requieren más biomasa radicular para sostener una mayor cantidad de área foliar; asimismo, un sistema radicular con crecimiento lateral amplio en sistemas limitados por agua, quizás se relaciona a las bajas densidades de plantas encontradas en dichos sitios (Schenk y Jackson, 2002).

Las variaciones en la arquitectura de árboles de zonas áridas han mostrado tener influencia en las entradas de nutrientes y agua al suelo favoreciendo el flujo caulinar (Whitford, 2002). Aún cuando no cuantificamos las distintas variables de arquitectura, se observó una marcada diferencia de forma entre sitios, ya que en los sitios más áridos las especies presentaron en algunos casos numerosos troncos a una altura de aproximadamente 1.2 m o notables diferencias en el patrón de ramificación. A pesar de su importancia, las implicaciones ecológicas de estas

diferencias en los procesos de captura de agua, luz y nutrientes es un aspecto que no ha sido abordado aun en los sitios de estudio.

CONCLUSIONES

La variación en las características foliares de las especies analizadas en este estudio indica una respuesta fenotípica claramente definida a lo largo del gradiente de precipitación en características claves y con significado funcional. En la mayoría de los casos, la variación en estos caracteres puede relacionarse con mecanismos que permiten un uso eficiente del agua. El caso más evidente es el de la reducción en el tamaño de las hojas y el incremento en el grosor conforme las condiciones ambientales se tornan más secas, lo que redundaría en una menor área foliar específica y una mayor asignación a tejido de soporte mecánico, medido como el contenido de materia seca, en aquellos sitios donde las limitantes de agua son mayores. Asimismo, en algunas especies se asigna más N y P a las hojas, en términos de área foliar, conforme disminuye la precipitación lo que puede asociarse a una estrategia para evitar la pérdida de agua. Todas estas características indican un incremento en los costos de mantenimiento y crecimiento que se reflejan en menores tamaños máximos posibles y menores tasas de crecimiento en las poblaciones de los sitios más áridos. Las características foliares y la forma y tamaño de las plantas en los sistemas áridos analizados, están también afectadas por factores locales tales como la topografía, las propiedades del suelo y las variaciones en el microclima. Estos factores sin duda influyen en los patrones de disponibilidad de nutrientes y agua en el suelo, y por lo tanto pueden modificar la morfología foliar, las relaciones entre los componentes (agua, espacios de aire y materia seca) que conforman la hoja, así como la forma en que las plantas utilizan el espacio para capturar recursos.

LITERATURA CITADA

- ABER, J. D. y MELILLO, M. 1986. Terrestrial Ecosystems. Saunders Collage Publishing, Orlando, Florida.
- ACKERLY, D. D., DUDLEY, S. A., SULTAN, S. E., SCHMITT, J., COLEMAN, J. S., LINDER, R. C., SANDQUIST, D. R., GEBER, M. A., EVANS, A. S., DAWSON, T. E. y LECHOWICZ, M. J. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *BioScience*, 50: 979-995.
- ACKERLY, D. D., KNIGHT, C. A., WEISS, S. B., BARTON, K. y STARMER, K. P. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130: 449-457.
- ACKERLY, D. D. y REICH, P. 1999. Convergence and correlation among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany*, 86:1272-1281.
- ARCHIBALD, S. y BOND, W. 2003. Growing tall vs. growing wide, tree architecture and allometry of *Acacia karroo*, in forest, savanna and arid environments. *Oikos*, 102: 3-14.
- ARNTZ, A. M. y DELPH, L. F. 2001. Pattern and process: evidence for the evolution of photosynthetic traits in natural populations. *Oecologia*, 127: 455-467.
- AUSTIN, A. M. Y VITOUSEK, P. M. 1998. Nutrient dynamics on a precipitation gradient in Hawai'i. *Oecologia*, 113: 519-529.
- AYRES, M. P. y MACLEAN, JR. S. F. 1987. Development of birch leaves and the growth energetics of *Epirrita autumnata* (Geometridae). *Ecology*, 68: 558-568.
- BEADLE, N. C. W. 1966. Soil phosphate and its role in molding segments of the Australian flora and vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly. *Ecology*, 46: 992-1007.
- BIGELOW, S. W. 1993. Leaf nutrients in relation to stature and life form in tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 4: 401-408.
- BINKLEY, D. y HART, S. C., 1989. The components of nitrogen availability assessments in forest soils. *Advances in Soil Science*, Vol. 10. Springer-Verlag,

- their host trees. *Annals of Botany*, 84:145-153.
- CASTRO-DÍEZ, P., PUYRAVAUD, J. P. y CORNELISSEN, J. H. 2000. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, 124: 476-486.
- CASTRO-DÍEZ, P., VILLAR, P. S., PÉREZ, C. R., MAESTRO, M. M. y MONTSERRAT, G. M. 1997. Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus* (Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain. *Trees, Structure and Function*, 11: 127-134.
- COLEY, P. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, 53: 209-233.
- COLEY, P. 1987. Patrones en las defensas de las plantas: ¿Por qué los herbívoros prefieren ciertas especies? *Revista de Biología Tropical*, 35: 151-164.
- CROSS, A. F. y SCHLESINGER, W. H. 1999. Plant regulation of soil nutrient distribution in the northern Chihuahuan Desert. *Plant Ecology*, 145: 11-25.
- CUNNINGHAM, S. A. y STRAIN, B. R. 1969. An ecological significance of seasonal leaf variability in a desert shrub. *Ecology*, 50: 400-408.
- CUNNINGHAM, S. A., SUMMERHAYES, B. y WESTOBY, M. 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradient. *Ecological monographs*, 69: 569-588.
- DE LA CRUZ, M. y DIRZO, R. 1987. A survey of the standing levels of herbivory in seedlings from a Mexican rain forest. *Biotropica*, 19: 98-106.
- DE SOYZA, A. G., WHITFORD, W. G., MARTÍNEZ-MEZA, E. y VAN ZEE, J. W. 1997. Variation in creosotebush (*Larrea tridentata*) canopy morphology in relation to habitat, soil fertility and associated annual plant communities. *American Midland Naturalist*, 137: 13-26.
- DIGGLE, P. K. 2002. A developmental morphologist's perspective on plasticity. *Evolutionary Ecology*, 16:267-283.
- DOLPH, G. y DILCHER, D. 1980. Variation in leaf size with respect to climate in Costa Rica. *Biotropica*, 12: 91-99.
- DYER, L. A., LETOURNEAU, D. K., DODSON, C. D., TOBLER, M. A., STIREMAN III, J. O. y HSU, A. 2004. Ecological causes and consequences of variation in

- defensive chemistry of a Neotropical shrub. *Ecology*, 85: 2795-2803.
- ELLSWORTH, D. S. y REICH, P. B. 1993. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia*, 96:169-178.
- FIELD, C. y MOONEY, H. A. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. En: T. J. Givnish (ed.) *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FONSECA, C., OVERTON, J. COLLINS, B. y WESTOBY, M. 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology*, 88: 964-977.
- GARCÍA, E., 1973. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koeppen*: Enriqueta García de Miranda. México D.F.
- GARNIER, E. y LAURENT, G. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist*, 128: 728-736.
- GARNIER, E., LAURENT, G., BELLMANN, A., DEBAIN, S., BERTHELIER, P., DUCOUT, B., ROUMET, C. y NAVAS, M.-L. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152: 69-83.
- GENTRY, H.S., 1942. *Rio Mayo Plants*. Carnegie Institution, Washington D. C.
- GOLDBERG, D., 1985. Effects of soil pH, competition and seed predation of the distributions of two tree species. *Ecology*, 66: 503-511.
- GÓMEZ, M. 2001. *Características foliares de las especies arbóreas y arbustivas en tres tipos de vegetación de clima seco en Sonora, México*. Tesis de Licenciatura en Ecología, Centro de Estudios Superiores del Estado de Sonora-Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. 103 p.
- GUTSCHICK, V. P. 1999. Research reviews, biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *New Phytologist*, 143: 13-18.
- HANBA, Y. T., NOMA, N. y UMEKI, K. 2000. Relationships between leaf characteristics, tree sizes and species distribution along a slope in warm temperate forest. *Ecological Research*, 15: 393-403.
- HOBBIE, S. E. y GOUGH, L. 2002. Foliar and soil nutrients in tundra on glacial

- landscapes of contrasting ages in northern Alaska. *Oecologia*, 131: 453-462.
- HOUSMAN, D. C., PRICE, M. V. y REDAK, R. A. 2002. Architecture of coastal and desert *Encelia farinosa* (Asteraceae): consequences of plastic and heritable variation in leaf characters. *American Journal of Botany*, 89: 1303-1310.
- INEGI, 1981. Atlas Nacional del Medio Físico: Instituto Nacional de Estadística e Informática, México, D.F.
- INEGI, 1983, Carta Edafológica, Sierra Libre H12-11 escala 1:250,000. México, D.F.
- JACOBS, B.F. 1999. Estimation of rainfall variables from leaf characters in a tropical Africa. *Palaeogeography, palaeoclimatology and palaeoecology*, 145: 231-250.
- KILLINGBECK, K. T. y WHITFORD, W. G. 1996. High foliar nitrogen in desert shrubs: an important ecosystem trait or defective desert doctrine. *Ecology*, 77: 1728-1737.
- KLICH, M. 2000. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environmental and Experimental Botany*, 44: 171-183.
- KNIGHT, C. A. y ACKERLY, D. D. 2003. Evolution and plasticity of photosynthetic thermal tolerance, specific leaf area and leaf size: congeneric species from desert and coastal environments. *New Phytologist*, 160: 337-347.
- LAJTHA, K. 1988. The use of ion-exchange resin bags for measuring nutrient availability in an arid ecosystem. *Plant and Soil*, 105: 105-111.
- LAMONT, B., GROOM, P. y COWLING, R. 2002. High leaf mass per area related species assemblages may reflect low rainfall and carbon isotope discrimination rather than low phosphorus and nitrogen concentrations. *Functional Ecology*, 16: 403-412.
- LAMBERS, H., CHAPIN III, F. S. y PONS, T. L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, Nueva York.
- LE ROUX, X., WALCROFT, A. S., DAUDET, F. A., SINOQUET, H., CHAVES, M.M., RODRIGUEZ, A. y OSORIO, L. 2001. Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass:area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning. *Tree Physiology*, 21: 377-386.
- LIGHTFOOT, D. C. y WITHFORD, W. G. 1987. Variation in insect densities on desert creosotebush: is nitrogen a factor? *Ecology*, 68: 547-557.

- MARTÍNEZ-YRÍZAR, A. 1997. Productividad primaria de la selva baja caducifolia en el límite norte de su distribución en América. Reporte Técnico-Académico Final, CONACYT-Instituto de Ecología, UNAM, Hermosillo. 24 p.
- MARTÍNEZ-YRÍZAR, A., NÚÑEZ, S., MIRANDA, H. y BÚRQUEZ, A. 1999. Temporal and spatial variation of litter production in Sonoran Desert communities. *Plant Ecology*, 145: 37-48.
- MCDONALD, P., FONSECA, C., OVERTON, McC. y WESTOBY, M. 2003. Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: is the method of size reduction common among clades? *Functional Ecology*, 17: 50-17.
- MEDIAVILLA, S., ESCUDERO, A. y HEILMEIER, H. 2001. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interespecific and intraespecific comparisons. *Tree Physiology*, 21: 251-259.
- MEDINA, E., GARCÍA, V. y CUEVAS, E. 1990. Schlerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forests of the upper Río Negro region. *Biotropica*, 22: 51-64.
- MOLES, A. T. y WESTOBY, M. 2000. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? *Oikos*, 90: 517-524.
- MOONEY, H. A. y GULMON, S. L. 1982. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *Bioscience*, 32: 198-206.
- MYTHILI, J. B. y NAIR, T. V. R. 1996. Relationship between photosynthetic carbon exchange rate, specific leaf mass and other leaf characteristics in chickpea genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology*, 23: 617-622.
- NIINEMETS, U. 1999. Research Review. Components of leaf dry mass per area-thickness and density- alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, 144:35-57.
- NIINEMETS, U. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82: 453-469.
- NIINEMETS, U., ELLSWORTH, D. S., LUKJANOVA, A. y TOBIAS, M. 2001. Site fertility and the morphological and photosynthetic acclimation of *Pinus*

- sylvestris* needles to light. *Tree Physiology*, 21: 1231-1244.
- NÚÑEZ, S. 1998. Producción de hojarasca, dinámica del mantillo, descomposición foliar y potencial microbiano del suelo, en tres comunidades contrastantes del Desierto Sonorense. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 103 p.
- NÚÑEZ, S., MARTÍNEZ-YRÍZAR, A., BURQUEZ, A. y GARCIA-OLIVA, F. 2001. Carbon mineralization in the southern Sonoran Desert. *Acta Oecologica*, 22: 269-276.
- PEACE, W. J. y MACDONALD, F. D. 1981. An investigation of leaf anatomy, foliar mineral levels, and water relations of trees of Sarawak forest. *Biotropica*, 13: 100-191.
- PEARCY, R. W., EHLERINGER, J., MOONEY, H. A. y RUNDEL P.W. 1989. *Plant Physiological Ecology*. Chapman and Hall, Nueva York.
- PRIOR, L. D., EAMUS, D. y BOWMAN, D. 2003. Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia. *Functional Ecology*, 17: 504-515.
- PYANKOV, V. I., KONDRATCHUK, A. V. y SHIPLEY, B. 1999. Leaf structure and specific leaf mass: the alpine desert plants of the Eastern Pamirs, Tadjikistan. *New Phytologist*, 143: 131-142.
- RAMÍREZ, J. L. y CEVALLOS-FERRÍZ, S. 2000. Leaves of Salicaceae (*Salix* and *Populus*) from Oligocene sediments near Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. *Internacional Journal of Plant Sciences*, 16: 521-534.
- REICH, P. B. 1993. Reconciling apparent discrepancies among studies relating life-span, structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climates: "the blind men and the elephant retold". *Functional Ecology*, 7: 721-725.
- REICH, P. B., ELLSWORTH, D. S. y WALTERS, M. B. 1998a. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology*, 12: 948-958.
- REICH, P. B., ELLSWORTH, D. S., WALTERS, M. B. VOSE, J. M., GRESHAM, J. C., VOLIN, J. C. y BOWMAN, W. D. 1999. Generality of leaf trait relationships: a

- test across six biomes. *Ecology*, 80: 1955-1969.
- REICH, P. B., WALTERS, M. B. y ELLSWORTH, D. S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of National Academy of Sciences USA*, 94: 13730-13734.
- REICH, P. B., WALTERS, M. B., ELLSWORTH, D. S. VOSE, J. M., VOLIN, J. C., GRESHAM, C. y BOWMAN, W. D. 1998b. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 114: 471-482.
- REICH, P., WRIGHT, I., CAVENDER-BARES, J., CRAINE, J., OLEKSYN, J., WESTOBY, M. y WALTERS, M. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164: 143-164.
- RENTERIA, L. Y., JARAMILLO, V. J. y MARTÍNEZ-YRÍZAR, A. (en prensa). Nitrogen and phosphorus resorption in six tree species of a Mexican tropical dry forest. *Trees: Structure and Function*.
- RIJKERS, T., PONS, T. y BONGERS, F. 2000. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology*, 14: 77-86.
- RODERICK, M. L., BERRY, S. L. y NOBLE, L. R. 1999. A theoretical approach to linking the composition and morphology with the function in leaves. *Functional Ecology*, 13: 683-685.
- RODERICK, M. L., BERRY, S. L. y NOBLE, L. R. 2000. A framework for understanding the relationship between environment and vegetation based on the surface area to volume ratio of leaves. *Functional Ecology*, 14: 423-437.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D. F.
- SCHENK, H. J. y JACKSON, R. B. 2002. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology*, 90:480-494.
- SCHLESINGER, W. y PILMANIS, A. 1998. Plant-soil interactions in deserts. *Biogeochemistry*, 42: 169-187.
- SCHLICHTING, C. D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual*

- Review of Ecology and Systematics, 17: 667-693.
- SHIPLEY, B. y VU, T. 2002. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist*, 153: 359-364.
- SHREVE, F. y WIGGINS, I. L. 1964. *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert*, Vol I. Stanford University Press. Stanford.
- SMITH, W. K. y NOBEL, P. S. 1977. Influences of seasonal changes in leaf morphology on water-use efficiency for three desert broadleaf shrubs. *Ecology*, 58: 1033-1043.
- SUZÁN, H., NABHAN, G. P. y PATTEN, D. T. 1996. The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science*, 7: 635-644.
- TANG, Q. C. y OHSAWA, M. 1999. Altitudinal distribution of evergreen broad-leaved trees and their leaf-size pattern on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology*, 145: 221-233.
- TURNER, R. M., BOWERS, J. E. y BURGESS, T. L. 1995. *Sonoran Desert Plants*. The University of Arizona Press, Tucson.
- VALLADARES, F., WRIGHT, S. J., LASSO, E., KITAJIMA, K. y PEARCY, R. W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, 81: 1925-1936.
- VARELA, L. Estructura y composición de la selva baja caducifolia en su límite norte de distribución: sierra San Javier, Sonora (en preparación).
- VELÁZQUEZ-ROSAS, N., MEAVE, J. y VÁZQUEZ-SANTANA, S. 2002. Elevational variation of leaf traits in montane rain forest tree species at La Chinantla, southern Mexico. *Biotropica*, 34: 534-546.
- VENDRAMINI, F., DÍAZ, S., GURVICH, D. E., WILSON, P. J., THOMPSON, K. y HODGSON, J. G. 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 154: 147-157.
- WESTOBY, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199: 213-227.
- WESTOBY, M., FALSTER, D., MOLES, A., VESK, P. y WRIGHT, I. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species.

Annual Review of Ecological and Systematics, 33: 125-129.

- WESTOBY, M. y WRIGHT, I. J. 2003. The spectrum of twig-size variation and its correlates among perennial species in fire-prone sclerophyll vegetation. *Oecologia*, 135: 621-628.
- WHITFORD, W., 2002. *Ecology of Desert Systems*. Academic Press. San Diego.
- WILSON, K. B., BALDOCCHI, D. D. y HANSON, P. J. 2000. Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. *Tree Physiology*, 20: 565-578.
- WILSON, P. J., THOMPSON, K. y HODGSON, J. G. 1999. Specific leaf area and dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143: 155-162.
- WITKOWSKI, E. T. F. y LAMONT, B. B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88: 486-493.
- WRIGHT, I. J. y CANNON, K. 2001. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology*, 15: 351-359.
- WRIGHT, I. J., REICH, P. B. y WESTOBY, M. 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: 423-424.
- WRIGHT, I. y WESTOBY, M. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*, 155: 403-416.
- WRIGHT, I. J., WESTOBY, M. y REICH, P. B. 2002. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Functional Ecology*, 90: 534-543.