



# **UNIVERSIDAD DE SONORA**

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

**POSGRADO EN BIOCENCIAS**

---

## **ESTEQUIOMETRÍA ECOLÓGICA DE CARBONO, NITRÓGENO Y FÓSFORO Y SU REABSORCIÓN EN HOJAS DE ESPECIES DE PLANTAS DEL DESIERTO SONORENSE.**

**TESIS**

que para obtener el grado de:

**MAESTRA EN BIOCENCIAS**

presenta:

**MILAGROS GUADALUPE ÁLVAREZ MORENO**

**Hermosillo, Sonora, México**

**6 de diciembre de 2019**

# Universidad de Sonora

Repositorio Institucional UNISON



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



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

Hermosillo, Sonora a 10 de mayo del 2021.

Asunto: Cesión de derechos

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

Por este conducto hago constar que soy autor y titular de la obra denominada "Estequiometría ecológica de carbono, nitrógeno y fósforo y su reabsorción en hojas de especies de plantas del Desierto Sonorense", en los sucesivo LA OBRA, realizada como trabajo terminal con el propósito de obtener el Grado de Maestra en Biociencias, en virtud de lo cual autorizo a la Universidad de Sonora (UNISON) para que efectúe la divulgación, publicación, comunicación pública, distribución, distribución pública, distribución electrónica y reproducción, así como la digitalización de la misma, con fines académicos o propios de la institución y se integren a los repositorios de la universidad, estatales, regionales, nacionales e internacionales.

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

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

ATENTAMENTE



Milagros Guadalupe Alvarez Moreno

---

**Nombre y Firma del Autor**



LIC. GILBERTO LEÓN LEÓN  
Abogado General  
UNIVERSIDAD DE SONORA

Hermosillo, Sonora, México

Julio, 2020.

ESTEQUIOMETRÍA ECOLÓGICA DE CARBONO, NITRÓGENO Y FÓSFORO  
Y SU REABSORCIÓN EN HOJAS DE ESPECIES DE PLANTAS DEL DESIERTO  
SONORENSE

T E S I S

que para obtener el grado de

MAESTRO EN BIOCENCIAS

presenta:

MILAGROS GUADALUPE ALVAREZ MORENO

Hermosillo, Sonora, México.

6 de diciembre del 2019

## APROBACIÓN

Los miembros del Comité designado para revisar la tesis intitulada “Estequiometría ecológica de carbono, nitrógeno y fósforo y su reabsorción en hojas de especies de plantas del Desierto Sonorense” presentada por Q.B.C. Milagros Guadalupe Alvarez Moreno la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito parcial para obtener el grado de Maestra en Biociencias con opción en Ecología y Sustentabilidad de Zonas Áridas.



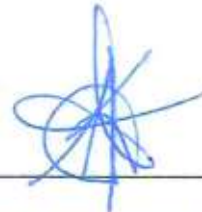
**Dr. Alejandro Emilio Castellanos  
Villegas**  
Director y Presidente



**Dr. José Raúl Romo León**  
Sinodal interno y Secretario



**Dr. José Manuel Llano Sotelo**  
Sinodal interno



**Dra. Kadiya del Carmen Calderón  
Alvarado**  
Sinodal interno



**Dr. Martín Candelario Esqueda Valle**  
Sinodal externo

## **DEDICATORIA**

A Dios, que actúa de formas misteriosas, pero siempre nos pone en los lugares indicados.

A mi abuelo, Francisco Álvarez Vega<sup>†</sup> quien desde niña despertó mi interés por la naturaleza.

Sin su influencia no me habría involucrado en esta temática.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por financiar mis estudios de maestría.

A la Universidad de Sonora, a la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, al Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas y al Posgrado en Biociencias por permitirme realizar mis estudios de maestría.

A mi director de tesis el Dr. Alejandro Emilio Castellanos Villegas, por su confianza, apoyo y dirección para ingresar, plantear y desarrollar cada etapa de la maestría en Biociencias.

A mi sinodal el Dr. José Manuel Llano, por todos sus aportaciones y asesorías tanto en el trabajo escrito como de laboratorio.

A mis sinodales el Dr. Raúl Romo León, la Dra. Kadiya del Carmen Calderón y el Dr. Martín Esqueda, por sus enseñanzas, comentarios, aportaciones y apoyo en esta tesis.

Muchas gracias a todas mis compañeras de laboratorio, tanto de ecofisiología vegetal como de Sensoria Remota por su apoyo y por hacer mi estancia más amena y divertida.

A mi familia y amigos por estar presentes y por sus consejos.

Gracias a todos por hacer posible la realización de este trabajo.

## RESUMEN

El fósforo (P) y el nitrógeno (N) son nutrientes limitantes en la productividad de los ecosistemas desérticos. La eficiencia de reabsorción es una estrategia en plantas para asegurar mayor disponibilidad y menos dependencia del medio, por lo que, tiene gran relevancia en los ciclos de nutrientes. En base a dichos nutrientes es posible establecer relaciones estequiométricas que permitan conocer mejor la fisiología de las especies y sus estrategias adaptativas y nos muestre indicios sobre su rol ecológico en la biogeoquímica de las comunidades, así mismo, es posible establecer sus relaciones homeostáticas en base a la disponibilidad de dichos recursos en el suelo. Se colectaron hojas verdes y senescentes de plantas dominantes en tres sitios de estudio, siguiendo un gradiente de aridez, en la región central de Sonora perteneciente al Desierto Sonorense, para determinar el contenido de carbono (C), N y P, y establecer las concentraciones y relaciones estequiométricas de dichos elementos, así como su eficiencia de reabsorción. Las concentraciones foliares variaron entre 12.6 a 42 ( $\text{mg N g}^{-1}$ ) y 0.72 y 3.87 ( $\text{mg P g}^{-1}$ ) en la hoja verde y entre 1.8 a 41.6 ( $\text{mg N g}^{-1}$ ) y 0.3 a 3.47 ( $\text{mg P g}^{-1}$ ) en la senescente para las especies de los sitios. El sitio con mayor eficiencia de reabsorción fue El Churi (81.29% y 76.74%), seguido de Santa Rosalía (53.88% y 51.44%) y por último, San Judas (37.06% y 20.14%). Las proporciones C:N aumentaron en la hoja senescente, mientras que, las proporciones N:P aumentaron o disminuyeron. La reabsorción de nutrientes fue diferente entre las especies e influenciada por las condiciones ambientales de cada sitio, lo cual, dado que los nutrientes en zonas áridas son limitados y determinantes en la sobrevivencia del individuo, se plantea que tendrá un papel de gran importancia en los ciclos biogeoquímicos.



## **ABSTRACT**

Phosphorus (P) and nitrogen (N) are limiting nutrients in the productivity of desert ecosystems. Reabsorption efficiency is a strategy in plants to ensure greater availability and less dependence on the environment, so it has great relevance in nutrient cycles. Based on these nutrients it is possible to establish stoichiometric relationships that allow us to better understand the physiology of the species and their adaptive strategies and show us clues about their ecological role in the biogeochemistry of the communities. Likewise, it is possible to establish their homeostatic relationships based on the availability of these resources in the soil. In this work, green and senescent leaves of dominant plants were collected in three study sites, following an aridity gradient, in the central region of Sonora belonging to the Sonoran Desert, to determine the content of carbon (C), N and P, and establish the stoichiometric concentrations and ratios of said elements, as well as their resorption efficiency. Foliar concentrations varied between 12.6 to 42 ( $\text{mg N g}^{-1}$ ) and 0.72 and 3.87 ( $\text{mg P g}^{-1}$ ) on the green leaf and between 1.8 to 41.6 ( $\text{mg N g}^{-1}$ ) and 0.3 to 3.47 ( $\text{mg P g}^{-1}$ ) in the senescent for the species of the sites. The site with the highest reabsorption efficiency was El Churi (81.29% and 76.74%), followed by Santa Rosalía (53.88% and 51.44%) and finally, San Judas (37.06% and 20.14%). The C: N ratios increased in the senescent leaf, while the N: P ratios increased or decreased. The reabsorption of nutrients was different between the species and influenced by the environmental conditions of each site, which, given that the nutrients in arid areas are limited and decisive in the survival of the individual, it is proposed that it will have a role of great importance in the biogeochemical cycles.

## ÍNDICE GENERAL

	<b>Página</b>
APROBACIÓN .....	<i>i</i>
DEDICATORIA .....	<i>ii</i>
AGRADECIMIENTOS .....	<i>iii</i>
RESUMEN .....	<i>iv</i>
ABSTRACT .....	<i>v</i>
ÍNDICE DE FIGURAS .....	<i>viii</i>
ÍNDICE DE TABLAS .....	<i>ix</i>
INTRODUCCIÓN .....	1
I. ANTECEDENTES .....	3
I.1 Asimilación de nutrientes en las plantas .....	3
I.2 La senescencia .....	4
I.2.1 Definición y mecanismos bioquímicos causales .....	4
I.2.2 Mecanismos causales fisiológicos .....	7
I.2.3 Teorías ecológicas y diferencias entre formas de vida .....	8
I.2.4 Relación con el proceso de la reabsorción .....	10
I.3 Eficiencia de reabsorción .....	11
I.3.1 Definición y aspectos moleculares .....	11
I.3.2 Ecofisiología de la eficiencia de reabsorción .....	12
I.3.3 Cuantificación de la eficiencia de reabsorción .....	14
I.4 Estequiometría ecológica .....	15
I.4.1 Variación entre tejidos .....	16
I.4.2 Efectos climáticos .....	17
I.4.3 Estequiometría de la hojarasca .....	17
I.4.4 Homeostasis estequiométrica .....	18
II. JUSTIFICACION .....	20
III. HIPÓTESIS .....	21
IV. OBJETIVOS .....	22
IV.1 Objetivo general .....	22
IV.2 Objetivos específicos .....	22
V. MATERIALES Y MÉTODOS .....	23
V.1 Sitios de estudio .....	23
V.2 Tratamiento de las muestras .....	25
V.3 Análisis fisicoquímicos .....	27
V.4 Análisis estadístico .....	28
VI. RESULTADOS .....	29
VI.1 Relación de las concentraciones foliares con la disponibilidad en el suelo .....	29
VI.2 Nutrientes foliares .....	31
VI.3 Proporciones estequiométricas .....	36
VI.4 Nutrientes en distintos tipos de hoja y forma de vida .....	40
VI.5 Eficiencia de reabsorción sin el factor de corrección de pérdida de masa .....	44

VI.6	Eficiencia de reabsorción con el factor de corrección de pérdida de masa .....	46
VII.	DISCUSIÓN .....	51
VII.1	Especies dominantes .....	51
VII.2	Relación de las concentraciones foliares con la disponibilidad en el suelo .....	52
VII.3	Nutrientes en hojas .....	53
VII.4	Proporciones estequiométricas .....	57
VII.5	Nutrientes en distintos tipos de hoja y forma de vida .....	58
VII.6	Incorporación del factor de corrección de pérdida de masa .....	59
VII.7	Eficiencia de reabsorción con y sin el factor de corrección de pérdida de masa .....	60
VIII.	CONCLUSIONES .....	64
IX.	RECOMENDACIONES .....	66
X.	LITERATURA CITADA .....	67

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura</b>		<b>Página</b>
1	Cambios metabólicos a lo largo de la vida de la hoja de <i>Arabidopsis</i> .	6
2	Representación gráfica de la homeostasis	19
3	Mapa de localización de los sitios de estudio.	24
4	Representación del total de especies de cada sitio y las especies comunes.	26
5	Relación de la eficiencia de reabsorción de nitrógeno con la concentración en el suelo, para las especies correspondientes a El Churi en el año 2017.	29
6	Relación de la eficiencia de reabsorción de fósforo con la concentración en el suelo, para las especies correspondientes a El Churi en el año 2017.	30
7	Homeostasis estequiométrica de la relación carbono-nitrógeno (C:N).	30
8	Homeóstasis estequiométrica de la relación nitrógeno-fósforo (N:P).	31
9	Concentraciones foliares de nitrógeno en rancho El Churi.	33
10	Concentraciones foliares de fósforo en rancho El Churi.	34
11	Concentraciones foliares de nitrógeno en rancho Santa Rosalía.	34
12	Concentraciones foliares de fósforo en rancho Santa Rosalía.	35
13	Concentraciones foliares de nitrógeno en rancho San Judas.	35
14	Concentraciones foliares de fósforo en rancho San Judas.	36
15	Proporciones estequiométricas C:N en hojas verdes y senescentes de los sitios de estudio.	38
16	Proporciones estequiométricas N:P en hojas verdes y senescentes de los sitios de estudio.	38
17	Estequiometría C:N foliar verde y senescente de las especies comunes	39
18	Estequiometría N:P foliar verde y senescente de las especies comunes.	39
19	Eficiencia de reabsorción de nitrógeno sin el FCPM en los sitios de estudio.	45
20	Eficiencia de reabsorción de fósforo sin el FCPM en los sitios de estudio.	45
21	Reabsorción de nitrógeno con el FCPM en los sitios de estudio	47
22	Reabsorción de fósforo con el FCPM en los sitios de estudio.	47
23	Eficiencia de reabsorción de nitrógeno en especies comunes.	50
24	Eficiencia de reabsorción de fósforo en especies comunes.	50

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla</b>		<b>Página</b>
1	Listado de las especies dominantes en los sitios de estudio.	25
2	Media de las concentraciones para la hoja verde y la senescente de todas las especies de los sitios.	31
3	Concentraciones foliares promedio de nutrientes según la forma de vida en los tres sitios de estudio.	41
4	Proporciones estequiométricas de las formas de vida presentes en los sitios de estudio.	42
5	Concentraciones foliares según el tipo de hoja en los tres sitios de estudio.	43
6	Comparación de concentración foliar, factor de corrección de pérdida de masa (FCPM) y eficiencia de reabsorción (ER) con y sin considerar el factor de corrección, en El Churi, durante los años 2017 y 2018.	46
7	Eficiencia de reabsorción de las especies estudiadas en cada uno de los sitios.	48

## INTRODUCCIÓN

En las hojas de las plantas ocurren procesos propios como la fotosíntesis. El CO<sub>2</sub> del aire entra por medio de los estomas y con ayuda de otro componente importante, la luz, la cual es captada por los centros activos de clorofila y carotenos presentes en los cloroplastos, se lleva a cabo el proceso de la fotosíntesis y síntesis de carbohidratos. Mientras la clorofila se encarga de absorber ciertas longitudes de onda necesarias, los carotenos se encargan de disipar el exceso de energía, en forma de calor o en el fotosistema II en forma de fluorescencia, protegiendo a la planta contra la fotoinhibición (Smith *et al.*, 2007).

Mientras en las hojas ocurre la captación de carbono por medio de la fotosíntesis, en las raíces la absorción de otros nutrientes también necesarios para el crecimiento y desarrollo de los tejidos vegetales. Uno de los nutrientes que limitan el crecimiento de las plantas es el nitrógeno. En la naturaleza existen plantas no fijadoras y fijadoras de nitrógeno, estas últimas cuentan con nódulos en las raíces en los que habitan bacterias de los géneros *Rhizobium* o *Bradyrhizobium* que pueden captar y fijar el Nitrógeno (N) atmosférico. Sin embargo, este proceso es costoso en cuanto a requerimiento energético y podría estar limitado por fósforo (P), cuya disponibilidad está relacionada con la concentración en el suelo y la meteorización de la roca para lograr formas disponibles (Chapin *et al.*, 2011). En el caso de las no fijadoras, los nutrientes son aprovechados por las plantas una vez que los microorganismos del suelo, en presencia de humedad, los han descompuesto en sus formas inorgánicas (nitrato, nitrito, amonio) y es entonces que por medio del xilema llegan a donde la planta los requiere (Austin *et al.*, 2004).

La disponibilidad de nutrientes es un factor clave para el crecimiento y desarrollo del tejido vegetal y esto tiene un efecto con la producción primaria y el ecosistema. La relación nitrógeno-fósforo (N:P) en la planta, varía entre especies. El nitrógeno es utilizado para la síntesis de clorofila y proteínas como las que intervienen en la fijación del carbono en la fotosíntesis. El fósforo es componente esencial para la transferencia de energía en los seres vivos, por ello está presente en moléculas almacenadoras de energía (ATP, NADP<sup>+</sup>, NADPH<sup>+</sup>), además de ser un componente del material genético (ADN, RNA) y de membrana (fosfolípidos).

Por lo anterior, el mantener un estado adecuado de nutrición en la planta, juega un papel clave cuando las especies habitan en ambientes escasos de nutrientes o con poca humedad, en

los cuales la reabsorción de nutrientes puede ser una estrategia del organismo para mantener la mayor cantidad de nutrientes que requiere sus condiciones de crecimiento. Lo anterior indica que la reabsorción en plantas, la recuperación de nutrientes durante el proceso de senescencia de las hojas puede representar una estrategia importante para mantener la funcionalidad de las especies en regiones secas, y tener un papel clave en el ciclo de nutrientes de las comunidades y ecosistemas de zonas áridas.

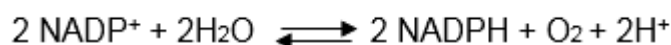
## I. ANTECEDENTES

### I.1 Asimilación de nutrientes en las plantas

Las plantas, como organismos autótrofos, obtienen su biomasa y energía a partir de la fotosíntesis, para la cual utilizan una fuente externa de energía, la luz solar. La luz del sol es el motor para la transferencia de energía mediante formas de resonancia y la oxidación-reducción de compuestos en la transferencia de electrones, presentes en la fotosíntesis (McKee y McKee, 2003).

En la fotosíntesis existen dos complejos fotoquímicos denominados fotosistema I y fotosistema II. El primero absorbe luz y produce un reductor fuerte capaz de reducir  $\text{NADP}^+$  y un oxidante débil; mientras que el segundo también absorbe luz, pero produce un oxidante muy fuerte capaz de oxidar agua y un reductor más débil que el producido por el fotosistema I. Ambos fotosistemas son física y químicamente diferentes, cada uno con su centro de reacción y están unidos por una cadena de transporte de electrones no cíclico (Pérez-Urria, 2009).

Durante la fotosíntesis, los dos fotosistemas acoplan la oxidación de las moléculas de agua impulsada por la luz a la reducción del  $\text{NADP}^+$  y se logra obtener la reacción global, (McKee y McKee, 2003):

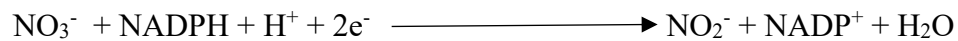


En la fase fotoquímica se produce la formación de ATP y NADPH, mientras que en la fase bioquímica el ATP y el NADPH son utilizados para fijar  $\text{CO}_2$  atmosférico y reducirlo para sintetizar carbohidratos ( $\text{CH}_2\text{O}_n$ ) (McKee y McKee, 2003). Todo este proceso se lleva a cabo en las hojas de la planta, sin embargo, otros nutrientes que son requeridos como N y P, es necesario que la planta pueda absorberlos por medio de las raíces o recuperarlos mediante reasignación interna o la reabsorción de nutrientes de las hojas senescentes.

Las plantas pueden absorber nitrógeno en diferentes formas según la disponibilidad y el gasto energético que representen. En la asimilación de nitrato antes de su incorporación a los procesos metabólicos éste es convertido a formas reducidas. El nitrógeno se absorbe principalmente en forma de ion nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) o de ion amonio ( $\text{NH}_4^+$ ). Para que el nitrógeno se incorpore al metabolismo es necesario que el nitrato se reduzca a nitrito por medio de la enzima



nitrito a amonio por medio de la enzima nitrito reductasa. La enzima nitrito reductasa actúa en el citosol, y utiliza NADPH como donador de electrones en la reacción:



El nitrito que resulta de su actividad catalítica es altamente tóxico por lo que se transporta al cloroplasto donde la enzima nitrito reductasa lo convierte en amonio, de acuerdo a la siguiente reacción:



Con esto el nitrógeno estará nuevamente disponible para su reincorporación al tejido vegetal en la clorofila y proteínas principalmente.

En la asimilación de fósforo por la planta éste no se reduce. Las raíces absorben el fósforo principalmente en forma de ion orto-fosfato primario ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ), o como orto-fosfato secundario ( $\text{HPO}_4^{2-}$ ), polifosfatos, ácido fítico y fitatos (sales del ácido fítico). Sin embargo, la solubilidad del fósforo se ve afectada por el pH del suelo. El fósforo puede ser absorbido por difusión o flujo de masas, siendo este último afectado por la disponibilidad de agua y la concentración de fósforo en el suelo, por lo que la difusión es el principal mecanismo de absorción de fósforo del suelo (Fernández, 2007).

El nitrógeno y el fósforo del suelo pueden mantener una relación positiva debido a que la interacción de estos nutrientes puede aumentar la solubilidad del fósforo por procesos de nitrificación en suelos alcalinos. Por lo que el nitrógeno tiene influencia directa en la asimilación del fósforo, y cuando el nitrógeno es adsorbido en forma de amonio, se absorben más cationes que aniones por que la planta segrega protones y disminuye el pH del suelo, lo que favorece la absorción de fósforo (Fernández, 2007).

## **I.2 La senescencia**

### **I.2.1 Definición y mecanismos bioquímicos causales**

La senescencia es el último proceso de la ontogenia de la hoja donde ocurre el desmantelamiento celular (Lim *et al.*, 2007). En las plantas existen dos tipos de senescencia: la senescencia mitótica o replicativa y la senescencia post-mitótica. La primera se lleva a cabo en tejidos meristemáticos

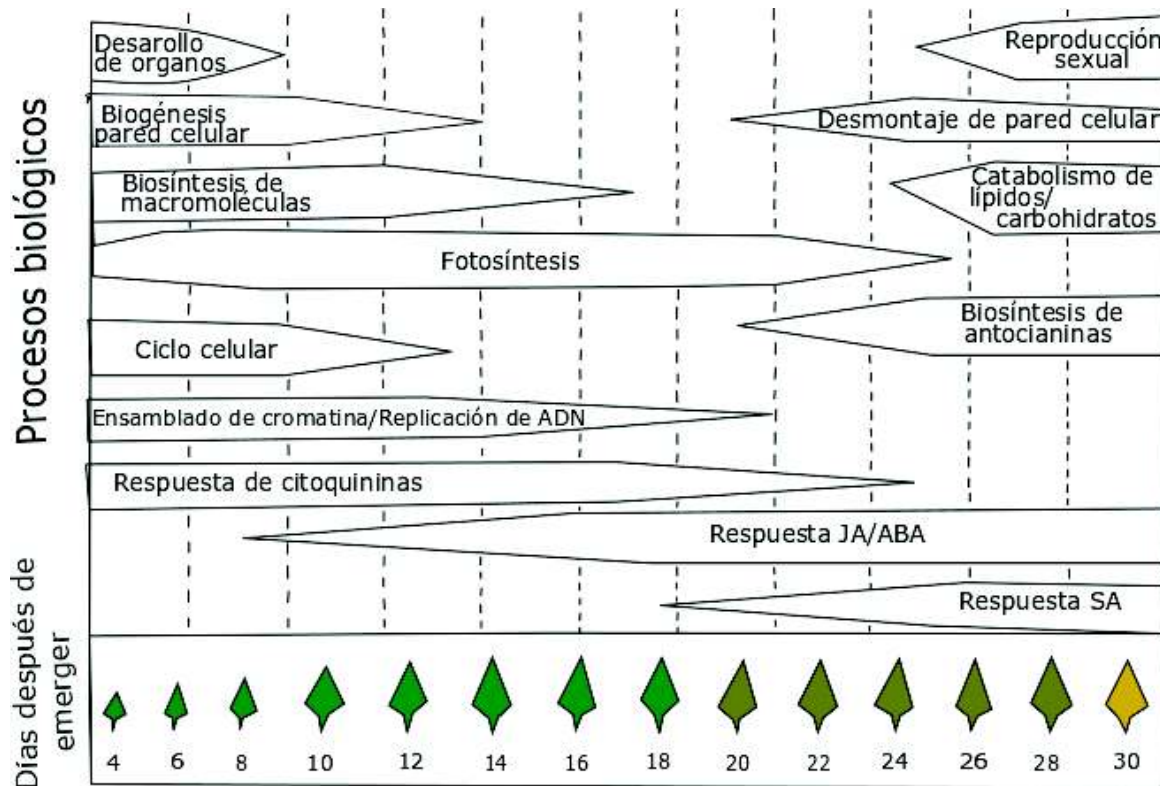
al detener la replicación de estos; mientras que la segunda, ocurren en hojas y pétalos de flores después que la diferenciación y maduración celular ha sido completada y se activa una degeneración programada y mediada por expresión génica y cambios en el metabolismo, influenciada por factores externos (Woo *et al.*, 2019). Esto hace que el proceso de la senescencia sea complejo, multifactorial y tenga repercusiones tanto fisiológicas para el individuo, como ecológicas para la comunidad de especies.

Los primeros organelos en ser afectados durante la senescencia son los cloroplastos, donde se encuentran los centros activos de la fotosíntesis: los núcleos de clorofila-carotenos. La clorofila es reabsorbida por la planta y la hoja adquiere el color amarillo-naranja característico de las hojas senescentes (Fleck, 1983; Havé, 2016). La actividad metabólica transita de anabólica a catabólica, por consiguiente, la asimilación de carbono y la síntesis de carbohidratos disminuyen conforme los cloroplastos son degradados (Woo *et al.*, 2019), sin embargo, las células mantienen su función hasta el final de la senescencia, donde el último organelo en ser afectado es el núcleo y los tejidos vasculares que conectan a la hoja con el resto de la planta para asegurar así la recuperación de los nutrientes reabsorbidos.

Se ha detectado que dentro de la vacuola existe una gran cantidad de proteasas asociadas a la senescencia, lo que podría suponer que la degradación de los cloroplastos podría ocurrir dentro de vacuolas líticas, donde proteínas como la RuBisCO (ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa) son fragmentadas después de la oxidación en presencia de especies reactivas de oxígeno (Feller *et al.*, 2008). Otro organelo afectado durante la transición de la senescencia son las mitocondrias. Dentro de las mitocondrias se lleva a cabo múltiples reacciones metabólicas encargadas de la generación de energía de la célula, mediante la respiración celular y producción de ATP, pero durante la senescencia, la mitocondria sufre alteraciones metabólicas y es la encargada de realizar el catabolismo selectivo de aminoácidos y ácidos grasos para optimizar la redistribución de N y otros nutrientes, sin embargo, la producción de energía no se ve afectada hasta el final de la senescencia debido a una conexión inter-mitocondrial que le permite mantener su integridad (Woo *et al.*, 2019).

El metabolismo de la senescencia puede variar dependiendo de si se trata de la etapa inicial (reversible) o la etapa final (irreversible) (Hörtensteiner y Feller, 2002). A pesar de que en ambas se lleva a cabo el desmantelamiento celular y parte de su reabsorción, este influye de

diferente manera en la hoja. Enzimas involucradas en las reacciones del estroma (la RuBisCo, glutamina sintetasa y glutamato sintetasa), tienden a degradarse más rápidamente mientras las clorofilas se observan todavía intactas, después de la degradación de las clorofilas el catabolismo de estas mismas enzimas se vuelve más lento (Roulin y Feller, 1997). Existen los genes asociados a la senescencia temprana y a la senescencia tardía que separan a estas dos etapas.



**Figura 1.** Cambios metabólicos a lo largo de la vida de la hoja de *Arabidopsis*. Durante el desarrollo ocurren procesos anabólicos, mientras que, durante el proceso de la senescencia se ven involucrados procesos catabólicos como la respuesta de fitohormonas JA/ABA (ácido jasmónico/ácido abscísico) lo que conlleva a la activación de genes con efecto proteolítico (JA) y capaz de provocar la abscisión de las hojas y producción de etileno (ABA). La presencia de SA (ácido salicílico) afecta la síntesis de otros reguladores de la senescencia como el etileno (Jordán y Casaretto, 2006). Tomado de Woo *et al.*, 2019.

El desencadenante final de la muerte celular durante la senescencia, son las especies reactivas de oxígeno. Lo anterior sucede cuando los mecanismos antioxidantes disminuyen y especies reactivas de oxígeno ( $HO^{\cdot}$ ,  $H_2O_2$ , etc.) provocan estrés oxidativo que irreversiblemente

conducirá a una muerte celular como final de la senescencia. Después, ocurre la abscisión, es decir, el desprendimiento del órgano (hoja o fruto) de la planta, mediante la disolución de un grupo de células especializadas (carentes de lignina en su pared celular, más pequeñas y con el protoplasma más denso) localizadas en el peciolo en las hojas y en el pedúnculo en frutos (Trippi, 1992).

Por lo anterior, es posible apreciar que las manifestaciones bioquímicas durante la senescencia están coordinados a cambios en la estructura celular, metabolismo y expresión de genes (Gan y Amasino, 1997; Hörtensteiner y Feller, 2002). El cambio más significativo es el remplazo de la asimilación de carbono por la degradación de cloroplastos, ricos en proteína (alrededor del 70% del contenido de la hoja), además de otras macromoléculas como membranas lipídicas y material nuclear donde muchos de los nutrientes obtenidos como resultado de este catabolismo son reabsorbidos y reciclados, ayudando a mantener la homeostasis de la planta (Noodén *et al.*, 1997).

### **I.2.2 Mecanismos causales fisiológicos**

La senescencia en las plantas no ocurre como efecto único de la edad de la hoja. La edad de la hoja es el mayor controlador de la senescencia, sin embargo, es susceptible a factores exógenos y endógenos que desencadenan este proceso. Entre los procesos endógenos se encuentran las señales hormonales. El etileno es una de las hormonas responsables de la maduración en la planta, es un regulador positivo de la senescencia y también se ven involucrados otros cambios metabólicos relacionados con el balance de crecimiento y desarrollo de la hoja y cambios en el ritmo circadiano que experimenta la hoja a lo largo del día por efecto de la luz y ayuda a la planta a diferenciar la longitud de los días. Cambios en el ritmo circadiano influye en procesos como la fotosíntesis y la floración (Kim *et al.*, 2016). Los cambios exógenos hacen referencia a la disponibilidad de agua, dado que el estrés hídrico genera una senescencia temprana (Estiarte y Peñuelas, 2015), los regímenes de luz en el rojo y rojo lejano, las vías de señalización de la luz que tienen una importante influencia en la senescencia de la hoja y son captados por los fitocromos, y cambios en la temperatura (Woo *et al.*, 2019). La secuencia de muerte celular

programada puede desencadenarse, además, por factores como enfermedades, estrés ambiental y desbalances metabólicos y hormonales.

### **I.2.3 Teorías ecológicas y diferencias entre formas de vida**

El tiempo de vida transcurrido entre la formación de la hoja hasta su senescencia se relaciona con diversos factores que se mencionan a continuación: 1) área foliar específica (AFE) y masa foliar específica (MFE), el AFE hace referencia a el área de la hoja producida por peso seco, mientras que masa foliar específica (o peso foliar específico) es el inverso de AFE. AFEs altas están relacionadas con menor tiempo de vida en la hoja y mayor concentración de nitrógeno, representan hojas más delgadas y grandes, que permiten captar una mayor densidad de flujo de fotones y mantienen una relación positiva con la fotosíntesis. Por el contrario, hojas con altas MFE están relacionadas con plantas de lento crecimiento (Poorter y Remkes, 1990) y hojas de vida larga, generalmente relacionadas a baja productividad (Hikosaka, 2004). MFE es sensible a las condiciones ambientales como la disponibilidad de luz, ya que, las hojas expuestas tienden a acomodar más cloroplastos por unidad de área (Terashima *et al.*, 2001; Oguchi *et al.*, 2003). 2) concentración de N, existe una relación positiva entre la capacidad fotosintética y el contenido de N de la hoja, esto se debe a que aproximadamente la mitad del contenido de este nutriente se encuentra invertido en proteínas fotosintéticas como la RuBisCO, la enzima encargada de fijar los sustratos ya sea en la fotosíntesis (CO<sub>2</sub>) o la fotorrespiración (O<sub>2</sub>) (Evans, 1989; Poorter y Evans, 1998). La tasa fotosintética puede verse afectada por la distribución de N, la actividad de las enzimas fotosintéticas y la conductancia para la difusión de CO<sub>2</sub> del aire a los cloroplastos, además la deficiencia de este nutriente puede acelerar la senescencia de la hoja, por lo que su concentración y la capacidad fotosintética están inversamente correlacionados con el tiempo de vida de la hoja (Makino *et al.*, 1983, Makino *et al.*, 1985; Guitman *et al.*, 1991); y 3) Forma de vida y especie influyen en el tiempo de vida de la hoja, la cual varía entre ellas, p.ej. las hierbas anuales y muchos árboles tropicales producen mayoritariamente sus hojas durante la época de crecimiento (Kikuzawa, 2003), mientras que muchos arbustos y árboles de hoja caducifolia producen sus hojas simultáneamente al comienzo de la temporada de lluvias (Kikuzawa, 1983). Las especies perennes suelen alojar mayor cantidad de N en proteínas y también se ha visto que hierbas perennes como *Polygonum cuspidatum* pueden alterar la asignación de N dependiendo

del tiempo de germinación, ya que durante la germinación temprana de esta planta puede haber mayor asignación de nitrógeno a proteínas de la pared (Onoda *et al.*, 2004). Aspectos como los anteriores hacen referencia a los costos de producción de la hoja y a diferentes estrategias ecológicas que las especies han desarrollado como parte de su supervivencia.

La senescencia ocurre cuando los costos de producción, que se refieren a el costo energético y nutricional para producir una hoja (Wright, 2004), han sido recuperados por la planta (Merino *et al.*, 1982). Existen diversos métodos con los que puede ser estimado, el primero, es basado en la relación entre la respiración y la velocidad de crecimiento la intercepción de dicha relación indica la eficiencia del uso de glucosa para la conversión a biomasa (Merino *et al.*, 1982); y el segundo, es evaluando los costos de construcción de la hoja mediante la composición química o determinando el calor de combustión (McDermitt y Loomis, 1981). Altas cantidades de compuestos de C como sustancias de defensa en las hojas o fenoles (Coley *et al.*, 1985), están relacionados con compuestos recalcitrantes y mayores costos de construcción, lo que hace que las hojas con menor capacidad fotosintética requieran una duración más larga para cubrir los costos de su construcción (Merino *et al.*, 1982). Por el contrario, las hojas de vida corta que invierten principalmente en proteínas asociadas a una mayor capacidad fotosintética, les permite recuperar en menor tiempo, los costos de inversión que la planta efectuó. Por tanto, la economía de costos de construcción nos muestra cómo diversas estrategias ecofisiológicas se asocian con la longevidad o duración de las hojas, antes de llegar al proceso de la senescencia.

El recambio de hojas en el dosel, desde que son producidas, hasta que senescen y caen, está fuertemente influenciado por el N y los procesos fotosintéticos. Según lo reportado por Hikosaka (2004) “cuando el recambio de la hoja se encuentra en un estado estable, la proporción de producción de biomasa con respecto a la absorción de N es igual a la proporción de caída de hojarasca, la pérdida de N es el inverso de la concentración de nitrógeno en las hojas muertas”. Es decir, la biomasa producida es igual a la biomasa perdida y el nitrógeno absorbido es equivalente al perdido en la hoja senescente.

Así pues, el proceso de la senescencia es necesario para la planta y de causa multifactorial. Mediante la senescencia, es posible que la planta renueve sus hojas, una vez que estas ya no son fotosintéticamente rentables (al igual que flores o frutos una vez que estos han

sido polinizados o dispersados), permitiendo de esa manera la movilización y conservación de nutrientes como parte del ciclo interno de la planta, que le permite cumplir con sus requerimientos nutricionales y llevar a cabo múltiples procesos biológicos.

La síntesis de tejidos a partir de los nutrientes reabsorbidos es más económica para la planta, que los construidos a partir de los nutrientes absorbidos del suelo (Wright y Westoby, 2003). Nutrientes como el P pueden ser más fácilmente exportados como formas inorgánicas desde las hojas senescentes, que hidrolizados y transportados desde las raíces, mientras que el N posiblemente sea principalmente transportado en forma de aminoácidos que otras formas de movilización más costosa (Chapin y Kedrowski, 1983).

#### **I.2.4 Relación con el proceso de la reabsorción**

Los nutrientes reabsorbidos durante el proceso de la senescencia son transportados a otros órganos dependiendo de la forma de vida. En plantas anuales los nutrientes se transportan e invierten principalmente en las semillas; mientras que en plantas perennes retornan a las raíces donde son almacenados como reservorio para la producción de flores y semillas en la siguiente estación. Por lo que, la eficiencia en el uso de nutrientes está influenciada por la forma de vida de la especie (Woo *et al.*, 2019).

Una vez absorbidos los compuestos orgánicos en las hojas éstas caen al suelo en forma de hojarasca, que, con ayuda de los microorganismos del suelo y en presencia de humedad suficiente, los compuestos orgánicos presentes en las hojas son transformados a formas inorgánicas como nitratos, nitritos y amonio, consecuencia del metabolismo de degradación de las bacterias, por lo que pueden ser nuevamente absorbidos por las plantas (Smith *et al.*, 2007). La velocidad con la que este proceso ocurre está relacionada directamente con la calidad de la hojarasca es decir la cantidad de compuestos lábiles y de fácil degradación que contenga (como lo son los compuestos nitrogenados) en comparación a los compuestos recalcitrantes tales como la lignina (Chávez-Vergara, 2018; Wright, 2004).

La calidad de la hojarasca en el suelo se relaciona fuertemente con su fertilidad. La concentración de nutrientes determina la calidad de la hojarasca que funciona como factor limitante en la fertilidad del suelo (Cornwell *et al.*, 2008). Una concentración mayor de

nutrientes en la hojarasca contribuirá a su mayor concentración en el suelo, los que una vez mineralizados, pueden ser recuperados por las distintas especies de plantas presentes en un sitio (Hobbie, 2015).

### **I.3 Eficiencia de reabsorción**

#### **I.3.1 Definición y aspectos moleculares**

La eficiencia de reabsorción hace referencia al porcentaje de nutrientes totales que regresan a la planta antes de la escisión de la hoja (Killingbeck, 1996). Los nutrientes no son igualmente reabsorbidos por la planta, el N es el elemento mayormente removido de la hoja durante la senescencia al igual que el potasio, sus concentraciones pueden llegar a disminuir más del 80%. De igual forma las concentraciones de Zn, Cu, Fe, S, Cr, P y Mo suelen llegar a disminuir en más del 40%, mientras que las concentraciones elementales de Ni, Mg, Na, Co, Mn y Ca se reabsorben en menos del 20%. La disminución del contenido de C se estima alrededor del 30% y esto se debe principalmente a que el mayor contenido de C se encuentra en la pared celular pobremente hidrolizada durante la senescencia (Himelblau y Amasino, 2001). Por tanto, la eficiencia de reabsorción de un elemento nos da una estimación sobre la importancia de éste para la planta y su disponibilidad en el medio.

Los nutrientes en la hoja senescente son transportados a través del floema y redirigidos a otra parte de la planta (Hill, 1980). Dentro de la movilización de nutrientes en la hoja senescente se involucran una gran cantidad de genes con potencial en la movilización de nutrientes (Himelblau y Amasino, 2000). Se han identificado proteínas en la membrana plasmática que podrían tener un papel en la movilización. Estos transportadores son capaces de mover elementos como Cu, Fe, K, P y S. Se estima que la movilización de nutrientes comienza en los márgenes distales y que los nutrientes atraviesan la parte inferior de la hoja antes de salir (Himelblau y Amasino, 2001).

El N y el P son los macronutrientes más limitantes para la productividad, por lo que son los más estudiados. En el caso del N, la tasa de senescencia y movilización en la hoja está relacionado con el estado nutricional de la planta (Crafts-Brandner *et al.*, 1998; Ono *et al.*, 1999). El N es reabsorbido en forma de aminoácidos, pequeños péptidos, amonio, urea y nitrato.



En las plantas donde el nitrato no es un limitante, este es almacenado en grandes cantidades en las vacuolas para posteriormente ser removidos en forma de N inorgánico, por transportadores inducidos durante la senescencia de los tejidos (Bohner *et al.* 2015). Los cloroplastos son los primeros organelos en ser degradados pero el N de los ácidos nucleicos también es recuperado durante el proceso de reabsorción en la senescencia. Por otro lado, no existen muchos estudios en cuanto a los mecanismos moleculares llevados a cabo durante la senescencia en cuanto a la reabsorción del fósforo. Se ha reportado que la forma en la que este elemento es movilizado es mayormente en forma de  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$  (Koontz y Biddulph, 1957).

Por tanto, la eficiencia de reabsorción tiene como finalidad la recuperación de nutrientes de las hojas más viejas. En la reabsorción se involucra una gran cantidad de mecanismos tanto genéticos como moleculares, los cuales responden a distintos factores como el estrés o la edad de la hoja. Dependiendo de la etapa (reversible) en la que se encuentre la senescencia, la hoja puede ser recuperada si se vuelve a las condiciones idóneas aun cuando la mayor parte de las clorofilas hayan sido desmanteladas (Zavaleta-Mancera *et al.*, 1999).

### **I.3.2 Ecofisiología de la eficiencia de reabsorción**

Cabe mencionar que, el calentamiento global puede afectar los patrones de reabsorción conocidos. El clima es un factor determinante en la eficiencia de reabsorción por lo que resultaría interesante estudiar posibles escenarios en los que la precipitación o la temperatura cambiara y la forma en que esto impactaría a este importante proceso en el reciclaje de nutrientes. Por lo anterior es posible suponer cambios en la disponibilidad de nutrientes, que podrían afectar la economía de nutrientes en las hojas de los ecosistemas terrestres (Ordoñez *et al.*, 2009; Schmidt *et al.*, 2011).

La reabsorción varía con la latitud, precipitación media anual, temperatura media anual, concentración de  $\text{CO}_2$ , forma de vida y entre especies de un mismo ecosistema (Yuan y Chen, 2009). Las causas de las diferencias de reabsorción en un mismo ecosistema podrían estar ligadas a las formas disponibles de los nutrientes en el suelo, la competitividad por los mismos entre las especies y la fisiología de la planta. Se estima que cambios en la temperatura, debidos al cambio climático, podrían ocasionar cambios en la reabsorción en las plantas (Aerts, 2007).

La reabsorción de nutrientes en la hoja es un importante mecanismo de conservación de nutrientes regulado por condiciones climáticas y disponibilidad de nutrientes en el suelo (Yan *et al.*, 2018). Tanto la eficiencia de reabsorción del nitrógeno (ERN), como la eficiencia de reabsorción de fósforo (ERF) decrecen con el incremento de la temperatura media anual (TMA) pero incrementan con la latitud. El clima es capaz de explicar entre el 12 y el 29% de las variaciones en la ERN y la ERF respectivamente (Yan *et al.*, 2018).

Se ha visto en diversos estudios que la reabsorción entre las formas de vida varía. La ERN es más baja en árboles que arbustos, en coníferas la ERN y la ERF suele ser más elevadas que en especies de hoja ancha. En las especies perennes se observa mayor ERF que en las especies caducifolias, por lo general, la ERN está negativamente relacionada con la disponibilidad de este nutriente, pero no se ha encontrado relación con la ERF y su disponibilidad en el suelo. (Yan *et al.*, 2018).

La proficiencia de reabsorción, el porcentaje de nutrientes que queda en las hojas senescentes (Killingbeck, 1996), influye directamente en la circulación de nutrientes en el suelo. La cantidad de compuestos de baja degradación como la lignina y los fenoles, que contenga la hoja también impacta de manera directa en el reciclaje de nutrientes, pues hace más lenta su descomposición en el suelo (Carrera *et al.*, 2005; Vargas *et al.*, 2006). En hojas longevas y con mayor masa foliar específica (MFE), con gran cantidad de compuestos fenólicos, puede ocurrir la precipitación de proteínas antes de que se lleve a cabo la hidrólisis, lo que como consecuencia reduce la reabsorción de nutrientes (Aerts & Chapin, 1999) y aumenta la proficiencia.

Se ha observado que, en algunas especies de plantas del Desierto Sonorense, las concentraciones foliares de N son especialmente altas (Castellanos *et al.*, 2018), mientras que las concentraciones de nutrientes en suelo suelen ser más bajas y distribuidas de manera heterogénea. La distribución de nutrientes en los parches de vegetación, resultan de condiciones de microclima y aporte de materia orgánica, formando islas de fertilidad las cuales tienen un mayor contenido de nutrientes (Celaya-Michel *et al.*, 2011). Además, la distribución de nutrientes puede variar entre áreas sin perturbación y perturbadas como en el caso de las praderas de zacate buffel (*Cenchrus ciliaris*). En este caso en particular, se ha observado una menor concentración de N en suelo en las praderas de buffel, que podría deberse a la pérdida potencial de nutrientes por pastoreo de ganado (Celaya-Michel *et al.*, 2015).

El agua es un factor limitante para el crecimiento de las plantas en el Desierto Sonorense. Debido a esto, la reabsorción de nutrientes podría ser el mecanismo prioritariamente utilizado, dado que la absorción de nutrientes después de la descomposición de la hojarasca y mineralización de los nutrientes se vería limitada a períodos en que el agua esté disponible. La reabsorción puede movilizar dichos nutrientes de manera más rápida y eficiente, sin esperar a la época de lluvias en pleno.

### **I.3.3 Cuantificación de la eficiencia de reabsorción**

Las concentraciones de nutrientes foliares tienen un papel importante en la fotosíntesis y ciclos de nutrientes. Durante la senescencia la cantidad de nutrientes que regresa a la planta puede ser cuantificado si conocemos la eficiencia de reabsorción de nutrientes, mediante la proporción del grupo de nutrientes foliares en hojas maduras que son reabsorbidos y la capacidad de reabsorción de cada nutriente en particular (Lü y Han, 2010).

Existen diversas ecuaciones para determinar la reabsorción de las hojas, las cuales varían en la cantidad de variables que utilizan para corregir o no los cambios en la masa foliar específica con la senescencia. Lü y Han, (2009) reportaron la eficiencia de reabsorción como:

$$RE = (1 - Nusen/ Nuver) \times 100,$$

donde Nusen y Nuver hacen referencia a la concentración de nutrientes (N ó P) en la hoja. Por otro lado, Vergutz *et al.* (2012), introdujeron un factor de corrección de pérdida de masa en la ecuación, con el cual se cuantifica la cantidad de masa perdida durante la senescencia a través del peso foliar específico de la hoja verde y senescente. La fórmula de Vergutz *et al.* (2012) es:

$$RE = [(1 - (Nusen/Nuver) \cdot (FCPM))] \cdot 100$$

donde Nusen y Nuver se definieron antes y FCPM es el factor de corrección de masa de la hoja verde y la hoja senescente (Vergutz *et al.*, 2012). Esta fórmula resulta más apropiada para estimar la reabsorción de las especies por la cantidad de compuestos solubles carbonados que son reabsorbidos durante la senescencia (Aerts, 1996).

Diversos autores han reportado eficiencias de reabsorción globales más o menos similares a partir de diversos metaanálisis. Yuan y Chen (2009) obtuvieron porcentajes de

reabsorción relacionándolos con variables como la latitud, temperatura y precipitación, que indicaban patrones geográficos de conservación de nutrientes. Las medias encontradas fueron 46.9% para N y 53.5% para P. Vergutz *et al.* (2012) reportó valores de 62.1% para N y 64.9% para P y Yan, *et al.* (2018) más recientemente, encontró medias de reabsorción de 48.4% para N y 53.3% para P, aunque observó variaciones que iban desde el 22 al 32% dependiendo de los grupos funcionales, clima y disponibilidad en el suelo. Cabe mencionar que Vergutz *et al.* (2012) y Yan, *et al.* (2018) utilizaron la misma ecuación, por lo que respecta a la diferencia temporal de las publicaciones podría considerarse una nueva variable además de las ya mencionadas: el tiempo.

Los nutrientes como el N y P en las plantas mantienen proporciones elementales características para cada especie. Estas proporciones elementales, por ejemplo C:N o N:P se han denominado proporciones estequiométricas en las plantas (Sternner y Elser, 2002).

#### **I.4 Estequiometría ecológica**

Al flujo y proporciones de nutrientes en su forma elemental (C:N, C:P, N:P) en las hojas de la planta y el suelo y su relación con otras especies y el medio abiótico, se le conoce como estequiometría ecológica (García-Trejo, 2012; Sternner y Elser, 2002). Las proporciones pueden variar de una región a otra y entre especies, pero en general los valores de C:N oscilan en un intervalo que va desde 60:1 hasta 15:1 en análisis globales (Smith *et al.*, 2007) y valores que oscilan entre 14:1 y 22:1 para proporciones de N:P en plantas de desiertos del norte de China (Han *et al.*, 2005).

Las proporciones estequiométricas pueden ser afectadas por diversos factores externos e internos. Entre los externos se encuentra el clima, la disponibilidad de agua y la concentración de CO<sub>2</sub>. Entre los factores internos, la edad de la planta (plantas jóvenes suelen ser más abundantes en fósforo) y el contenido de nutrientes asignado para cada órgano de la planta que determina las proporciones asignadas para C, N y P durante el crecimiento. Sin embargo, al ser las plantas la base de la cadena alimenticia, una parte de estos nutrientes se perderá por herbivoría (Sternner y Elser, 2002).

Así, las proporciones estequiométricas de C:N:P varían en las plantas y suelos de los ecosistemas. Cambios en las proporciones estequiométricas son influenciadas por la abundancia de agua, el clima y el incremento de CO<sub>2</sub> en el ambiente, al incidir sobre los procesos fisiológicos en las plantas y biomasa microbiana e intemperismo en el suelo (Sardans *et al.*, 2012). En el caso de las especies en zonas áridas y semiáridas, se han realizado experimentos en los cuales tras someter las plantas bajo adición de N y agua los niveles de nutrientes en las hojas verdes aumentaron en N pero no afectaron la concentración de P (Lü y Han, 2010). También se modifica la estequiometría en las hojas durante su desarrollo y senescencia, por lo suelen variar entre las mismas hojas de la planta, es decir la relación C:N:P entre la hoja verde, la senescente y la hojarasca puede no ser la misma. La reabsorción diferencial de N y P, modifica el porcentaje de nutrientes que regresan al suelo, lo cual modifica las proporciones estequiométricas disponibles para los microorganismos en el suelo, encargados de mineralizarlos para poder ser reabsorbidos nuevamente por las plantas una vez se presenten las condiciones favorables de crecimiento.

#### **I.4.1 Variación entre tejidos**

Durante el crecimiento de la planta su estequiometría cambia conforme madura. Desde que emerge de la semilla y es una planta joven la proporción nutriente: P son bajas, debido a que la velocidad de crecimiento es alta y requiere de moléculas de transferencia de energía ricas en P (ATP, ADP, etc.) y mantener la constante demanda de energía y síntesis de diversas moléculas. La proporción C:N está mayormente controlada por el enriquecimiento de estructuras de C las cuales son requeridas en la estructura de los tejidos. Las concentraciones de N y P incrementan con el desarrollo de la planta, sin embargo, las concentraciones de P aumentan más rápido que las de N (Ågren, 2008). Por lo tanto, las proporciones N:P entre los tipos de tejidos pueden cambiar con la edad y la temporada de crecimiento, debido a la rápida expansión foliar (Ågren, 2008).

#### **I.4.2 Efectos climáticos**

El clima es un importante controlador en el crecimiento de la planta. Los cambios inducidos por el clima y la disponibilidad de nutrientes no son los mismos, debido a que ambos modifican la respuesta de las plantas de manera diferente (Ågren, 2008). Los factores climáticos, por ejemplo, la temperatura puede aumentar la tasa fotosintética (Kumarathunge *et al.*, 2019), lo cual tiene repercusión directa sobre la síntesis de proteínas y consiguiente relación C:N (Ingestad y Ågren, 1995) y el valor óptimo de la proporción N:P (Ågren, 2004). Diversos estudios han mostrado que la proporción N:P aumenta con la temperatura, sin embargo, la relación con la precipitación no está totalmente esclarecida. En los trópicos se observan patrones estacionales donde las proporciones foliares N:P disminuyen con la estación seca (Townsend *et al.*, 2007).

#### **I.4.3 Estequiometría de la hojarasca**

Una vez que las hojas verdes senescen las proporciones estequiométricas dependen directamente de la planta. Las proporciones N:P en la hoja senescente es un reflejo de las necesidades de la planta (Chapin y Kedrowski, 1983) y de la disponibilidad en el suelo, y se han encontrado proporciones altas para el nutriente limitante (Kobe *et al.*, 2005). Las proporciones en la hoja senescente están fuertemente relacionadas con la eficiencia de reabsorción de las especies para el nutriente mas limitante, por lo que las proporciones entre la hoja verde y la senescente pueden variar.

Las concentraciones de nitrógeno en hojas verdes, así como su eficiencia de reabsorción, pueden afectarse por la edad del suelo. En suelos jóvenes las concentraciones de nutrientes en hojas maduras y senescentes son menores a la media pero la eficiencia de reabsorción es mayor, mientras que, las hojas senescentes de plantas que habitan suelos de mediana edad mostraron en cambio, concentraciones por encima de la media en plantas con asociación micorrícica arbuscular y en algunos casos con las no-micorrizada la eficiencia de reabsorción se mostró por debajo de la media, y lo mismo sucedió en suelos antiguos (Hayes *et al.*, 2014). La estequiometría del suelo también puede estar influenciada con la calidad química de la hojarasca, pH, plantas, microorganismos y agentes quelantes (Griffiths *et al.*, 2000; Zhong *et al.*, 2017). La actividad microbiana, sin embargo, puede estar limitada por la concentración de C,

N o P disponible dependiendo del tipo de suelo, el manejo y la vegetación. Por tanto, la descomposición de la materia orgánica es un proceso clave en el funcionamiento del ecosistema del suelo y el ciclo de nutrientes.

Las proporciones estequiométricas en la hoja verde y senescente son diferentes a las del suelo. Conforme la senescencia avanza la relación C:N aumenta, debido a la reabsorción de elementos nitrogenados (Trippi, 1992). La estequiometría de la hoja senescente cambia respecto a la hoja verde debido al proceso de reabsorción.

#### **I.4.4 Homeostasis estequiométrica**

La homeostasis es la capacidad de los organismos de mantener las mismas proporciones de nutrientes independientemente de la disponibilidad en el medio. Existen dos tipos de organismos, homeostáticos y no homeostáticos, es decir, los primeros son organismos que no dependen del medio, generalmente organismos heterótrofos, sin embargo, tienen en ocasiones pequeñas variaciones debido a la época de crecimiento o reproducción. Los organismos no homeostáticos dependen de la disponibilidad de nutrientes en el medio para mantener sus proporciones, o modificarlas en proporción directa con la abundancia de ellos, por lo que generalmente son organismos autótrofos (Christian *et al.*, 2008; Sterner y Elser, 2002).

Es posible saber el grado de homeostasis entre el consumidor y su sustrato mediante la siguiente fórmula (Sterner y Elser, 2002):

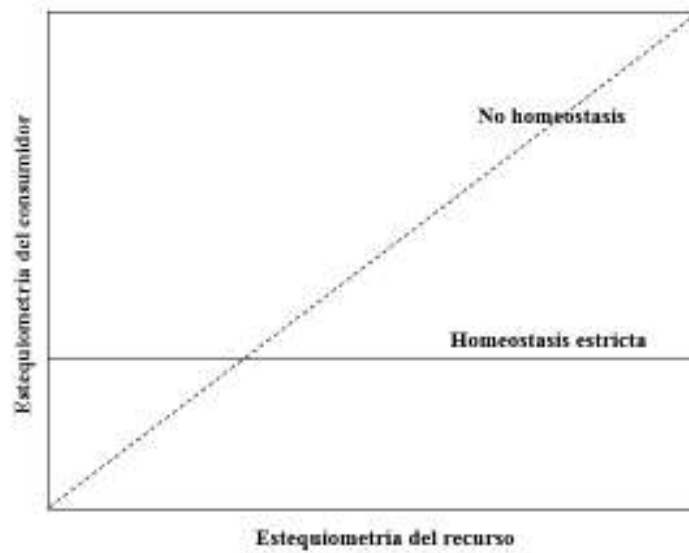
$$\text{Log}(y) = \log(c) + \frac{\log(x)}{H}$$

$$H = 1/m$$

Donde “y” es la estequiometría del consumidor, “x” es la estequiometría del recurso, “c” es una constante y “H” es el coeficiente de regulación homeostática y se obtiene a partir del cociente entre 1 y la pendiente de la ecuación de la recta. Es posible tener una interpretación gráfica de la fórmula anterior (Figura 2) donde se observa que cuando H tiende a infinito la pendiente de la gráfica es cero, lo que se puede interpretar como una homeostasis estricta, mientras que,

cuando la pendiente es diferente de cero entonces, no presenta homeostasis por lo que la disponibilidad de recursos se refleja en el consumidor (Sterner y Elser, 2002).

Como consecuencia, las plantas, en particular en zonas áridas en donde los nutrientes en el suelo son escasos, la disponibilidad de agua para obtenerlos del suelo escasa, variable y azarosa, y la disponibilidad y estequiometría diferente durante el proceso de senescencia, hemos propuesto los siguientes planteamientos.



**Figura 2.** Representación gráfica de la homeostasis.



## **II. JUSTIFICACION**

Comprender la relación estequiométrica de C:N:P entre la hoja verde, la senescente y el suelo poco conocida en especies de zonas áridas, en particular la eficiencia de reabsorción de los nutrientes y las modificaciones estequiométricas durante la senescencia de diferentes especies del Desierto Sonorense.

### **PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN**

¿Son las altas concentraciones de nitrógeno y fósforo en las hojas debidas a una alta eficiencia de reabsorción o a la mayor disponibilidad de los nutrientes en el suelo para las plantas del Desierto Sonorense?

### **III. HIPÓTESIS**

La eficiencia de reabsorción es la causa de las altas concentraciones de nitrógeno y fósforo en las hojas de las especies estudiadas en el Desierto Sonorense, debido a que la disponibilidad del suelo es baja, lo que hace a las plantas menos dependientes de la disponibilidad del medio ambiente.

## **IV. OBJETIVOS**

### **IV.1 Objetivo general**

Determinar el contenido, la estequiometría y reabsorción de C, N y P en diferentes especies de plantas del Desierto Sonorense en la región central de Sonora.

### **IV.2 Objetivos específicos**

- Determinar el contenido y la estequiometría de C, N y P en hojas verdes de diferentes especies de plantas de la región del centro de Sonora.
- Conocer el contenido y las proporciones estequiométricas de C, N y P en hojas senescentes de las mismas especies
- Conocer las diferencias de la reabsorción de nutrientes en las hojas de las diferentes especies estudiadas y posibles cambios en sus relaciones estequiométricas (C:N, C:P, N:P)
- Establecer las relaciones estequiométricas y homeostáticas entre diferentes especies con el suelo.

## V. MATERIALES Y MÉTODOS

### V.1 Sitios de estudio

Para el presente trabajo fueron seleccionados tres sitios dentro del Desierto Sonorense en la parte central del estado de Sonora. El primero pertenece al municipio de La Colorada, Sonora donde se encuentra el Rancho experimental “El Churi” ubicado a 28°42'6.77"N y -110°32'15.64"O (Figura 3). En el sitio la precipitación media anual (PMA) es de 476.0 mm y la temperatura media anual (TMA) 22.8°C y un índice de aridez de Martonne de 14.51 (Hinojo-Hinojo *et al.*, 2019). El tipo de vegetación es Matorral Subtropical y Pastizal Inducido según INEGI (2008) y las especies dominantes fueron: *Ipomoea arborescens*, *Fouquieria macdougallii*, *Cercidium microphyllum*, *Encelia farinosa*, *Mimosa laxiflora*, *Jatropha cardiophylla*, *Olneya tesota*, *Prosopis velutina*, *Cercidium floridum* y el pasto exótico introducido, *Cenchrus ciliaris* (Tabla 1). Las especies siguen la nomenclatura reportada por Shreve y Wiggins (1964).

El segundo sitio corresponde al rancho Shangai-Santa Rosalía ubicado a 29°04.199'N y -110°34.013'O, en el municipio de Hermosillo, Sonora. La PMA es de 438 mm, la TMA es de 24.09°C (Estación “El Orégano”, CONAGUA, 2019), con un índice de aridez de Martonne de 12.87 y el tipo de vegetación en la región es Mezquital. Las especies dominantes encontradas fueron *Cercidium microphyllum*, *Jatropha cordata*, *Fouquieria splendens*, *Mimosa laxiflora*, *Colubrina viridis*, *Cenchrus ciliaris*, *Olneya tesota*, *Prosopis velutina*, *Brongniartia minutifolia* (Tabla 1).



**Figura 3.** Mapa de localización de los sitios de estudio.

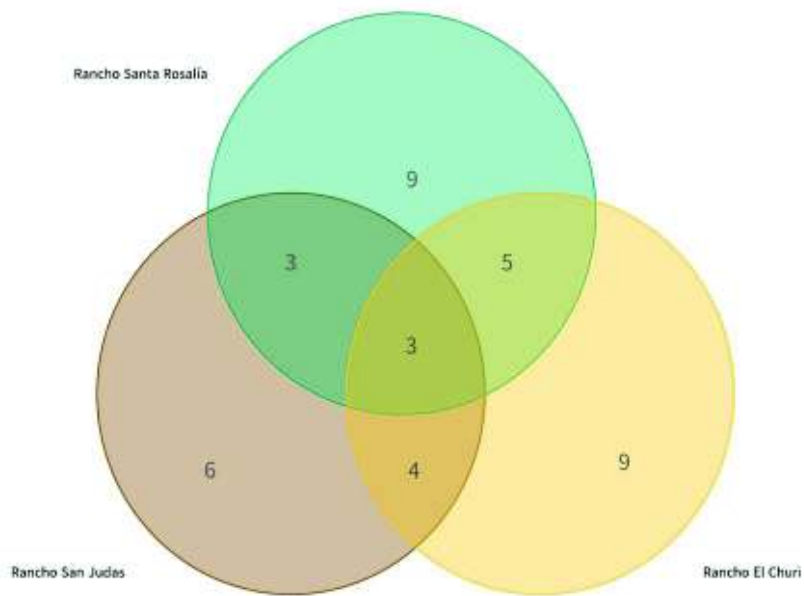
El tercer sitio se encuentra también en el municipio de Hermosillo, Sonora a  $29^{\circ}17'50.1''$  N y  $-111^{\circ}10'8.6''$  O en el rancho San Judas. Aquí la PMA es de 385.2 mm, la TMA es de  $25.1^{\circ}\text{C}$  (Estación “Hermosillo II”, CONAGUA, 2019), el índice de aridez de Martonne es de 10.97 y el tipo de vegetación Matorral Desértico. Las especies dominantes fueron *Cercidium microphyllum*, *Jatropha cardiophylla*, *Mimosa laxiflora*, *Olneya tesota*, *Prosopis velutina*, *Larrea tridentata* (Tabla 1). Todas las muestras se colectaron entre la época de lluvia (agosto – septiembre) y comienzos de la senescencia de hoja (octubre – noviembre). Las especies dominantes encontradas en los tres sitios de estudio fueron muestreadas utilizando un método al azar estratificado.

**Tabla 1.** Listado de las especies dominantes en los sitios de estudio.

Sitio / Tipo de hoja	Árbol	Arbusto	Pasto
<b>El Churi</b>			
<b>Caducifolia</b>	<i>Ipomoea arborescens</i> <i>Fouquieria macdougalii</i> <i>Cercidium microphyllum</i>	<i>Encelia farinosa</i> <i>Mimosa laxiflora</i> <i>Jatropha cardiophylla</i>	<i>Cenchrus ciliaris</i>
<b>Perenne</b>	<i>Olneya tesota</i> <i>Prosopis velutina</i>		
<b>Shangai - Santa Rosalía</b>			
<b>Caducifolia</b>	<i>Cercidium microphyllum</i> <i>Jatropha cordata</i>	<i>Fouquieria splendens</i> <i>Mimosa laxiflora</i> <i>Colubrina viridis</i>	<i>Cenchrus ciliaris</i>
<b>Perenne</b>	<i>Olneya tesota</i> <i>Prosopis velutina</i>	<i>Brongniartia minutifolia</i>	
<b>San Judas</b>			
<b>Caducifolia</b>	<i>Cercidium praecox</i>	<i>Jatropha cardiophylla</i> <i>Mimosa laxiflora</i>	
<b>Perenne</b>	<i>Olneya tesota</i> <i>Prosopis velutina</i>	<i>Larrea tridentata</i>	

## V.2 Tratamiento de las muestras

En cada uno de los sitios se colectaron hojas verdes sin señales de herbivoría o enfermedad de la parte externa del dosel, sin tocarlas con la mano y con ayuda de unas pinzas. Para la colecta de las hojas senescentes durante la época correspondiente, se colocaron en los mismos individuos en que se habían colectado las hojas verdes, trampas de hojarasca, las cuales consistieron en mallas de nylon amarradas a las ramas de la especie. Se realizaron colectas en diferentes fechas posteriores, en las cuales se procedía a recoger las hojas caídas dentro de la malla (Cornelissen, 1996). Las muestras fueron depositadas en sobres de papel correctamente rotuladas (especie, número de individuo, fecha de la colecta y tipo de hoja). En el caso de las hojas senescentes, se limpiaron de posible contaminación (hojas de otras especies, ramas, partes de insectos, etc.) y en ambos casos fueron transportadas y almacenadas en medio frío hasta su análisis. Los muestreos se realizaron para cada especie por quintuplicado y en algunos casos por cuadruplicado.



**Figura 4.** Representación del total de especies de cada sitio y las especies comunes (en paréntesis) entre Santa Rosalía y El Churi (5), El Churi y San Judas (4), Santa Rosalía y San Judas (3). Las especies comunes a los tres sitios fueron *M. laxiflora*, *O. tesota* y *P. velutina*.

Las muestras de suelo y hojas tuvieron un tratamiento previo a su análisis. Para el análisis elemental las muestras de materia vegetal fueron previamente secadas en un horno Felisa-FE243 durante 72 h a 60°C y posteriormente molidas en un molino Wiley. Las muestras de suelo fueron debidamente tamizadas con una malla de 2 mm y posteriormente secadas de igual forma que las hojas por 72 h.

Se realizó un análisis preliminar en el sitio denominado “El Churi” durante el año 2017. En el muestreo se analizaron las especies estudiadas y se incluyó un muestreo adicional de suelo tomado debajo del dosel. El suelo fue colectado con una pala, después de retirar la capa superficial de materia orgánica, obteniéndose solo los primeros 10 cm. Las muestras se colectaron en bolsas de papel debidamente rotuladas, después fueron tamizadas con malla de 2 mm y secadas en horno a 60°C durante 72 h, para posteriormente cuantificar la concentración de nutrientes con los métodos descritos más abajo.

### V.3 Análisis fisicoquímicos

Todos los análisis que se describen a continuación se llevaron a cabo en el laboratorio de Ecofisiología Vegetal, perteneciente al Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad de Sonora.

**Área foliar específica (AFE):** en hojas verdes y senescentes se midió el área foliar utilizando un escáner HP Deskjet 2510 y el programa “Image-J” junto a una referencia conocida, posteriormente las hojas debidamente identificadas y almacenadas de manera individual dentro de sobres de papel fueron introducidas a un horno Felisa FE 243 durante 72 h a 60°C, para posteriormente ser pesadas de manera individual en una balanza semi-analítica Mettler AJ100 y obtener así el  $AFE = \text{Área foliar/Peso seco}$ . Se midieron tres hojas por individuo de cada una de las especies, para posteriormente promediar los valores.

**Nitrógeno (N) y Carbono (C) totales.** Se pesaron 3 mg para hojas y 20 mg para suelo, y se procesaron en el analizador elemental PerkinElmer 2400 serie II mediante la combustión completa de la muestra (950-925°C en atmósfera de oxígeno puro) para convertir los elementos en gases simples y posteriormente separarlos y medirlos utilizando columnas específicas para obtener C y N elemental total. Conociendo el peso de la muestra, se obtuvo el contenido porcentual de cada elemento en la muestra (Perkin-Elmer Inc., 2005).

**Fósforo (P) total.** Para la determinación de P total en materia vegetal se requirieron de 150 mg y 10 gr para suelo. Las muestras fueron digeridas en una mezcla de ácido sulfúrico y sulfato de potasio, y se determinaron mediante la reacción con molibdato de amonio y ácido ascórbico a 660 nm en el analizador AA1 (SEAL) rápido de fluidos (Murphy y Riley, 1962).

**Eficiencia de reabsorción.** Se determinó la reabsorción de nutrientes (N y P) mediante la fórmula:

$$\text{Reabsorción de Nutrientes} = [(1 - (\text{Nusen}/\text{Nuver})) * (\text{FCPM})] * 100$$



Donde Nusen y Nuver son las concentraciones de nutrientes en la hoja senescente y verde respectivamente y FCPM (Mass loss correction factor, por sus siglas en inglés) es el factor de corrección de masa de la hoja verde a la hoja senescente (Vergutz *et al.*, 2012).

**Proporciones estequiométricas.** Se calcularon como el cociente de las concentraciones de nutrientes totales de las especies estudiadas. Sterner y Elser (2002) reportan que es preferible presentar las relaciones estequiométricas en relación de moles para poder entender más fácilmente las reacciones químicas en las que se ven involucrados los nutrientes, sin embargo, en este estudio se reportan las proporciones en relación a la masa para poder comparar los valores obtenidos por otros autores. Estos valores corresponden a los promedios de los cinco individuos colectados de cada especie.

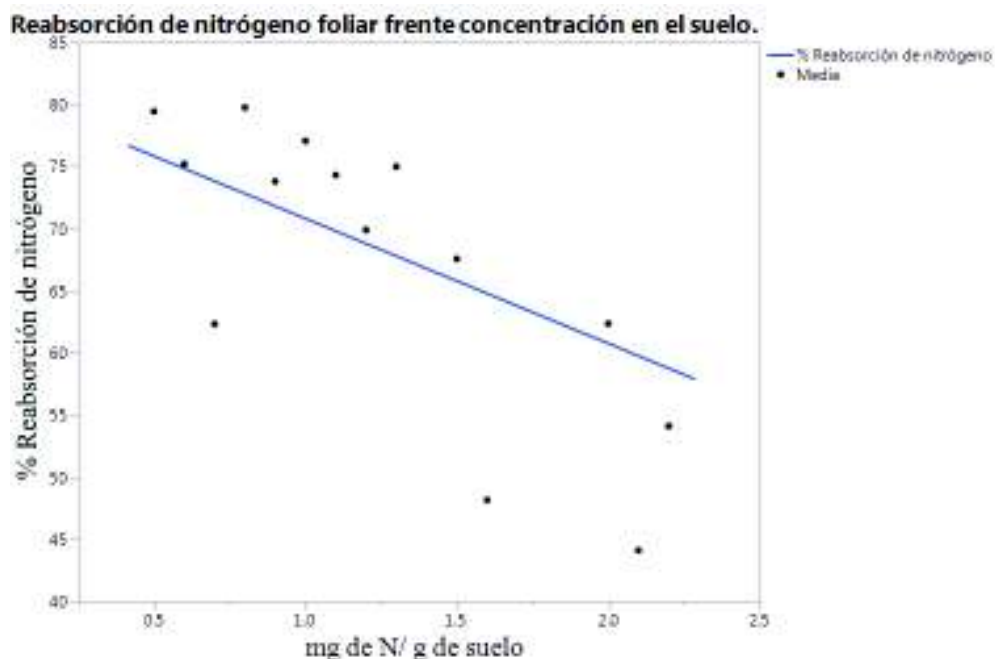
#### **V.4 Análisis estadístico**

El análisis estadístico para la evaluación de resultados obtenidos se llevo a cabo utilizando el software JMP 14.0.0 de SAS. Los datos fueron transformados a  $\log_{10}$  para normalizarlos, y se utilizó un intervalo de confianza al 95%, estableciendo homogeneidad de varianzas. Se realizaron ANOVAs de una vía para las proporciones estequimétricas, eficiencia de reabsorción y concentraciones foliares. Se utilizaron ANOVAs de dos vías para el factor de corrección de pérdida de masa entre las especies y años de estudio y para determinar las diferencias entre las especies comunes y sitios de estudio. Para las relaciones con el suelo en cuanto a la homeostasis y relación de la eficiencia de reabsorción con la disponibilidad en el suelo se realizó una regresión lineal simple. Se compararon las medias obtenidas mediante una prueba de Tukey. Por último, se realizó una prueba *t* de student con un 95% de confianza, donde se puedan apreciar los cambios interanuales entre los años 2017 y 2018 para el factor de corrección de pérdida de masa (FCPM).

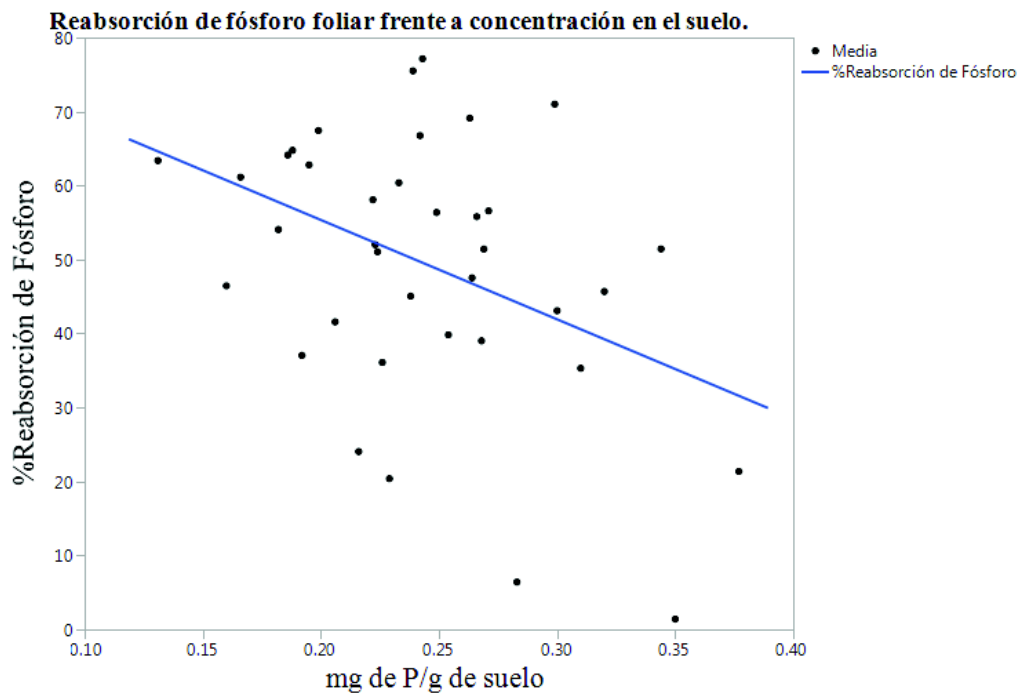
## VI. RESULTADOS

### VI.1 Relación de las concentraciones foliares con la disponibilidad en el suelo

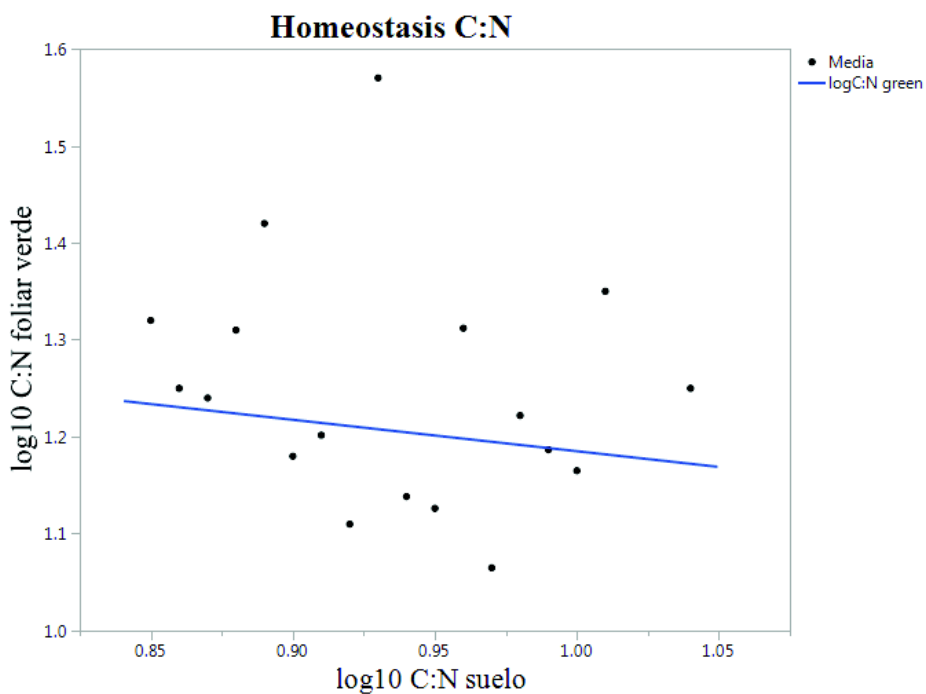
Se encontró relación inversa entre la eficiencia de reabsorción de nitrógeno ( $F(1.46) = 7.74$ ,  $p = 0.008$ ,  $R^2 = 0.015$ ) (Figura 5) y fósforo ( $F(1.40) = 6.27$ ,  $p = 0.017$ ,  $R^2 = 0.14$ ) (Figura 6). Las relaciones estequiométricas entre el suelo y la hoja verde fueron analizadas para determinar la homeostasis de las especies. No se encontró relación alguna entre dichas variables para las proporciones C: N ( $F(1.51) = 0.5$ ,  $p = 0.48$ ,  $R^2 = 0.01$ ) (Figura 7) y N: P ( $F(1.49) = 1.19$ ,  $p = 0.28$ ,  $R^2 = 0.02$ ) (Figura 8).



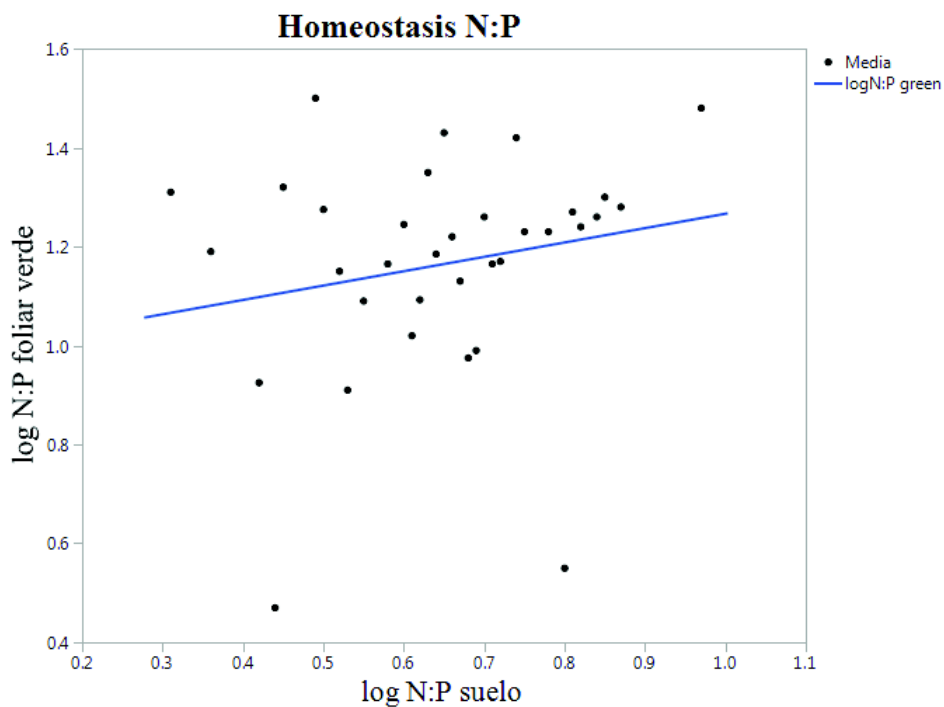
**Figura 5.** Relación de la eficiencia de reabsorción de nitrógeno con la concentración en el suelo, para las especies correspondientes a El Churi en el año 2017.



**Figura 6.** Relación de la eficiencia de reabsorción de fósforo con la concentración en el suelo, para las especies correspondientes a El Churi en el año 2017.



**Figura 7.** Homeostasis estequiométrica de la relación carbono-nitrógeno (C:N).



**Figura 8.** Homeostasis estequiométrica de la relación nitrógeno-fósforo (N:P).

**Tabla 2.** Media de las concentraciones para la hoja verde y la senescente de todas las especies de los sitios. Las diferencias se muestran entre sitios para cada nutriente.

Sitio	Hoja verde (mg g <sup>-1</sup> )			Hoja senescente (mg g <sup>-1</sup> )		
	C	N	P	C	N	P
<b>El Churi 2018</b>	439.66 ± 25.14 A	26.69 ± 7.08 B	1.93 ± 0.72 A	428.56 ± 24.57 A	12.85 ± 8.68 B	1 ± 0.43 B
<b>Santa Rosalia</b>	447.56 ± 23.1 A	26.54 ± 5.84 B	1.32 ± 0.44 B	433.56 ± 29.52 A	13.41 ± 7.57 B	0.638 ± 0.32 C
<b>San Judas</b>	447.79 ± 20.74 A	33.56 ± 4.48 A	1.98 ± 0.54 A	439.83 ± 25.86 A	21.83 ± 8.06 A	1.54 ± 0.69 A

## VI.2 Nutrientes foliares

Se analizaron las concentraciones de nitrógeno y fósforo en hojas verdes y senescentes para las especies de los sitios de estudio. Se observó que las especies con mayor concentración de nitrógeno en hoja verde fueron especies de leguminosas como *O. tesota*, *P. velutina*, *M. laxiflora* y *B. minutifolia*. Los niveles de concentración de nitrógeno mas bajos se observaron en la

especie exótica de rápido crecimiento (*C. ciliaris*) y en especies de *Fouquieria*. Los niveles más altos de fósforo en hoja verde fueron encontrados en *C. ciliaris* en los sitios donde se encontraba presente. La mayor concentración de nitrógeno no necesariamente se encontró en las hojas senescentes de leguminosas, aunque si se encontraron altas concentraciones de fósforo tanto en hojas verdes como senescentes en estas mismas especies.

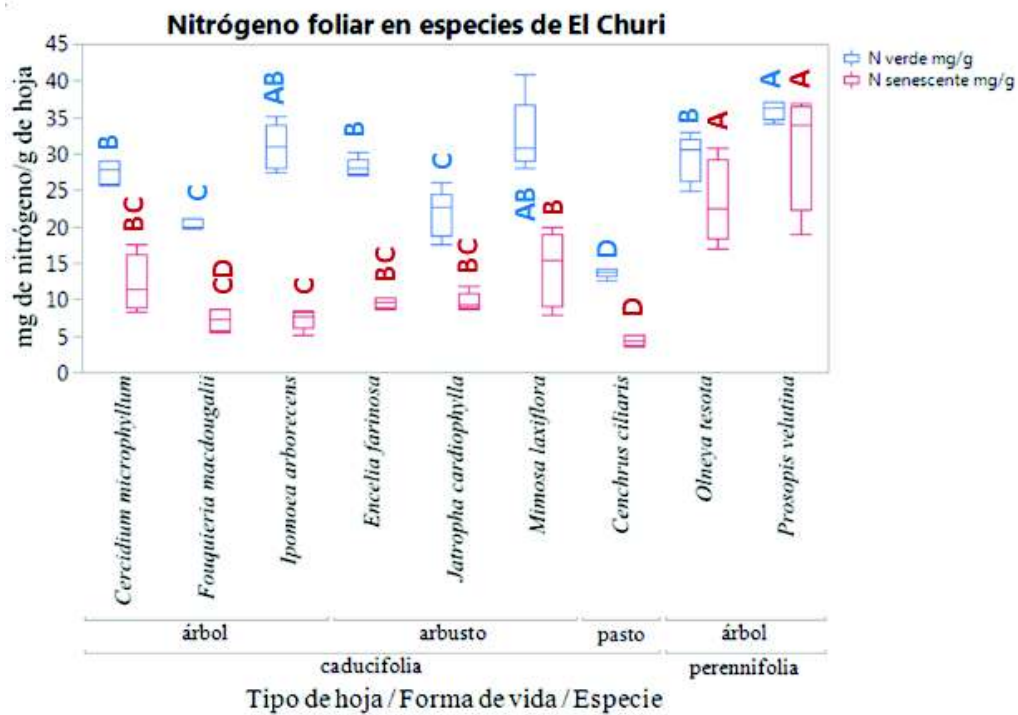
Se encontraron diferencias significativas en las concentraciones de nitrógeno de la hoja verde ( $F(2,115) = 11.92, p < 0.0001$ ) y senescente ( $F(2,116) = 12.25, p < 0.0001$ ) entre los tres sitios de estudio. Las concentraciones de nitrógeno foliar fueron significativamente más altas en hoja verde y senescente en San Judas, en comparación a la hoja verde y senescente de los otros dos sitios, Santa Rosalía y El Churi los cuales no mostraron diferencias significativas (Tabla 2).

Las concentraciones de fósforo en hojas verdes ( $F(2,116) = 25.09, p < 0.0001$ ) y senescentes ( $F(2,114) = 43.69, p < 0.0001$ ) presentaron diferencias significativas entre todos los sitios. En lo que respecta a la hoja verde la mayor concentración se presentó en El Churi, seguido por Santa Rosalía, mientras que San Judas presentó las menores concentraciones foliares de este nutriente. En la hoja senescente la mayor concentración se presentó en San Judas, seguido por El Churi y por último Santa Rosalía.

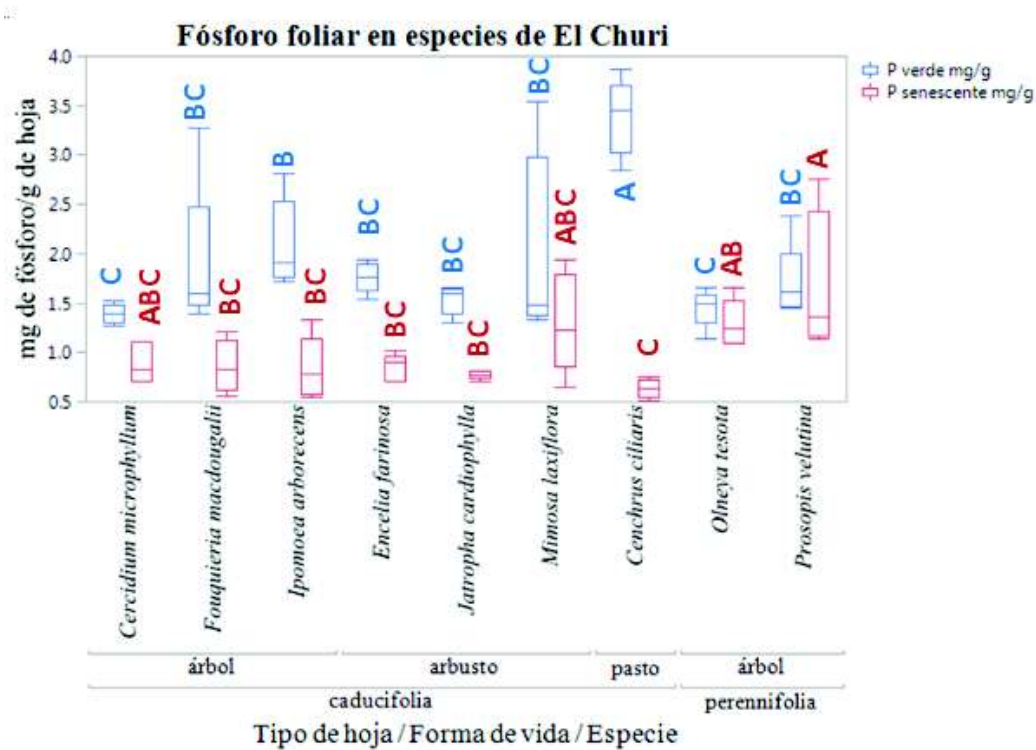
Para poder establecer diferencias de las especies debido a los sitios, se analizaron mediante ANOVA de dos vías las especies encontradas en común (especies presentes en los tres sitios). En lo que respecta a las concentraciones de nutrientes de *P. velutina*, *M. laxiflora* y *O. tesota*, los resultados mostraron que el N en hojas verdes tiene diferencias significativas ( $F(4,41) = 7.43, p = 0.0002$ ) entre las especies ( $p < 0.0001$ ), pero no entre los sitios ( $p = 0.116$ ). En pruebas a posteriori se observó que solo *P. velutina* presentó diferencias frente a *M. laxiflora* ( $p = 0.0003$ ) y *O. tesota* ( $p = 0.0004$ ). El fósforo en hojas verdes, sin embargo, presentó diferencias entre sitios ( $p = 0.0003$ ), pero no entre especies ( $p = 0.093$ ). Las pruebas posteriores muestran que Santa Rosalía presentó concentraciones significativamente diferentes frente a El Churi ( $p = 0.0061$ ) y San Judas ( $p < 0.0001$ ).

En especies comunes las concentraciones en hojas senescentes mostraron diferencias de nitrógeno ( $F(4,42) = 18.02, p < 0.0001$ ) y fósforo ( $F(4,42) = 11.31, p < 0.0001$ ), entre sitios y entre especies. Las diferencias en las concentraciones de nitrógeno fueron significativas entre

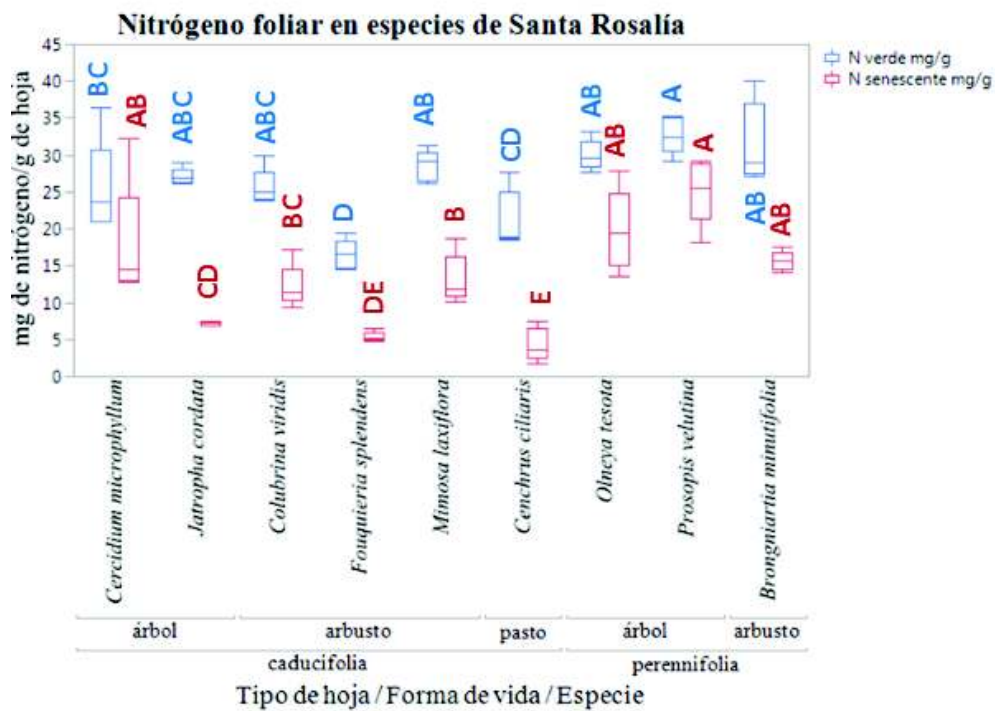
especies ( $p < 0.0001$ ) y entre sitios ( $p = 0.0069$ ), en las pruebas posteriores las tres especies fueron significativamente diferentes entre sí. En lo referente al sitio, solo hubo diferencia entre San Judas y Santa Rosalía ( $p = 0.0049$ ). En el caso de el fósforo en hojas senescentes ( $F(4.42) = 11.31$ ,  $p < 0.0001$ ), no hubo diferencia entre especies ( $p = 0.16$ ), pero si entre sitios ( $p = 0.00003$ ), y las pruebas posteriores muestran que las diferencias significativas ocurrieron entre El Churi y Santa Rosalía ( $p = 0.0051$ ), San Judas y Santa Rosalía ( $p < 0.0001$ ) y El Churi y San Judas ( $p = 0.0081$ ).



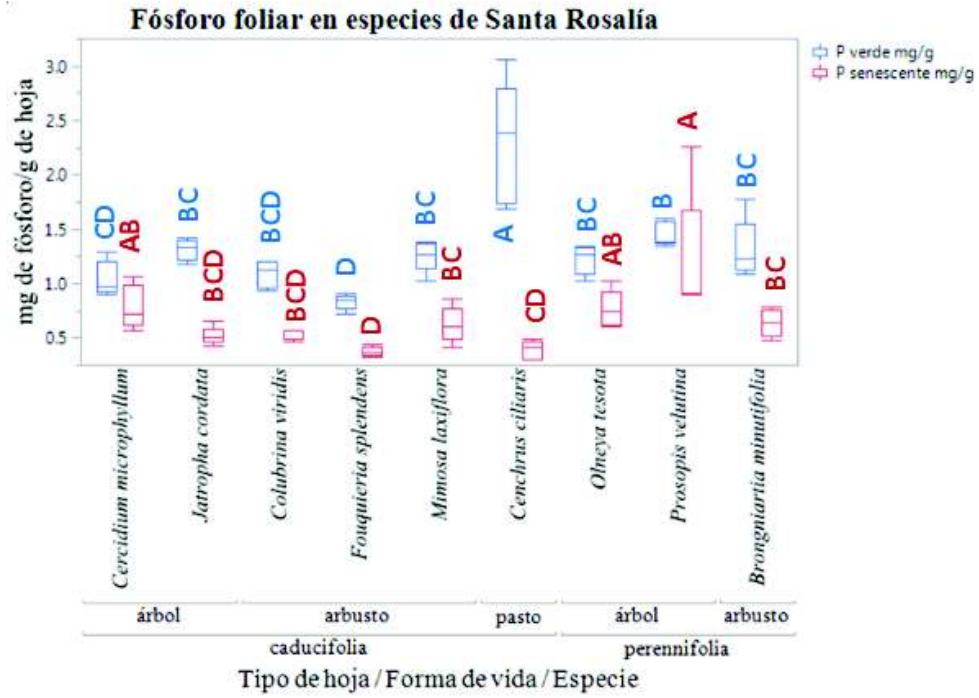
**Figura 9.** Concentraciones foliares de nitrógeno en rancho El Churi.



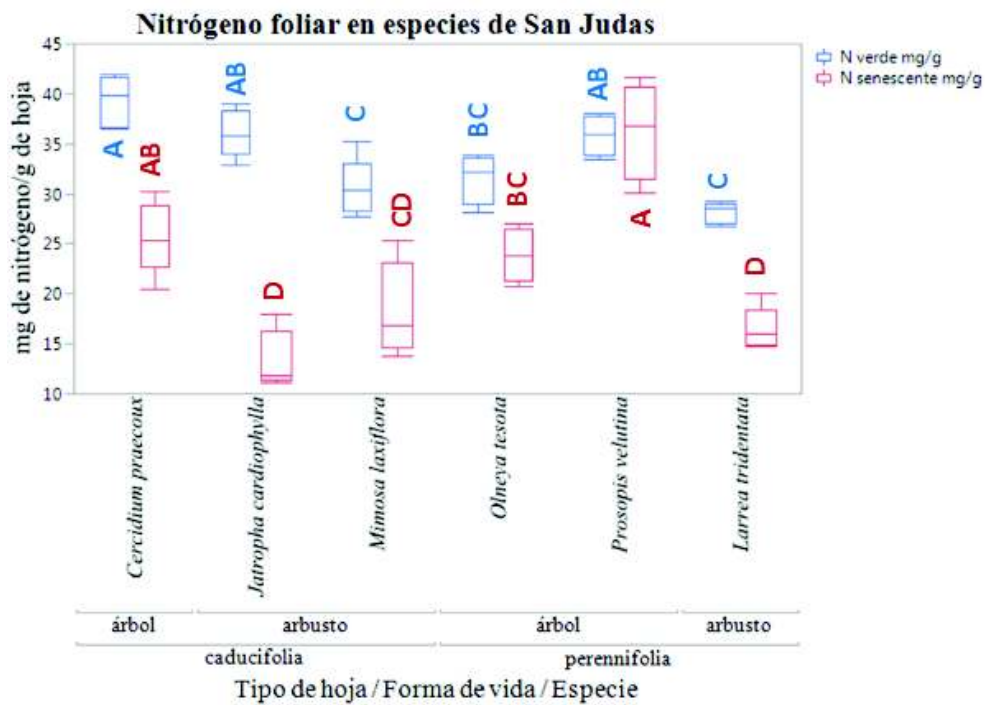
**Figura 10.** Concentraciones foliares de fósforo en rancho El Churi.



**Figura 11.** Concentraciones foliares de nitrógeno en rancho Santa Rosalía.



**Figura 12.** Concentraciones foliares de fósforo en rancho Santa Rosalía.



**Figura 13.** Concentraciones foliares de nitrógeno en rancho San Judas.



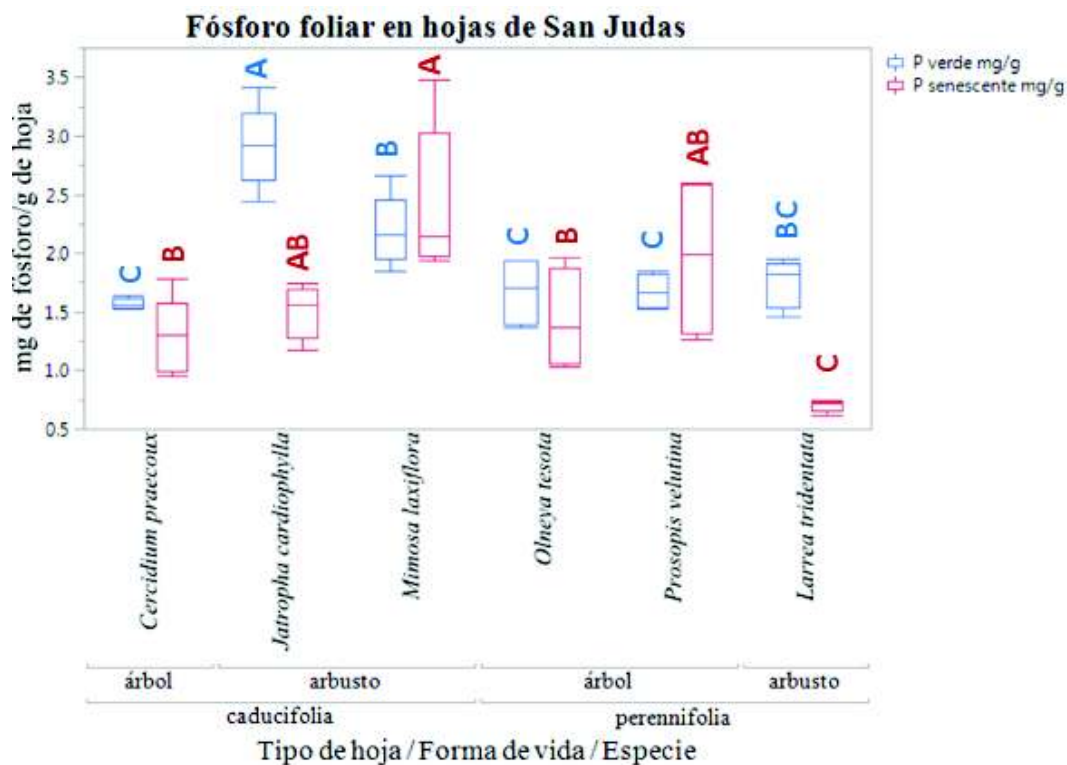


Figura 14. Concentraciones foliares de fósforo en rancho San Judas.

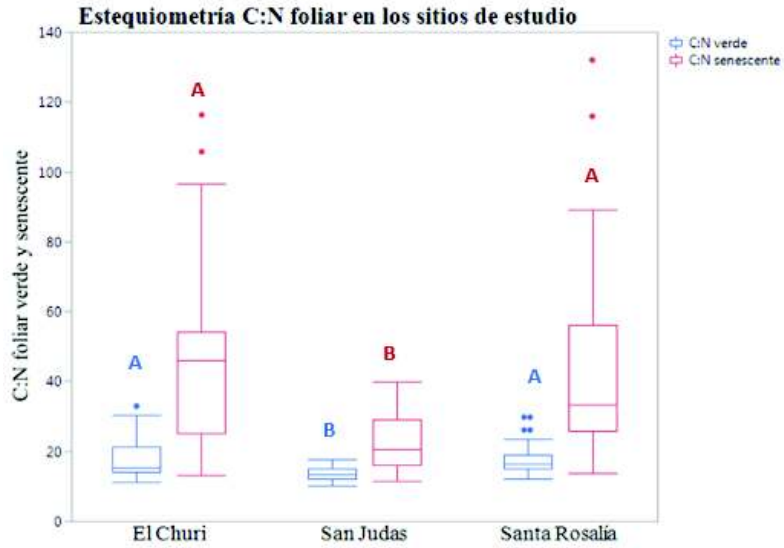
### VI.3 Proporciones estequiométricas

Las proporciones C:N y N:P en hojas fueron analizados con respecto a sitio. Las diferencias de las proporciones C:N para hoja verde ( $F(2.116) = 12.41, p < 0.0001$ ) y senescente ( $F(2.115) = 13.36, p < 0.0001$ ) fueron diferentes (Figura 15). En algunos sitios no presentaron diferencias entre sí, como sucedió entre Santa Rosalía ( $17.74 \pm 4.34$ ) y el Churi ( $17.84 \pm 5.57$ ), pero en San Judas ( $13.59 \pm 1.99$ ) presentó los valores más bajos significativamente en comparación a los otros dos sitios. Las proporciones N:P de la hojas verdes ( $F(2.116) = 10.26, p < 0.0001$ ) y senescentes ( $F(2.113) = 14.53, p < 0.0001$ ) presentaron mayor variabilidad (Figura 18). Por ejemplo, en hoja verde, Santa Rosalía presentó valores significativamente mayores ( $21.38 \pm 5.09$ ), seguido por San Judas ( $17.95 \pm 4.84$ ) y finalmente El Churi ( $15.60 \pm 5.81$ ), aunque solo se presentaron diferencias significativas entre Santa Rosalía y El Churi. Comparando las proporciones en hojas senescentes, todos los sitios presentaron diferencias significativas, las

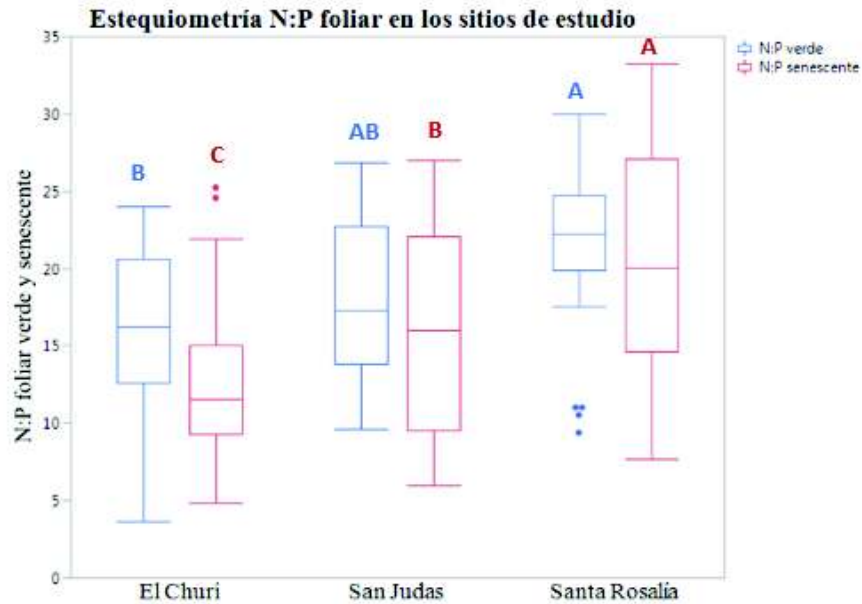
mayores proporciones en Santa Rosalía ( $19.92 \pm 7.04$ ), seguido por San Judas ( $16.20 \pm 6.86$ ) y El Churi ( $12.26 \pm 4.69$ ).

Por otro lado, las proporciones estequiométricas de las especies comunes (*O. tesota*, *P. velutina*, *M. laxiflora*) fueron analizadas entre sitios y entre especies. Las proporciones foliares C:N verde no mostraron diferencias entre sitios ( $F(4.42) = 1.84$ ,  $p = 0.087$ ) o especies ( $F(4.42) = 1.84$ ,  $p = 0.371$ ), pero sí en las hojas senescentes entre especies ( $F(4.41) = 12.16$ ,  $p < 0.0001$ ) y entre sitios ( $F(4.41) = 12.16$ ,  $p = 0.0046$ ) (Figura 17). Para las especies, las diferencias fueron entre *M. laxiflora* y tanto *O. tesota* ( $p = 0.0009$ ) como *P. velutina* ( $p < 0.0001$ ), pero no hubo diferencias entre *O. tesota* y *P. velutina* ( $p = 0.105$ ). Se observaron diferencias significativas para estas tres especies entre los sitios del extremo árido, San Judas y Santa Rosalía ( $p = 0.003$ ), pero no con los sitios menos áridos de El Churi y Santa Rosalía ( $p = 0.338$ ) ó entre El Churi y San Judas ( $p = 0.105$ ).

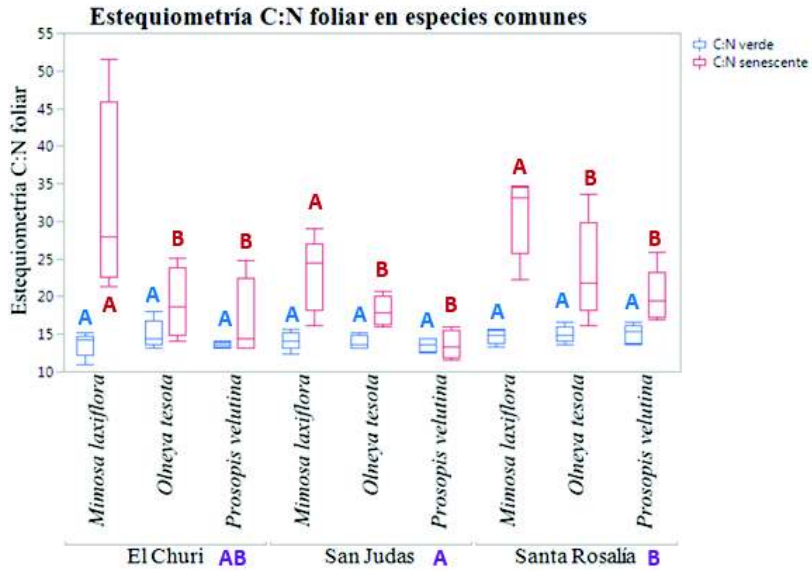
Las proporciones foliares N:P en las mismas especies comunes fueron analizadas entre especies y sitios (Figura 18). Las proporciones N:P en hojas verdes, mostraron diferencias entre sitio ( $F(4.40) = 7.29$ ,  $p = 0.0002$ ) y entre especies ( $F(4.40) = 7.29$ ,  $p = 0.0433$ ), mostrando las pruebas posteriores que las diferencias entre *M. laxiflora* y *P. velutina* fueron significativas ( $p = 0.0489$ ), pero no entre *M. laxiflora* y *O. tesota* ( $p = 0.1135$ ), ni entre *O. tesota* y *P. velutina* ( $p = 0.9135$ ). Comparando estas especies en común entre los diferentes sitios, solo se encontró diferencia significativa otra vez con el extremo árido entre San Judas y Santa Rosalía ( $p = 0.0001$ ), pero no con el menos árido entre El Churi y San Judas ( $p = 0.0587$ ), ni entre El Churi y Santa Rosalía ( $p = 0.0548$ ). La proporción foliar N:P senescente también mostró diferencias entre sitios ( $F(4.39) = 9.28$ ,  $p = 0.0005$ ), principalmente entre los sitios El Churi y Santa Rosalía ( $p = 0.0115$ ), San Judas y Santa Rosalía ( $p = 0.0006$ ), pero interesantemente no se encontraron diferencias entre los extremos del gradiente, El Churi y San Judas ( $p = 0.5024$ ). El contraste estadístico entre especies mostró diferencias significativas ( $F(4.39) = 9.28$ ,  $p = 0.0006$ ) y las pruebas posteriores fueron concluyentes en las diferencias para *M. laxiflora* y *O. tesota* ( $p = 0.0018$ ), *M. laxiflora* y *P. velutina* ( $p = 0.0021$ ), pero no para *O. tesota* y *P. velutina* ( $p = 1.000$ ).



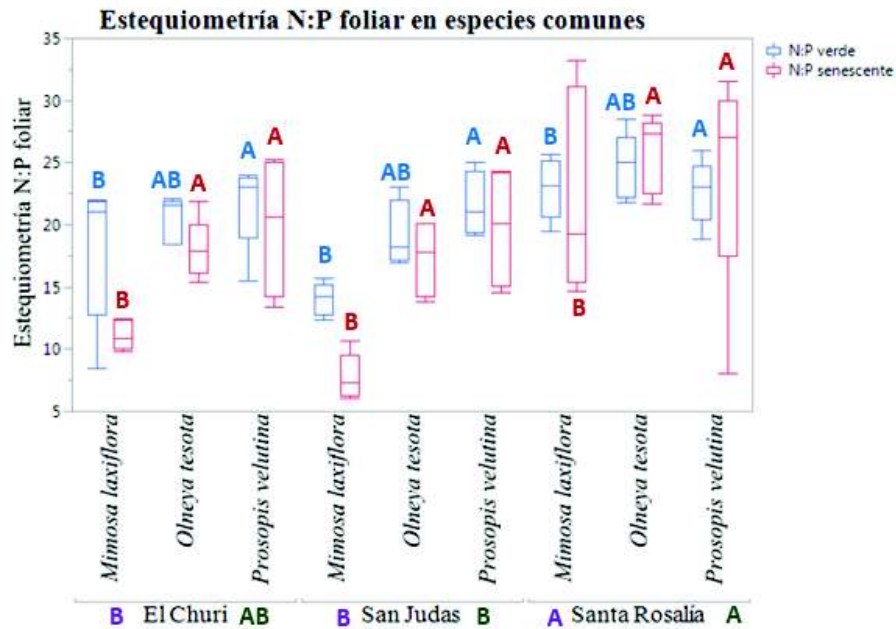
**Figura 15.** Proporciones estequiométricas C:N en hojas verdes y senescentes de los sitios de estudio. Las cajas de color azul representan a las hojas verdes y las rojas a las senescentes.



**Figura 16.** Proporciones estequiométricas N:P en hojas verdes y senescentes de los sitios de estudio. Las cajas de color azul representan a las hojas verdes y las rojas a las senescentes.



**Figura 17.** Estequiometría C:N foliar verde y senescente de las especies comunes. Las diferencias significativas entre sitios corresponden únicamente a la estequiometría C:N foliar senescente.



**Figura 18.** Estequiometría N:P foliar verde y senescente de las especies comunes. Las diferencias entre sitios se muestran en verde para N:P foliar verde, mientras que las diferencias entre sitios para N:P foliar senescente se muestran en morado.

#### **VI.4 Nutrientes en distintos tipos de hoja y forma de vida**

Las especies de los sitios estudiados fueron agrupadas según su forma de vida en árbol, arbusto y pasto, este último solo se incluyó un pasto exótico presente en dos sitios. Las mayores concentraciones de nitrógeno foliar tanto en hojas verdes como senescentes, se observan en los árboles. Las concentraciones más altas de fósforo foliar en hoja verde se encontraron en especies de rápido crecimiento como los pastos, mientras que los arbustos presentaron concentraciones similares en Santa Rosalía y El Churi, siendo San Judas el único sitio donde se encuentran mayores concentraciones de fósforo foliar en especies arbustivas. Las concentraciones de fósforo foliar en hoja senescente se presentan en menor concentración en los pastos seguido por los arbustos en lo que respecta a Santa Rosalía y el El Churi, pero para San Judas los árboles son los que tienen menor concentración de fósforo foliar.

Las concentraciones de nitrógeno y fósforo en las formas de vida estudiadas (árbol, arbusto y pasto) fueron agrupadas por sitio de estudio y tipo de hoja. Las concentraciones de nitrógeno en hoja verde ( $F(3,115) = 13.45, p < 0.0001$ ) fueron significativas para el tipo de hoja ( $p = 0.0002$ ). Se encontraron diferencias significativas entre formas de vida para nitrógeno foliar en hoja verde ( $F(4,116) = 22.99, p < 0.0001$ ) y senescente ( $F(4,115) = 27.52, p < 0.0001$ ). En el caso de la hoja verde se apreciaron diferencias significativas entre árboles y arbustos ( $p = 0.0179$ ), árboles y pasto ( $p < 0.0001$ ) y arbustos y pasto ( $p < 0.0001$ ). En el caso de la hoja senescente, también hubo diferencias significativas entre las formas de vida árbol y arbusto ( $p = 0.0003$ ), árbol y pasto ( $p < 0.0001$ ) y arbusto y pasto ( $p < 0.0001$ ) (Tabla 3).

**Tabla 3.** Concentraciones foliares promedio de nutrientes según la forma de vida en los tres sitios de estudio. La eficiencia de reabsorción está representada en porcentaje. Abreviaciones, FV = forma de vida, V = Hoja verde, S = Hoja senescente, ER = Eficiencia de reabsorción y NA = No aplica. Las diferencias significativas fueron obtenidas a través de un ANOVA de una vía para EL Churi y Santa Rosalía, mientras que, para San Judas se utilizó una prueba t de student.

Fósforo (mg/g)				Nitrógeno (mg/g)				
Pasto	Arbusto	Árbol	FV	Pasto	Arbusto	Árbol	FV	
3.38 ± 0.38 A	1.78 ± 0.56 B	1.72 ± 0.49 B	V	13.68 ± 0.65 B	27.46 ± 5.57 A	28.91 ± 5.7 A	V	El Churi
0.63 ± 0.09 B	0.97 ± 0.37 AB	1.10 ± 0.48 A	S	4.4 ± 0.65 B	11.18 ± 3.59 A	15.78 ± 10.42 A	S	
92.89 ± 0.52 A	76.34 ± 5.72 B	73.35 ± 12.29 B	ER	87.77 ± 1.76 A	82.22 ± 5.07 A	79.27 ± 10.88 A	ER	
2.29 ± 0.56 A	1.13 ± 0.25 B	1.26 ± 0.19 B	V	21.22 ± 3.91 B	25.6 ± 6.53 AB	28.81 ± 4.39 A	V	Santa Rosalía
0.39 ± 0.08 B	0.54 ± 0.15 B	0.82 ± 0.39 A	S	4.3 ± 2.16 B	11.63 ± 4.45 A	17.48 ± 8.33 A	S	
88.52 ± 3.7 A	57.2 ± 6.49 B	34.27 ± 30.04 C	ER	87.29 ± 5.26 A	60.64 ± 10.33 A	38.78 ± 30.75 B	ER	
NA	2.28 ± 0.57 A	1.64 ± 0.17 B	V	NA	31.58 ± 4.03 B	35.84 ± 3.96 A	V	San Judas
NA	1.54 ± 0.81 A	1.54 ± 0.54 A	S	NA	16.15 ± 3.78 B	28.38 ± 6.53 A	S	
NA	33.11 ± 45.31 A	5.18 ± 27.09 B	EF	NA	52.62 ± 18.00 A	19.11 ± 16.07 B	EF	

**Tabla 4.** Proporciones estequiométricas de las formas de vida presentes en los sitios de estudio. Abreviaciones: FV = forma de vida, V = verde, S = senescente y NA = No aplica.

Estequiometría N:P				Estequiometría C:N				
Pasto	Arbusto	Árbol	FV	Pasto	Arbusto	Árbol	FV	
4.07 ± 0.31 B	16.13 ± 3.72 A	17.68 ± 4.58 A	V	30.28 ± 1.51 A	16.32 ± 3.54 B	16.20 ± 3.48 B	V	El Churi
7.04 ± 1.26 B	11.73 ± 1.51 A	13.80 ± 5.65 A	S	97.70 ± 13.69 A	40.33 ± 9.45 B	39.51 ± 21.21 B	S	
9.57 ± 2.04 B	22.69 ± 3.26 A	23.03 ± 2.68 A	V	20.82 ± 3.39 A	18.53 ± 5.35 A	16.17 ± 2.60 A	V	Santa Rosalía
10.61 ± 3.67 B	20.62 ± 5.94 A	21.59 ± 7.04 A	S	122.7 ± 66.14 A	44.15 ± 22.23 B	31.85 ± 15.52 B	S	
NA	14.32 ± 2.53 B	22.13 ± 3.31 A	V	NA	14.38 ± 1.97 A	12.67 ± 1.62 B	V	San Judas
NA	13.46 ± 7.73 B	19.35 ± 3.99 A	S	NA	28.13 ± 6.37 A	16.33 ± 2.70 B	S	

**Tabla 5.** Concentraciones foliares según el tipo de hoja en los tres sitios de estudio. Donde V representa la hoja verde y S la hoja senescente. Las significancias de la hoja verde entre sitios se muestran en **minúsculas**, mientras que las de hoja senescente en **mayúsculas** y las diferencias entre el tipo de hoja dentro de los sitios se muestra con asteriscos solo cuando son significativas.

Tipo de hoja	El Churi		Santa Rosalía		San Judas	
Nitrógeno (mg/g)						
	<b>v<sup>b</sup></b>	<b>s<sup>B</sup></b>	<b>v<sup>b</sup></b>	<b>s<sup>B</sup></b>	<b>v<sup>a</sup></b>	<b>s<sup>A</sup></b>
Caducifolia	24.91 ± 6.8	9.16 ± 3.9	24.09 ± 5.2	10.02 ± 6.0	35.31 ± 4.4 **	19.2 ± 6.3
Perennifolia	32.73 ± 4.1 **	26.82 ± 7.6 **	31.43 ± 3.6 **	20.2 ± 5.5 **	31.53 ± 3.7	24.86 ± 9.1
Fósforo (mg/g)						
	<b>v<sup>a</sup></b>	<b>s<sup>B</sup></b>	<b>v<sup>b</sup></b>	<b>s<sup>C</sup></b>	<b>v<sup>a</sup></b>	<b>s<sup>A</sup></b>
Caducifolia	2.03 ± 0.78	0.88 ± 0.31	1.31 ± 0.53	0.54 ± 0.18	2.23 ± 0.6 **	1.74 ± 0.7 **
Perennifolia	1.58 ± 0.32	1.46 ± 0.52 **	1.33 ± 0.2	0.87 ± 0.42 **	1.70 ± 0.2	1.32 ± 0.7

Las diferencias presentes del fósforo foliar en las formas de vida, en hoja verde ( $F(4,116) = 40.66, p < 0.0001$ ) y senescente ( $F(4,113) = 28.46, P < 0.0001$ ) fueron significativas entre árbol y pasto ( $p < 0.0001$ ), arbusto y pasto ( $p < 0.0001$ ), pero no entre árbol y arbusto ( $p = 0.54$ ). En la hoja senescente se presentaron diferencias significativas en las tres formas de vida, entre árbol y arbusto ( $p = 0.0219$ ), árbol y pasto ( $p < 0.0001$ ) y arbusto y pasto ( $p = 0.0179$ ). Las concentraciones en la hoja senescente tuvieron desviaciones estándar mayores que en la hoja verde, sin embargo, aún así, fueron significativamente diferentes (Tabla 3).

Se observaron diferentes tendencias para las concentraciones foliares de nutrientes en los sitios de estudio. En el caso del nitrógeno se observó menor concentración en especies caducifolias en comparación con las perennifolias en los sitios de El Churi y Santa Rosalía, pero no fue así para San Judas donde las especies caducifolias presentaban mayores concentraciones en hojas verdes. Para las especies, las concentraciones más bajas en hojas senescentes siempre se encontraron en especies caducifolias.



## VI.5 Eficiencia de reabsorción sin el factor de corrección de pérdida de masa

Para esta sección los valores fueron calculados a partir de la fórmula:

Eficiencia de reabsorción = (nutriente en hoja senescente/nutriente en hoja verde) \* 100

Reabsorción de Nutrientes (RNSC) =  $(1 - (\text{Nusen}/\text{Nuver})) * 100$

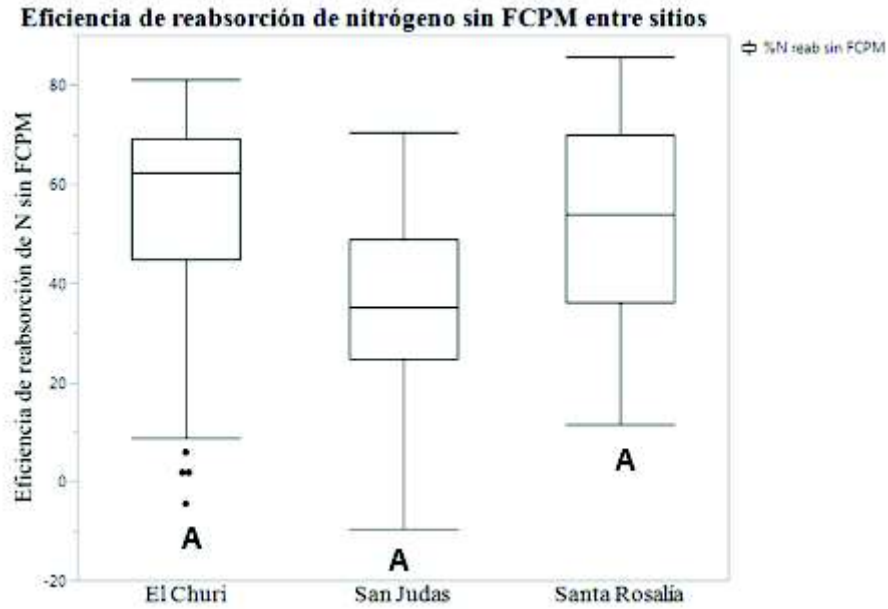
Donde los nutrientes en hojas se obtuvieron a partir de sus concentraciones en mg/g. Estos valores se obtuvieron para ser comparados con los valores obtenidos en las eficiencias de reabsorción obtenidas en una gran cantidad de literatura en la que no se considera el FCPM.

En lo que respecta a los sitios de estudio no se encontraron diferencias significativas para la eficiencia de reabsorción de nitrógeno ( $F(2.111) = 1.003$ ,  $p=0.37$ ) (Figura 19), pero si para la de fósforo ( $F(2.105) = 3.369$ ,  $p = 0.038$ ). El sitio Santa Rosalía mostró la más alta eficiencia de reabsorción para fósforo ( $48.68 \pm 23.88\%$ ) (Figura 20), significativamente más alta que San Judas ( $20.38 \pm 33.92\%$ ), mientras que El Churi no presentó diferencia con ninguno de los dos sitios ( $42.18 \pm 30.72\%$ ).

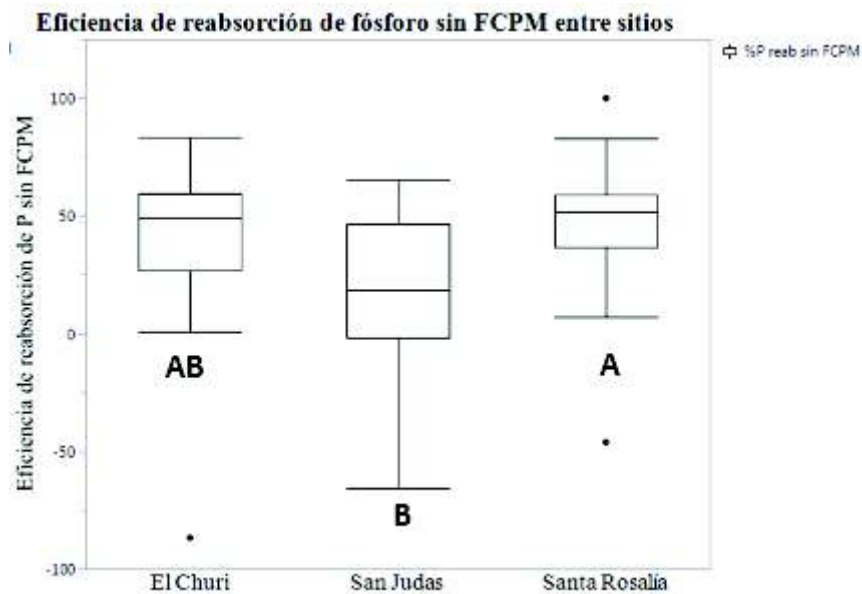
Se encontraron diferencias significativas entre las eficiencias de reabsorción de las especies para los sitios de estudio. En lo que respecta a la eficiencia de reabsorción de nitrógeno en San Judas ( $F(5.24) = 10.45$ ,  $p < 0.0001$ ) la especie con mayor eficiencia de reabsorción fue *J. cardiophylla*, mientras que la especie con los valores más bajos fue *P. velutina*. En el Churi ( $F(8.41) = 6.61$ ,  $p < 0.0001$ ) presentó diferencias muy marcadas entre sus especies, *I. arborecens*, *C. ciliaris*, *E. farinosa*, *F. macdougallii*, *C. microphyllum*, *M. laxiflora* y *J. cardiophylla* presentaron diferencias en las eficiencias de reabsorción que fueron significativamente más altas en comparación a las especies perennifolias *O. tesota* y *P. velutina*. Por último, en Santa Rosalía ( $F(8.44) = 9.93$ ,  $p < 0.0001$ ), las especies con mayor eficiencia de reabsorción fueron *C. ciliaris*, *J. cordata* y *F. splendens*, mientras que la especie con menor eficiencia de reabsorción fue *P. velutina*.

Las variaciones en la eficiencia de reabsorción de fósforo en las especies pertenecientes a los sitios de estudio fueron las siguientes. En San Judas ( $F(5.20) = 10.79$ ,  $p = 0.0002$ ), *M. laxiflora* presentó significativamente la menor eficiencia de reabsorción, en comparación a las otras especies del sitio que no presentaron diferencias entre ellas. En El Churi, ( $F(8.40) = 8.83$ ,

$p < 0.0001$ ), *C. ciliaris* tuvo la mayor eficiencia de reabsorción, mientras que *O. tesota* presentó la reabsorción más baja. En Santa Rosalía ( $F(8.43) = 7.90$ ,  $p < 0.0001$ ), *C. ciliaris* también fue la que más reabsorbió y *C. microphyllum* la que presentó las reabsorciones más bajas.



**Figura 19.** Eficiencia de reabsorción de nitrógeno sin el FCPM en los sitios de estudio.



**Figura 20.** Eficiencia de reabsorción de fósforo sin el FCPM en los sitios de estudio.

## VI.6 Eficiencia de reabsorción con el factor de corrección de pérdida de masa.

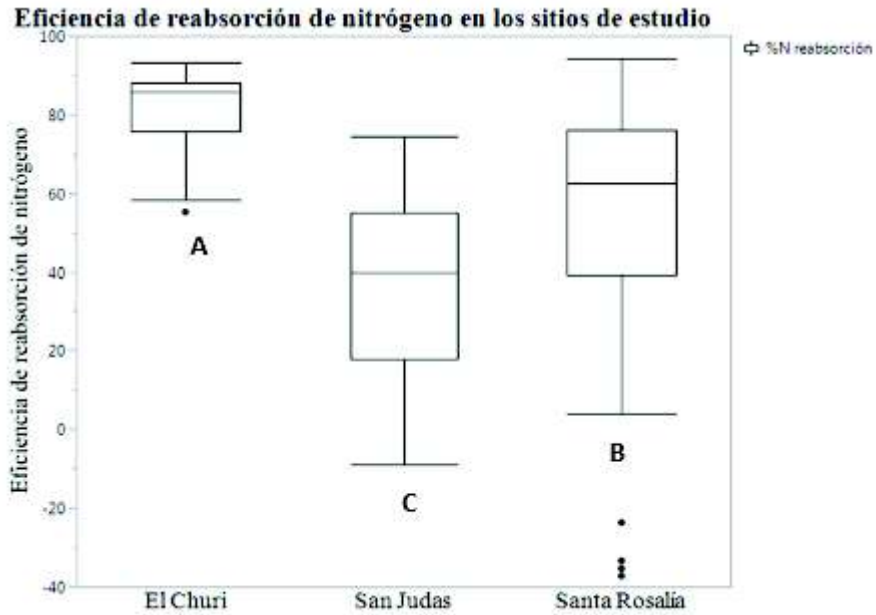
Se analizaron las eficiencias de reabsorción entre las especies de cada uno de los sitios y se encontraron diferencias significativas para ambos nutrientes (Tabla 7). Quienes se encontraban presentes en dos o más sitios tendieron a aumentar su reabsorción conforme aumentaba la precipitación, con excepción del pasto exótico estudiado (*C. ciliaris*). La eficiencia de reabsorción se calculó como se describe en la metodología considerando el FCPM en cada una de ellas.

La reabsorción entre sitios fue significativamente diferente tanto para el nitrógeno ( $F(2.107) = 21.40, p < 0.0001$ ) (Figura 21), como para fósforo ( $F(2.98) = 11.86, p < 0.0001$ ) (Figura 22). En el caso del nitrógeno, El Churi (sitio más húmedo) presentó la mayor eficiencia de reabsorción ( $81.28 \pm 8.86\%$ ), mientras que San Judas (sitio más árido) fue el sitio con menor eficiencia de reabsorción ( $37.06 \pm 23.93\%$ ) en sus especies. Santa Rosalía se comportó como un sitio intermedio tanto en el gradiente de humedad, como en la reabsorción ( $53.88 \pm 26.61\%$ ). En algunos casos la reabsorción presentó valores negativos y estos datos no se incluyeron en el análisis estadístico debido a que la fórmula utilizada (Vergutz *et al.*, 2012) no mide el proceso de acreción, definido este como la adición de materia a las hojas durante la senescencia y antes de su abscisión (Killingbeck, 1996; Milla *et al.*, 2006).

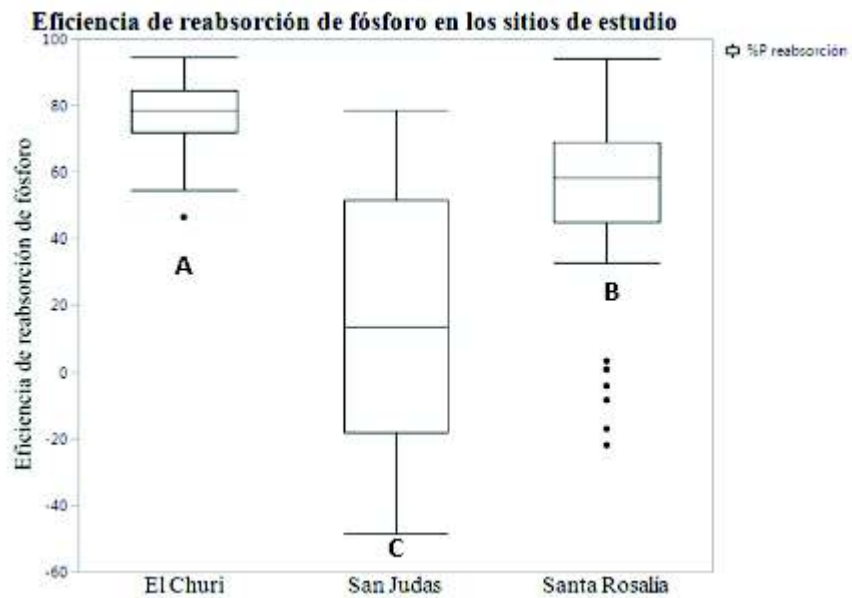
Para comparaciones posteriores con la bibliografía se obtuvo la eficiencia de reabsorción con y sin el FCPM en cada uno de los sitios, lo cual se discute más adelante.

**Tabla 6.** Comparación de concentración foliar, factor de corrección de pérdida de masa (FCPM) y eficiencia de reabsorción (ER) con y sin considerar el factor de corrección, en El Churi, durante los años 2017 y 2018.

Año	Nutriente	Hoja verde (mg/g)	Hoja senescente (mg/g)	FCPM	ER sin FCPM	ER con FCPM
2018	N	26.69	12.85	0.41	53.59%	81.29%
	P	1.93	1.00	0.41	48.17%	76.74%



**Figura 21.** Reabsorción de nitrógeno en los sitios de estudio. Los resultados mostrados consideran el FCPM.



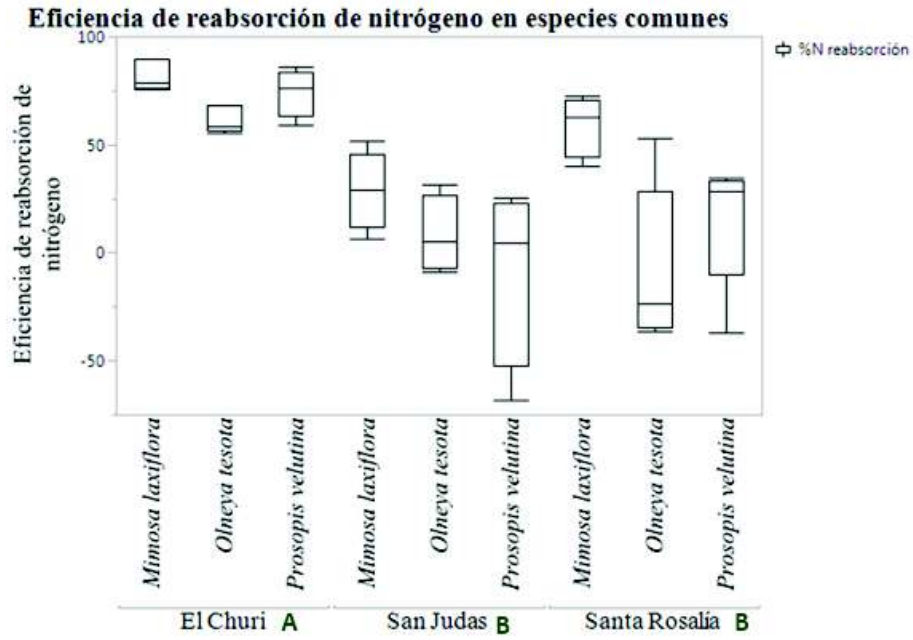
**Figura 22.** Reabsorción de fósforo en los sitios de estudio. Los resultados mostrados consideran el FCPM.

**Tabla 7.** Eficiencia de reabsorción de las especies estudiadas en cada uno de los sitios.

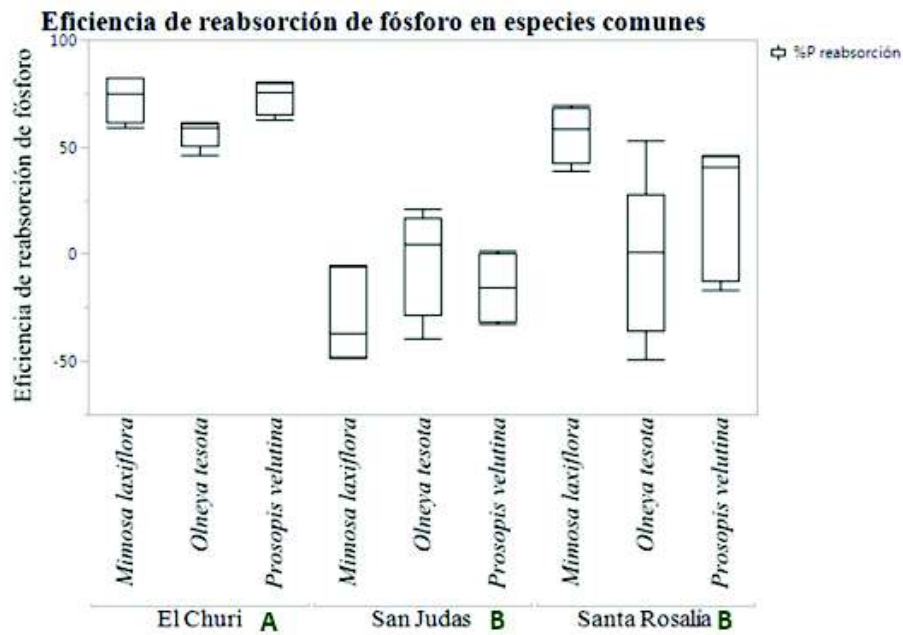
Espece	San Judas	Santa Rosalía	El Churi
<b>Eficiencia de reabsorción de nitrógeno</b>			
<i>J. cardiophylla</i>	64.72 ± 8.06 <b>a</b>	-	78.19 ± 3.93 <b>bc</b>
<i>L. tridentata</i>	61.65 ± 5.91 <b>a</b>	-	-
<i>C. praecox</i>	36.41 ± 9.35 <b>a</b>	-	-
<i>C. microphyllum</i>	-	48.54 ± 10.74 <b>cd</b>	81.47 ± 5.54 <b>ab</b>
<i>O. tesota</i>	8.76 ± 3.85 <b>b</b>	2.27 ± 20.06 <b>cd</b>	64.97 ± 6.81 <b>c</b>
<i>P. velutina</i>	7.85 ± 9.57 <b>b</b>	26.25 ± 8.04 <b>d</b>	72.18 ± 7.8 <b>c</b>
<i>F. macedougalii</i>	-	-	86.20 ± 2.45 <b>ab</b>
<i>I. arborescens</i>	-	-	90.52 ± 1.13 <b>a</b>
<i>E. farinosa</i>	-	-	86.09 ± 1.38 <b>ab</b>
<i>M. laxiflora</i>	31.48 ± 13.81 <b>a</b>	58.88 ± 10.62 <b>abc</b>	82.38 ± 5.79 <b>ab</b>
<i>C. ciliaris</i>	-	87.29 ± 5.26 <b>a</b>	87.77 ± 1.76 <b>ab</b>
<i>B. minutifolia</i>	-	56.64 ± 8.29 <b>bc</b>	-
<i>F. splendens</i>	-	69.28 ± 6.80 <b>ab</b>	-
<i>C. viridis</i>	-	57.74 ± 12.32 <b>abc</b>	-
<i>J. cordata</i>	-	78.04 ± 0.83 <b>ab</b>	-
<b>Eficiencia de reabsorción de fósforo</b>			
<i>J. cardiophylla</i>	50.90 ± 9.63 <b>a</b>	-	75.67 ± 2.46 <b>bc</b>
<i>L. tridentata</i>	73.69 ± 2.05 <b>a</b>	-	-
<i>C. ciliaris</i>	-	88.52 ± 3.70 <b>a</b>	92.89 ± 0.52 <b>a</b>
<i>C. praecox</i>	20.83 ± 19.17 <b>a</b>	-	-
<i>B. minutifolia</i>	-	58.2 ± 7.47 <b>bc</b>	-
<i>F. splendens</i>	-	58.71 ± 3.49 <b>abc</b>	-
<i>M. laxiflora</i>	-25.28 ± 19.29	56.56 ± 7.99 <b>bc</b>	73.04 ± 8.32 <b>c</b>
<i>C. viridis</i>	-	54.85 ± 7.98 <b>abc</b>	-
<i>J. cordata</i>	-	67.05 ± 5.29 <b>ab</b>	-
<i>C. microphyllum</i>	-	43.02 ± 10.89 <b>d</b>	73.62 ± 4.69 <b>bc</b>
<i>O. tesota</i>	-1.99 ± 16.63 <b>b</b>	6.45 ± 17.38 <b>bcd</b>	60.49 ± 4.96 <b>d</b>
<i>P. velutina</i>	-7.21 ± 38.58 <b>ab</b>	20.58 ± 34.60 <b>cd</b>	65.23 ± 16.90 <b>bc</b>
<i>F. macedougalii</i>	-	-	81.52 ± 4.97 <b>bc</b>
<i>I. arborescens</i>	-	-	84.38 ± 3.24 <b>ab</b>
<i>E. farinosa</i>	-	-	80.31 ± 2.36 <b>bc</b>

Las especies comunes a los tres sitios, *O. tesota*, *P. velutina* y *M. laxiflora*, fueron comparadas para observar si sus eficiencias de reabsorción de nitrógeno (Figura 23) y fósforo (Figura 24) fueron similares o dependen del sitio. La eficiencia de reabsorción de nitrógeno ( $F(4.33) = 8.47$ ,  $p < 0.0001$ ) no fue ligeramente diferente entre las especies ( $p < 0.06$ ), pero significativamente entre los sitios ( $p < 0.0001$ ). Los análisis posteriores muestran que la diferencia fue entre El Churi – Santa Rosalía ( $p = 0.003$ ) y El Churi – San Judas ( $p < 0.0001$ ), pero no entre San Judas y Santa Rosalía ( $p = 0.1413$ ). Mientras tanto, la reabsorción de fósforo también estuvo influenciada por el sitio ( $F(4.28) = 9.23$ ,  $p = 0.001$ ), no por las especies ( $F(4.28) = 2.26$ ,  $p = 0.126$ ), encontrándose diferencias nuevamente solo entre El Churi y San Judas ( $p = 0.0014$ ), El Churi y Santa Rosalía ( $p = 0.0445$ ), pero no entre San Judas y Santa Rosalía ( $p = 0.0988$ ).

La eficiencia de reabsorción de nitrógeno ( $F(4.113) = 18.71$ ,  $p = 0.0001$ ) en base a las formas de vida ( $p < 0.0001$ ) y sitios ( $p < 0.0001$ ) presentó diferencias significativas (Tabla 3). La eficiencia de reabsorción fue significativa en los tres sitios, se presentaron diferencias significativas entre árbol y arbusto ( $p < 0.0001$ ), árbol y pasto ( $p = 0.02$ ), pero no entre arbusto y pasto ( $p = 0.99$ ). La eficiencia de reabsorción del fósforo ( $F(4.100) = 13.56$ ,  $p < 0.0001$ ) también presentó diferencias entre formas de vida ( $p < 0.0001$ ) de los diferentes sitios ( $p < 0.0001$ ). Se presentaron diferencias significativas entre árbol y arbusto ( $p = 0.0005$ ), árbol y pasto ( $p = 0.0034$ ), pero no entre arbusto y pasto ( $p = 0.60$ ). La reabsorción de nitrógeno y fósforo tuvo diferencias significativas entre los sitios con excepción del pasto, el cual tuvo una eficiencia de reabsorción similar donde se encontró presente.



**Figura 23.** Eficiencia de reabsorción de nitrógeno en especies comunes.



**Figura 24.** Eficiencia de reabsorción de fósforo en especies comunes.

## VII. DISCUSIÓN

Cada uno de los sitios de estudio presentó características que lo diferenciaba de los otros. Comenzando con el tipo de vegetación, este difirió en los tres sitios en la mayoría de las especies, resultando solo tres especies comunes. Todas las especies de cada uno de los sitios fueron comparadas en cuanto a concentraciones foliares, proporciones estequiométricas y eficiencia de reabsorción entre especies, tipo de hoja y forma de vida. Además, se compararon las especies comunes para diferenciar la influencia e interacciones entre especies y sitio respecto a las mismas variables mencionadas, siendo las diferencias entre sitios las de mayor significancia para cada una de dichas variables. La importancia de utilizar o no el FCPM puede resultar decisivo al momento de interpretar los resultados pues se encontró que este factor de corrección puede variar. Además de la variabilidad intra-especie, el FCPM afectó la cuantificación de los valores obtenidos.

### VII.1 Especies dominantes

Las especies dominantes se estudiaron en tres sitios a lo largo de un gradiente de aridez. Las especies caducifolias fueron más comunes que las perennifolias, como ya se ha reportado anteriormente para el Desierto Sonorense (Castellanos *et al.*, 2018). San Judas fue el sitio más árido y con menor diversidad de especies dominantes, un matorral desértico en el cual se colectaron seis especies en comparación con los otros dos sitios más húmedos. Santa Rosalía fue el sitio intermedio en el gradiente de aridez, un mezquital, y El Churi fue el sitio más húmedo, un matorral subtropical con especies características como *Fouquieria macdougalii* e *Ipomoea arborescens*. En cada sitio, las especies se agruparon en diferentes proporciones en el espectro de grupos funcionales, que pueden ser atribuidos a que un aumento de la precipitación está asociado con un aumento de las proporciones de tipos funcionales en la vegetación (Djebou *et al.*, 2015). Esta es la razón por la cual San Judas presentó menor cantidad de especies dominantes en comparación con los otros dos sitios de estudio.



## VII.2 Relación de las concentraciones foliares con la disponibilidad en el suelo

Se analizó la relación de la eficiencia de reabsorción de nutrientes en la hoja con la concentración de dichos nutrientes totales en el suelo. Este análisis se llevó a cabo en El Churi durante el 2017 y se observó que, tanto para el nitrógeno como el fósforo, la relación entre la eficiencia de reabsorción y la concentración en el suelo fue negativa y significativa estadísticamente. En diversos estudios se ha encontrado dicha relación para el nitrógeno, sin embargo, el fósforo suele diferir en cuanto a su comportamiento, ya que se ha encontrado que esta relación puede ser negativa (Aerts, 1996), positiva (Kobe, *et al.*, 2005; Vergutz, *et al.*, 2012; Zhang, *et al.*, 2014) o no existir (Yan, *et al.*, 2018). Este hecho indica que existe una alta conservación de nutrientes debido a la posible baja disponibilidad en el suelo, en este sitio de estudio. El hecho de que las eficiencias de reabsorción sean significativamente diferentes entre sitios, podría indicar que la relación con los nutrientes en suelo puede variar a lo largo del gradiente.

Las concentraciones en la hoja senescente pueden brindar un panorama sobre las posibles concentraciones en suelo de los sitios aunque este no se muestreó. Se ha relacionado de manera negativa la concentración de nitrógeno en la hojarasca con su concentración en el suelo, se esperaría que altas concentraciones sean indicativas de baja disponibilidad en suelo, por otro lado, el fósforo de la hojarasca se ha relacionado de manera positiva con las concentraciones en el suelo, por tanto, altas concentraciones en hoja senescente tienen como consecuencia suelos ricos en este nutriente (Seaman, *et al.*, 2015). Si analizamos lo anterior, se podría inferir que San Judas debido a su alta concentración de nitrógeno foliar, es un sitio con baja disponibilidad en suelo, las concentraciones foliares de fósforo de este mismo sitio son significativamente altas comparadas a los otros sitios, lo que podría indicar que hay una alta disponibilidad de fósforo en suelo. Mientras que Santa Rosalía presenta valores intermedios entre los otros dos sitios de estudio. En sitios de alta fertilidad existe un debate sobre el costo energético de la absorción de nutrientes por medio de las raíces y de la reabsorción de nutrientes por medio de las hojas, debido a que dicha información puede ser controversial (Kobe *et al.*, 2005), sin embargo, en este estudio encontramos que existe una relación negativa entre la concentración de nutrientes en el suelo y su reabsorción en las hojas.

El análisis permitió establecer también las relaciones estequiométricas y homeostáticas entre los nutrientes en las hojas (demanda) y el suelo (fuente). Dado que se encontraron relaciones no significativas en la relación logarítmica entre nutrientes en el suelo y las hojas, con pendientes poco pronunciadas cercanas a cero, esto muestra una homeostasis casi estricta para los datos estequiométricos de C:N ( $p = 0.48$ ) y N:P ( $p = 0.28$ ). Lo anterior indica que no hay relación entre las concentraciones foliares, y los nutrientes totales en el suelo, es decir, las especies presentan homeostasis, lo que significa que las especies de plantas regulan la heterogeneidad en las proporciones estequiométricas en el suelo. Mecanismos similares se han encontrado, donde la eficiencia de reabsorción asegura la conservación de nutrientes y es capaz de mantener el equilibrio homeostático (Brant y Chen, 2015). Lo anterior muestra que la eficiencia de reabsorción y la concentración en suelo de las especies de estudio presentan correlación negativa. A pesar de que las concentraciones estequiométricas de C:N y N:P pueden cambiar a lo largo del crecimiento y variaciones ambientales de las plantas (Ågren, 2004), éstas llegan a un equilibrio homeostático en la madurez, como se encontró en este estudio.

### **VII.3 Nutrientes en hojas**

*Nitrógeno foliar.* Se encontraron diferencias en las concentraciones foliares entre la mayoría de las especies de los sitios, sin embargo algunos sitios (Santa Rosalía y el Churi) mantuvieron concentraciones similares de nitrógeno, y San Judas mostró concentraciones mayores en sus hojas verdes y senescentes. Las observaciones de altas concentraciones de nitrógeno en especies de plantas de zonas áridas han llegado a ser cuestionadas (Killingbeck y Whitford, 1996) debido a que se encontraron valores muy similares en 11 desiertos estudiados alrededor del mundo (2.2%) comparados con ecosistemas más húmedos como los bosques deciduos o mixtos (2.2%), plantas marinas (2.0%) y de sotobosque (2.1%). La concentración promedio de nitrógeno encontrada en la hojarasca de 11 especies de plantas correspondientes a los mismos desiertos mencionados fue de 1.1%. Lo anterior propuso que las altas concentraciones de N en las plantas desérticas eran debidas a la falta de datos que permitieran la comparación de las especies desérticas con las de otros tipos de vegetación. Sin embargo, en los resultados obtenidos en el presente estudio, es posible observar que en la zona con mayor aridez existe una concentración significativamente mayor (3.3% de N) en comparación con los otros dos sitios que presentaron

concentraciones de 2.6%. Esto sugiere que ampliar la cantidad de especies en el sitio, puede dar una mejor aproximación a las concentraciones reales de este tipo de vegetación. Además, se ha reportado anteriormente para el desierto Sonorense altas concentraciones de nitrógeno foliar (Castellanos *et al.*, 2018).

Para comprobar si la aridez tenía efecto sobre las concentraciones foliares de las especies estudiadas a lo largo del gradiente del Desierto Sonorense, se compararon las concentraciones de N y P en especies comunes a los tres sitios. Se encontraron diferencias significativas entre las especies de un mismo sitio. Sin embargo, los resultados mostraron que las concentraciones foliares de hoja verde en las especies no fueron estadísticamente diferentes entre sitios, pero sí entre las concentraciones en la hoja senescente. El hecho de que exista similitud en las concentraciones entre sitios respecto a la hoja verde, pero no en la senescente, sugiere diferencias en la proficiencia de reabsorción entre sitios, específicamente entre San Judas y Santa Rosalía, particularmente en San Judas donde las concentraciones en hojas verdes son significativamente más altas. Una mayor proficiencia en la reabsorción de nutrientes ha sido reconocido como una estrategia importante en especies de ambientes limitantes, como son las regiones áridas (Killingbeck, 1996; Zhao *et al.*, 2017).

Las especies con mayor concentración de nitrógeno foliar en los tres sitios fueron en su mayoría leguminosas fijadoras de nitrógeno. En Santa Rosalía la especie con mayor concentración de nitrógeno foliar fue *P. velutina*, al igual que El Churi. Es destacable que en este último sitio una de las especies con mayor concentración de nitrógeno foliar no es leguminosa ni fijadora de nitrógeno, *I. arborecens* una especie arbórea, caducifolia y con alta AFE, lo que corrobora una relación positiva con la concentración de nitrógeno foliar que se ha encontrado en otros estudios (Westoby *et al.* 2002). En San Judas *C. praecox* presentó la mayor concentración de nitrógeno foliar. Un factor importante al hecho de que *P. velutina* tenga las concentraciones más altas entre las especies comunes podría relacionarse con el hecho de que en el Desierto Sonorense anteriormente se ha reportado que el género *Prosopis* depende en un 43 a 61% de la fijación simbiótica de nitrógeno (Shearer *et al.*, 1983). Otros trabajos han encontrado relaciones similares de mayor concentración de nitrógeno en hojas de leguminosas fijadoras (Castellanos, *et al.*, 2018; Zhao *et al.*, 2017), aunque también se ha mencionado como

característica de la familia *Leguminosae*, incluyendo especies no fijadoras (Adams *et al.*, 2016), como lo encontrado para *C. praecox* en este estudio.

Las concentraciones foliares de nitrógeno en hoja verde en San Judas, Santa Rosalía y El Churi fueron:  $33.56 \pm 4.48$  mg/g,  $26.54 \pm 5.84$  y  $26.69 \pm 7.09$ , mientras que, en hoja senescente  $21.83 \pm 8.06$  mg/g,  $13.41 \pm 7.57$  mg/g y  $12.85 \pm 8.68$  mg/g respectivamente. Diversos autores han reportado mediante meta análisis globales, incluyendo 753 especies a lo largo de China, concentraciones de nutrientes foliares, cercanos a  $18.4 \pm 0.5$  mg/g para hoja verde y  $9.74 \pm 0.33$  mg/g para hoja senescente (Vergutz *et al.*, 2012; Han *et al.*, 2005). Las concentraciones promedio encontradas en diversas regiones a lo largo del mundo son más bajas que las concentraciones promedio en este estudio, lo que muestra que la proficiencia de nitrógeno en nuestros sitios fue más baja (más concentración permaneció en la hoja senescente) que el promedio mundial.

En San Judas, en el extremo más árido del gradiente, se encontraron las menores proficiencias para nitrógeno (concentraciones más altas de nitrógeno foliar en hoja senescente). Se ha reportado que en zonas áridas la mayor parte de la mineralización de nitrógeno ocurre durante la temporada de lluvias al aumentar la humedad y la actividad microbiana, sin embargo, las concentraciones de nitrógeno se dan de manera heterogénea por parches y en repuesta a estímulos de microclima (Celaya-Michel *et al.*, 2011). Por lo anterior, lo esperado sería encontrar mayores concentraciones de nitrógeno en los dos sitios más húmedos, sin embargo, esto no fue así, ya que el sitio de mayor concentración también fue el más árido. Diversos autores correlacionan de manera positiva la concentración de nitrógeno en las hojas y la aridez (Wright y Westoby, 2002), pero se ha correlacionado de manera negativa la concentración de nitrógeno en el suelo con la media anual de precipitación a escala global (Handley *et al.*, 1999) y con el índice de aridez (Wang *et al.*, 2014). La disponibilidad de N para las plantas aumenta con la disponibilidad de agua, aunque no de manera simultánea para todas las especies, lo que puede contribuir a la coexistencia de las mismas al no competir por este recurso (Gebauer y Ehleringer, 2000). Una baja proficiencia de rabsorción de N en el sitio de mayor aridez, sugiere mayor entrada de N al suelo, sin embargo la disponibilidad del nutriente para las plantas compite con los procesos microbianos, por lo que se ha encontrado una dinámica compleja de disponibilidad del N en el suelo que disminuye en los extremos del gradiente de aridez y es mayor en sitios

intermedios (Wang *et al.*, 2014). Es esperable que el suelo de la zona más árida sea la de menor concentración de nitrógeno, por lo que las altas concentraciones foliares de este nutriente en la zona de mayor aridez pueden deberse; ya sea a una alta concentración de formas disponibles de nitrógeno en el suelo o bien, a una alta conservación de nitrógeno mediante la reabsorción.

*Fósforo foliar.* Las concentraciones foliares de fósforo en hoja verde y senescente fueron similares a las reportadas a escala global ( $1.43 \pm 0.007$  mg/g en hoja verde y  $0.77 \pm 0.006$  mg/g en hoja senescente respectivamente) (Vergutz *et al.*, 2012; Han *et al.*, 2005) para El Churi ( $1.93 \pm 0.72$ mg/g en hoja verde y  $1.0 \pm 0.43$ mg/g en hoja senescente), San Judas ( $1.98 \pm 0.54$ mg/g en hoja verde y  $1.54 \pm 0.69$ mg/g en hoja senescente) y Santa Rosalía ( $1.32 \pm 0.44$ mg/g en hoja verde y  $0.65 \pm 0.32$  en hoja senescente). El hecho de que las concentraciones foliares senescentes sean altas en un sitio con respecto a otro de los estudiados hace referencia a una baja eficiencia de reabsorción que puede deberse a una alta disponibilidad del nutriente en el suelo, o a mecanismos de incorporación que faciliten su absorción como puede ser el establecimiento con asociaciones micorrícicas (Bonfante y Genre, 2010). Los pulsos de precipitación y altas concentraciones de P están relacionados con hojas de rápido crecimiento y de vida corta (Drenovsky *et al.*, 2019), como en El Churi donde la mayoría de sus especies son caducifolias, lo que explicaría sus altas concentraciones en hoja verde.

En las especies *M. laxiflora*, *O. tesota* y *P. velutina* de San Judas es apreciable que las concentraciones de fósforo foliar en estas especies aumentaron en la hoja senescente, por ejemplo, *P. velutina* tuvo una concentración foliar promedio en hoja verde de  $1.67 \pm 0.15$  mg/g y en hoja senescente de  $1.97 \pm 0.70$  mg/g. El proceso de acreción, el aumento de nutrientes en la hoja senescente, suele suceder en sitios donde hay una gran cantidad de formas disponibles de fósforo (Milla *et al.*, 2006), sugiriendo una contribución importante de las hojas al suelo. La importancia de la disponibilidad de fósforo para las especies, es que siendo un nutriente escaso y poco disponible, limita procesos biológicos y regula el ciclo del nitrógeno (Jackson *et al.*, 1990). El fósforo es necesario, entre otras cosas, para llevar a cabo una gran cantidad de rutas metabólicas en forma de moléculas de transferencia de energía (p. ej. ATP), particularmente en la fijación de nitrógeno (en especies fijadoras), ya que éste es un proceso energéticamente costoso. Las especies arbóreas fijadoras de nitrógeno (*O. tesota* y *P. velutina*) presentaron altas

concentraciones de P en hoja senescente, indicativo de acreción presente, lo que podría ser indicativo de alta disponibilidad de P en suelo.

#### **VII.4 Proporciones estequiométricas**

Las concentraciones C:N en la hoja verde hacen referencia a el tiempo de vida y la tasa fotosintética, mientras que la relación N:P está relacionada al crecimiento (Sternner y Elser, 2002; Vrede *et al.*, 2004). La especie *C. ciliaris* tiene bajas proporciones N:P y de rápido crecimiento, al igual que otras especies como *F. macdougallii* y *J. cardiophylla*. Por lo que, las proporciones estequiométricas brindan una idea de la fisiología de las especies en el medio que habitan.

Las proporciones C:N cambian durante el proceso de reabsorción. El nitrógeno es solubilizado y reabsorbido, mientras que el carbono, al formar parte de moléculas de difícil hidrólisis se reabsorbe en menor cantidad. Lo anterior como consecuencia hace que las proporciones C:N aumenten durante la senescencia, haciendo al nitrógeno el nutriente limitante en la hojarasca. Las especies que presentaron proporciones C:N altas fueron especies caducifolias como *C. ciliaris*, *F. splendens*, *J. cordata*, *F. macdougallii*, *I. arborecens*, *J. cardiophylla* y *L. tridentata*. Las altas concentraciones de C:N en las hojas senescentes son indicativas de baja calidad en la hojarasca, por lo que dada la mayor proporción de compuestos carbonados que quedan en la hoja después de su abscisión, estas hojas son de difícil degradación.

Las proporciones estequiométricas en la hoja senescente permiten evaluar la limitación de nutrientes para las especies y los sitios. En lo que respecta a los cambios estequiométricos C:N y N:P entre la hoja verde y senescente se observaron diferentes tendencias. La proporción C:N es notable que aumenta cuando llega la senescencia. En cuanto a las proporciones N:P estas parecen variar dependiendo de la especie y del sitio, cuando la proporción N:P es mayor en la hoja senescente indica que el nutriente limitante para la planta es el fósforo, como en el caso de *L. tridentata* de San Judas, mientras que las proporciones N:P menores que las encontradas en la hoja verde indican que el nutriente limitante para la planta es en realidad el nitrógeno.

## VII.5 Nutrientes en distintos tipos de hoja y forma de vida

Para la mayoría de los sitios se encontraron mayores concentraciones de nitrógeno foliar en las hojas perennifolias (principalmente en *O. tesota* y *P. velutina*). Lo anterior resulta diferente a lo esperado, dado que, en hojas caducifolias por tener menor tiempo de vida, se ha visto que poseen tasas fotosintéticas mayores y una relación positiva con la concentración de nitrógeno según el espectro de la economía de las hojas (Wright *et al.*, 2004), pero este aspecto solo parece cumplirse para el sitio San Judas. Sin embargo, ya se ha reportado anteriormente que hojas verdes con altas concentraciones de N y P también tendrán altas concentraciones en la hoja senescente, además de una baja eficiencia de reabsorción (Kobe *et al.*, 2005), como fue el caso de las especies perennifolias presentes en El Churi y Santa Rosalía.

Los diferentes comportamientos en cuanto a la concentración de nutrientes observada pueden deberse a la fisiología específica de la especie. Las zonas se manejaron con un gradiente de aridez, siendo El Churi el lugar más húmedo y San Judas el más árido, por lo que el clima podría ser un fuerte influyente en cuanto al uso y conservación de nutrientes de las especies, así como las estrategias ecológicas que las plantas desarrollen para poder enfrentar el estrés. Una menor concentración de nutrientes en hojas senescentes perennifolias podría ser el reflejo también de una baja disponibilidad en el suelo en que se encuentran (Kobe *et al.*, 2005).

Las islas de fertilidad son de gran importancia en las zonas áridas. Se sabe que bajo el dosel de especies en su mayoría leguminosas fijadoras de nitrógeno y con hojas perennes, existen elevadas concentraciones de C y N, además de altas concentraciones de microorganismos (He *et al.*, 2018). Esto hace que dichas especies cumplan papeles ecológicos muy importantes tales como: capturar partículas debido al movimiento transversal del viento (Núñez *et al.* 2001), aumentar la disponibilidad de agua y de nutrientes provenientes de la descomposición de la hojarasca como C, N, y otros (Burke *et al.* 1998; Reynolds *et al.* 1999), promover la actividad microbiana debido al mantenimiento a mayor plazo de la humedad en comparación de espacios abiertos (He *et al.*, 2018), el nodricismo (García-Sánchez *et al.* 2012) y por ende, aumentar las interacciones bióticas suelo-planta y con otros organismos del medio (Burke *et al.* 1998; Perroni-Ventura *et al.* 2006). Se estima que las diferencias en los patrones de conservación de N y P entre las formas de vida son de importancia adaptativa y relevantes

en relación a la velocidad de descomposición el cual tiene un impacto sobre el ciclo de los nutrientes en los ecosistemas áridos (Bertiller, *et al.* 2005).

## VII.6 Incorporación del factor de corrección de pérdida de masa

Las variaciones en el valor obtenido en cuanto a la cuantificación de la eficiencia de reabsorción al emplearse o no el FCPM tienen fundamentos importantes. El FCPM indica la proporción de masa que permanece en la hoja senescente, después de su incisión. Es posible calcular el FCPM a partir del cociente  $(1/AFE_{senescente}) / (1/AFE_{verde})$ , donde AFE hace referencia al área foliar específica de la hoja senescente y la verde respectivamente, para ser utilizado en la ecuación de la eficiencia de reabsorción (Vergutz *et al.*, 2012). En el caso de valores menores a uno nos da una idea de la masa total perdida durante este proceso, mientras que, en valores mayores a uno es un indicativo de ganancia de masa.

El FCPM está relacionado con el AFE, la disminución del peso y área de la hoja senescente durante el proceso de reabsorción impacta sobre su cuantificación. La reabsorción durante el proceso de la senescencia genera cambios en el peso y área de la hoja senescente, por lo que pudiera parecer que los nutrientes se conservan, cuando en realidad han disminuido, por ello, utilizar el FCPM, da estimaciones más acertadas al valor real. Estos cambios en peso y área se deben en parte a la pérdida de turgencia de las células al reabsorber las moléculas de agua durante la senescencia (van Heerwaarden *et al.*, 2003).

A través del tiempo, han surgido controversias sobre la eficiencia en cuanto a la estimación matemática de la cuantificación de nutrientes. En el 2005 Luyssaert *et al.*, dudaron sobre si el modelo de aquella época era el adecuado para determinar acreción, reabsorción y reabsorción proporcional, y llegaron a la conclusión que el estimador comunmente utilizado no mide los procesos como la acreción y reabsorción de nutrientes específicos, solo puede ser usado para determinar la reabsorción proporcional de nutrientes. Dado que la pérdida de masa ocurre durante la senescencia y eso puede llevar a sobreestimar el valor real de la reabsorción de nutrientes, en 2003 (van Heerwaarden *et al.*, 2003) y posteriormente en el 2012 Vergutz *et al.* (2012) introdujeron el factor de corrección de masa, el cual permite el cálculo del valor real de



los nutrientes reabsorbidos, sin embargo, no se ha reportado su uso en procesos tales como la acreción.

En la actualidad, no existen estudios que hayan documentado la pérdida de masa durante la senescencia en especies del Desierto Sonorense, hasta esté. La pérdida de masa en hojas senescentes encontramos que puede ser considerable, que incluso se dio la condición de acreción (ganancia de masa) en algunas de las especies, lo que resalta aún más la necesidad de que estos resultados deban considerarse en estudios que involucren la productividad, eficiencia en el uso y reabsorción de nutrientes (Vernescu *et al.*, 2005).

### **VII.7 Eficiencia de reabsorción con y sin el factor de corrección de pérdida de masa.**

En cuanto a la eficiencia de reabsorción de fósforo en las formas de vida la especie de pasto invasiva presentó los más altos porcentajes. Esto debido principalmente a sus necesidades de rápido crecimiento. Esto además coincide con lo que se ha reportado anteriormente, que la reabsorción de fósforo es generalmente más alta en gramínoideas (Aerts, 1996) y en perennifolias que en especies deciduas (Yuan y Chen, 2009).

Los tres sitios de estudio presentaron diferencias significativas, disminuyendo conforme incrementa la aridez. Tanto en lo que respecta a nitrógeno y fósforo, el sitio menos árido en El Churi presentó la mayor eficiencia de reabsorción ( $81.28 \pm 8.86$  %N y  $76.74 \pm 11.25$  %P respectivamente), seguido por Santa Rosalía ( $53.88 \pm 26.61$  %N y  $50.34 \pm 26.98$  %P) y San Judas ( $37.06 \pm 23.93$  %N y  $20.14 \pm 39.90$  %P). Las especies perennifolias tienen hojas de larga vida y suelen presentar una alta eficiencia de reabsorción en zonas áridas, como un mecanismo adaptativo ante la limitación de agua y nutrientes, lo que contribuiría a disminuir la pérdida de nutrientes y evita depender en gran medida de las vías de reincorporación de nutrientes al suelo mediante la descomposición de la hojarasca (Killingbeck, 1996; Aerts y Chapin, 1999; Killingbeck y Whitford, 2001), sin embargo, lo anterior solo se cumplió para *L. tridentata* de San Judas, una especie arbustiva y perennifolia, mientras que, las especies que presentaron menores eficiencias de reabsorción fueron especies perennifolias arbóreas fijadoras de nitrógeno. Lo anterior sugiere que, en la zona más árida en nuestro gradiente, contrario a lo que podría pensarse, no hay una dominancia de especies perennifolias y existe una

sobrerrepresentación de las especies de leguminosas, por lo que la menor reabsorción disminuye la competencia tan fuerte que pudiera representar la conservación de nutrientes mediante tasas mayores de reabsorción.

Al igual que lo encontrado en otros estudios, la eficiencia de reabsorción disminuyó con la aridez entre sitios. Según lo reportado por otros autores, la eficiencia de reabsorción de nitrógeno en los arbustos decrece con la aridez, mientras que la concentración de la hoja senescente aumenta con la aridez (Bertiller *et al.*, 2005). A pesar de que las concentraciones de nitrógeno foliar en la hoja verde en el pasto estudiado pueden ser significativamente distintas, estas no varían en la hoja senescente a través del gradiente de aridez (Bertiller *et al.*, 2005), esto se observa en los sitios en los cuales fue colectado.

Fue posible observar una tendencia de menor reabsorción de nitrógeno en especies arbóreas de leguminosas. Este resultado coincide para *O. tesota* y *P. velutina* en los tres sitios. Dada su capacidad de ser fijadoras de nitrógeno, no ocupan reabsorber grandes porcentajes del nutriente, puesto que lo pueden obtener a partir de la simbiosis con las bacterias del suelo (Adams *et al.*, 2016). Sin embargo, la reabsorción fue baja para ambas, por lo que, en el caso de estas especies, el fósforo requerido para tal proceso en realidad puede ser la mayor limitante, dado que tiene que ser nuevamente absorbido del suelo por las raíces. En estudios anteriores, se ha observado que no existe relación positiva entre la concentración de fósforo en el suelo y su eficiencia de reabsorción (Yan *et al.*, 2018).

En los casos donde la eficiencia de reabsorción mostró valores negativos, estos fueron debidos al proceso de acreción. La acreción, el crecimiento de la hoja por acumulación de otros compuestos, se ha observado donde el suelo es rico en fosfatos y estos suelen ser acumulados en las hojas senescentes (Milla *et al.*, 2006). Esto podría ser un fuerte indicativo de la abundancia de este nutriente en el suelo, sin embargo, la aridez del sitio podría ser un impedimento para su obtención por la falta de agua, por lo que la estrategia de estas especies ante las condiciones limitantes que se presentan debe ser estudiada aún con más detalle fisiológicamente, debido a que la comprensión de los mecanismos que controlan la eficiencia de reabsorción sigue siendo limitada (Brant y Chen, 2015).

En lo que respecta a la reabsorción en la misma especie en diferentes sitios, solo presentaron diferencias entre sitios, pero no entre especies del mismo sitio. Las especies comunes en El Churi reabsorben significativamente más nitrógeno que estas mismas especies presentes en San Judas ( $p < 0.0001$ ) y Santa Rosalía ( $p = 0.0033$ ). A su vez, las especies comunes de El Churi, reabsorben significativamente más fósforo que las mismas especies en San Judas ( $p = 0.0014$ ) y Santa Rosalía ( $p = 0.0445$ ). Lo anterior podría relacionarse al comportamiento con el gradiente de aridez que se ha observado a lo largo del estudio.

Contrario a lo esperado, las especies del sitio más húmedo reabsorben más que las del sitio más árido, esta significativa diferencia puede deberse a la diferencia de especies entre ambos sitios, puesto que El Churi cuenta con nueve especies y San Judas seis, de las seis especies presentes en San Judas, dos de las tres especies perennifolias son fijadoras de nitrógeno, las cuales se caracterizaron durante este estudio presentar las más bajas eficiencias de reabsorción. Por tanto, la falta de especies caducifolias en San Judas pudo haber afectado en esta diferencia, además, de la disponibilidad presente en el suelo de las especies, ya discutido anteriormente.

La eficiencia de reabsorción tiene impacto directo sobre el individuo y la conservación de nutrientes de la especie (Aerts, 1996), mientras que la proficiencia de reabsorción tiene impacto en las proporciones C:N y la tasa de descomposición del suelo (Chávez-Vergara *et al.* 2018) y los ciclos de nutrientes (Killingbeck, 1996). Por lo que, las especies menos proficientes de los sitios estudiados son aquéllas que en hoja senescente conservan altas cantidades de nutrientes, concentraciones mayores de 0.7% (7 mgN/g) para nitrógeno y 0.05% (0.5 mgP/g) para fósforo (Killingbeck, 1996). Las altas concentraciones de nutrientes en hoja senescente están relacionadas con la alta disponibilidad del nutriente en el suelo (suelos fértiles) (Schlesinger *et al.* 1989) ya sea mediante una gran concentración de formas disponibles o a la simbiosis con microorganismo del suelo, tales como las bacterias fijadoras de nitrógeno y las micorrizas (para obtener formas disponibles de fósforo) (Bonfante & Genre, 2010). Como consecuencia esta hojarasca al ser rica en nutrientes tiende a descomponerse más fácilmente, como consecuencia, aumenta la materia orgánica y fertilidad en suelo, lo que impacta de manera positiva en el ecosistema (Austin *et al.* 2014). Otra razón importante por la cual la eficiencia de reabsorción puede variar con el tiempo además del FCPM es la plasticidad. Es importante

cuestionarse si las reabsorciones obtenidas en un año serán las mismas al siguiente. Nosotros encontramos diferencias en cuanto a la eficiencia de reabsorción para las especies del sitio (El Churi) muestreado durante el 2017 y 2018. Se ha reportado, por ejemplo, que plantas tolerantes a la sequía, como *F. splendens* han demostrado plasticidad al presentar variaciones interanuales en cuanto a su eficiencia de reabsorción (Brant y Chen, 2015).

La variabilidad entre la eficiencia de reabsorción de las especies en un mismo tipo de suelo, pueden deberse a estrategias ecológicas propias de la especie. Las altas concentraciones encontradas sugieren que esto podría ser una estrategia de las plantas para mantener niveles de funcionamiento de la biota microbiana del suelo, su sobrevivencia y crecimiento y mayores tasas de descomposición y mineralización. . Mientras que, valores muy diferentes en una misma especie podrían deberse a senescencia prematura, causada por diversos factores, por ejemplo, sequía o enfermedades (Jiang *et al.*, 2019). Por último, las diferencias interanuales, así como las de diferentes sitios para la misma especie en la eficiencia de reabsorción son atribuidas a la plasticidad de estas.

## VIII. CONCLUSIONES

El estudio muestra que la reabsorción de nutrientes N y P disminuye en sitios de mayor aridez. Una menor eficiencia de reabsorción y mayor proficiencia de reabsorción en el sitio más árido sugiere que los nutrientes son lixiviados al suelo, por lo que la retroalimentación entre las concentraciones de dichos nutrientes en el suelo y en las hojas parecen ser determinantes en esta región árida. Los patrones de menor reabsorción en el sitio de mayor aridez coinciden con lo encontrado en la literatura y sugiere que la reabsorción no solo depende de las características fisiológicas de las especies, sino de la retroalimentación con las concentraciones en suelo. Sin embargo, las respuestas diferenciadas a lo largo del gradiente sugieren un patrón de respuesta menor en los extremos y mayor en la porción intermedia a lo largo del gradiente, algo que se ha encontrado en otros estudios sobre la relación del índice de aridez con otras variables como productividad y nutrientes. Es probable que los componentes de la aridez, altas temperaturas y baja precipitación influyan de manera diferenciada en los patrones de reabsorción de nutrientes en las plantas estudiadas en el Desierto Sonorense.

Las contribuciones ecológicas de la eficiencia de reabsorción se ven reflejadas en las concentraciones foliares de la hoja senescente. Como resultado de la eficiencia de reabsorción las proporciones estequiométricas presentan variaciones en la hoja verde y la senescente. Dicho cambio, puede ser indicativo del nutriente limitante para la planta, con lo cual se podría establecer estrategias ecológicas para la especie en el medio en el que se encuentra. Las proporciones estequiométricas C:N aumentaron en la hoja senescente, lo que es un reflejo de la disminución de N, mientras que las proporciones estequiométricas N:P aumentaron o disminuyeron según la especie. Estos cambios proporcionales tendrán diferentes impactos en el medio, Por ejemplo, hojas senescentes con bajas proporciones C:N serán más fácilmente descompuestas que aquellas con altas concentraciones de compuestos carbonados, con ayuda de la actividad microbiana del sitio. Además, Las especies con mayor concentración en hoja senescente tienen una mayor aportación de nutrientes al medio, lo que contribuye a la formación de islas de fertilidad, mientras que aquellas con bajas concentraciones, posiblemente debido a una alta eficiencia de reabsorción sea debido a la conservación de nutrientes por parte de la especie.

La mayor concentración de nitrógeno se encontró en el sitio más árido, sin embargo, todas las encontradas en el estudio fueron más altas que las reportadas en la literatura para zonas similares y que el promedio global. Lo anterior apoya la teoría sobre que las zonas áridas presentan mayor concentración foliar de nitrógeno en comparación a zonas más húmedas.

Las diferencias encontradas en las concentraciones de nutrientes foliares y su reabsorción sugieren que las especies y en particular los grupos funcionales como las leguminosas, tienen una gran importancia en la biogeoquímica de las comunidades de las zonas áridas de México. Las altas tasas de nutrientes en sus hojas senescentes y baja eficiencia de reabsorción, las constituyen en especies clave como fuentes importantes de nutrientes y generadoras de islas de fertilidad en el paisaje. Cambios biogeoquímicos como los establecidos en este estudio, requieren de una mayor integración con el papel de las especies de leguminosas como facilitadoras en el establecimiento de otras especies y generadoras de la mayor diversidad de las regiones áridas subtropicales en el país.

## **IX. RECOMENDACIONES**

- Ampliar el estudio a lo largo del Desierto Sonorense para establecer el dinamismo de la eficiencia de reabsorción entre las especies de la zona y en diferentes años.
- Realizar un mayor número de muestreos de suelo a lo largo del Desierto Sonorense y relacionar la disponibilidad con la eficiencia de reabsorción en especies del Desierto Sonorense para considerar posibles variaciones a lo largo de este.
- Calcular los valores de la homeostasis estequiométrica en el gradiente de aridez para conocer si hay o no variaciones en esta.
- Realizar un experimento sobre la tasa de descomposición a lo largo de un gradiente de aridez ayudará a conocer las aportaciones reales de la proficiencia de reabsorción al suelo.
- Estudiar posibles escenarios de cambio climático y la forma como impactaría la eficiencia de reabsorción en las especies y la proficiencia de reabsorción en el reciclaje de nutrientes.

## X. LITERATURA CITADA

- Adams, M. A., Turnbull, T. L., Sprent, J. I., & Buchmann, N. (2016). Legumes are different: Leaf nitrogen, photosynthesis, and water use efficiency. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(15), 4098-4103. <https://doi.org/10.1073/pnas.1523936113>.
- Aerts, R. & Chapin III, F. S. (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. En *In Advances in ecological research* (págs. 1-67). Academic Press. doi:[https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60016-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60016-1)
- Aerts, R. (1996). Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology*, 597-608. doi:10.2307/2261481
- Aerts, R., Cornelissen, J. H. C., Van Logtestijn, R. S. P., & Callaghan, T. V. (2007). Climate change has only a minor impact on nutrient resorption parameters in a high-latitude peatland. *Oecologia*, 151(1), 132-139. doi:<https://doi.org/10.1007/s00442-006-0575-0>
- Ågren, G. I. (2004). The C: N: P stoichiometry of autotrophs—theory and observations. *Ecology Letters*, 7(3), 185-191. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00567.x>
- Ågren, G. I. (2008). Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 39, 153-170. doi:<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173515>
- Arnon, D. I. (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant physiology*, 24(1), 1. doi:10.1104/pp.24.1.1
- Austin, A. T., Yahdjian, L., Stark, J. M., Belnap, J., Porporato, A., Norton, U., Ravetta, D. A., & Schaeffer, S. M. (2004). Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, 141(2), 221-235. doi:<https://doi.org/10.1007/s00442-004-1519-1>
- Austin, A. T., Vivanco, L., González-Arzac, A., & Pérez, L. I. (2014). There's no place like home? An exploration of the mechanisms behind plant litter—decomposer affinity in terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 204(2), 307-314. doi:<https://doi.org/10.1111/nph.12959>
- Bertiller, M. B., Sain, C. L., Carrera, A. L., & Vargas, D. N (2005). Patterns of nitrogen and phosphorus conservation in dominant perennial grasses and shrubs across an aridity gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 62(2), 209-223. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.11.011>
- Bohner, A., Kojima, S., Hajirezaei, M., Melzer, M., & von Wiren, N. (2015). Urea retranslocation from senescing *Arabidopsis* leaves is promoted by DUR 3-mediated urea retrieval from leaf apoplast. *The Plant Journal*, 81(3), 377-387. doi:<https://doi.org/10.1111/tpj.12740>
- Bonfante, P. & Genre, A. (2010). Mechanisms underlying beneficial plant—fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature communications*, 1, 48. doi:<https://doi.org/10.1038/ncomms1046>



- Brant, A. N. & Chen, H. Y. (2015). Patterns and mechanisms of nutrient resorption in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 34(5), 471-486. doi:<https://doi.org/10.1080/07352689.2015.1078611>
- Burke, I. C., Lauenroth, W. K., Vinton, M. A., Hook, P. B., Kelly, R. H., Epstein, H. E., Aguiar, M. R., Robles, M. D., Aguilera, M. O., Murphy, K. L. & Gill, R. A. (1998). Plant-soil interactions in temperate grasslands. In *Plant-induced soil changes: Processes and feedbacks*, 121-143. doi:[https://doi.org/10.1007/978-94-017-2691-7\\_7](https://doi.org/10.1007/978-94-017-2691-7_7)
- Carrera, A. V., Vargas, D. N., Campanella, M. V., Bertiller, M. B., Sain, C. L., Mazzarino, M. J. (2005). Soil Nitrogen in relation to quality and decomposability of Plant Litter in the Patagonian Monte, Argentina. *Plant Ecology*, 181: 139-151. doi:<https://doi.org/10.1007/s11258-005-5322-9>
- Castellanos, A. E., Llano-Sotelo, J. M., Machado-Encinas, L. I., López-Piña, J. E., Romo-Leon, J. R., Sardans, J., & Peñuelas, J. (2018). Foliar C, N, and P stoichiometry characterize successful plant ecological strategies in the Sonoran Desert. *Plant ecology*, 219(7), 775-788. doi:<https://doi.org/10.1007/s11258-018-0833-3>
- Celaya Michel, H., García Oliva, F., Rodríguez, J. C., & Castellanos Villegas, A. E. (2015). Cambios en el almacenamiento de nitrógeno y agua en el suelo de un matorral desértico transformado a sabana de buffel (*Pennisetum ciliare* (L.)). *Terra Latinoamericana*, 33(1), 79-93.
- Celaya-Michel, H. & Castellanos-Villegas, A. E. (2011). Mineralización de nitrógeno en el suelo de zonas áridas y semiáridas. *Terra Latinoamericana*, 29(3), 343-356.
- Chapin, F. S. & Kedrowski, R. A. (1983). Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology*, 64(2), 376-391. doi:<https://doi.org/10.2307/1937083>
- Chapin, F. S. Matson, P. A., & Vitousek, P. (2011). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. New York Dordrecht Heidelberg London: Springer.
- Chávez-Vergara, B., Merino, A., González-Rodríguez, A., Oyama, K., & García-Oliva, F. (2018). Direct and legacy effects of plant-traits control litter decomposition in a deciduous oak forest in Mexico. *PeerJ*, 6, e5095.
- Christian, A. D., Crump, B. G., & Berg, D. J. (2008). Nutrient release and ecological stoichiometry of freshwater mussels. *Journal of the North American Benthological Society*, 27(2):440–450. doi:10.1899/07-112.1
- Coley, P. D., Bryant, J. P., & Chapin, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230(4728), 895-899. doi: 10.1126/science.230.4728.895
- CONAGUA. (28 de Agosto de 2019). *Climogramas 1981-2010*. Obtenido de <https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/climogramas-1981-2010>

- Cornelissen, J. H. (1996). An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology*, 573-582. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/2261479>
- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O., Hoobie, E. S., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Quested, H. M., Santiago, L., Wardle, D., Wirth, I., Aerts, R., Allison, S., Van Bodego, P., Brovkin, V., Chatain, A., Callaghan, T. V., Díaz, S., Garnier, E., Gurvich, D., Kazakou, E., Klein, J. A., Read, J., Reich, P., Soudzilovskaia, N., Vaieretti, M. & Westoby, M. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters*, 11(10), 1065-1071.
- Crafts-Brandner, S. J., Hölzer, R., & Feller, U. (1998). Influence of nitrogen deficiency on senescence and the amounts of RNA and proteins in wheat leaves. *Physiologia plantarum*, 102(2), 192-200. doi:<https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1998.1020206.x>
- Desclos, M. E., Etienne, P., Coquet, L., Jouenne, T., Bonnefoy, J., Segura, R., Reze, S., Ourry, A. & Avice, J. C. (2009). A combined <sup>15</sup>N tracing/proteomics study in *Brassica napus* reveals the chronology of proteomics events associated with N remobilisation during leaf senescence induced by nitrate limitation or starvation. *Proteomics*, 9(13), 3580-3608. doi:<https://doi.org/10.1002/pmic.200800984>
- Djebou, D. C. S., Singh, V. P., & Frauenfeld, O. W. (2015). Vegetation response to precipitation across the aridity gradient of the southwestern United states. *Journal of Arid Environments*, 115, 35-43. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.01.005>
- Drenovsky, R. E., Pietrasiak, N., & Short, T. H. (2019). Global temporal patterns in plant nutrient resorption plasticity. *Global Ecology and Biogeography*, 28(6), 728-743. doi:<https://doi.org/10.1111/geb.12885>
- Escalante Lozada, A., Gosset Lagarda, G., Matínez Jiménez, A. & Bolívar Zapata, F. (2004). Diversidad bacteriana del suelo: métodos de estudio no dependientes del cultivo microbiano e implicaciones biotecnológicas. *Agrociencia*, 38(6), 38(6), 583-592.
- Española, R. A. (15 de 09 de 2019). *Asociación de academias de la lengua española*. Obtenido de <https://dle.rae.es/srv/search?m=30&w=acreci%C3%B3n>
- Estiarte, M., & Peñuelas, J. (2015). Alteration of the phenology of leaf senescence and fall in winter deciduous species by climate change: effects on nutrient proficiency. *Global change biology*, 21(3), 1005-1017.
- Evans, J. R. (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. *Oecologia*, 78(1), 9-19. doi:<https://doi.org/10.1007/BF00377192>
- Feller, U., Anders, I., & Demirevska, K. (2008). Degradation of rubisco and other chloroplast proteins under abiotic stress. *Gen Appl Plant Physiol*, 34(1-2), 5-18.
- Fernández, M. T. (2007). Fósforo: amigo o enemigo. *ICIDCA. Sobre los derivados de la Caña de Azúcar*, 41(2), 51-57.

- Fleck, I. (1983). Estudios bioquímicos y fisiológicos de la senescencia foliar en *Hordeum* y *Triticum*. Barcelona, España: Universidad de Barcelona.
- Gan, S. & Amasino, R. M. (1997). Making sense of senescence (molecular genetic regulation and manipulation of leaf senescence). *Plant physiology*, 113(2), 313. doi:10.1104/pp.113.2.313
- García-Sánchez, R., Camargo-Ricalde, S. L., García-Moya, E., Luna-Cavazos, M., Romero-Manzanares, A., & Manuel Montaña, N. (2012). *Prosopis laevigata* and *Mimosa biuncifera* (Leguminosae), jointly influence plant diversity and soil fertility of a Mexican semiarid ecosystem. *Revista de Biología Tropical*, 60(1), 87-103. Obtenido de <[http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0034-77442012000100006&lng=en&nrm=iso](http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442012000100006&lng=en&nrm=iso)>. ISSN 0034-7744
- García-Trejo, J. F., & Soto-Zarazúa, G. M. (2012). La nueva ecología, una perspectiva integradora hacia un paradigma de sustentabilidad. *Ciencia UAQ*, 5.
- Gebauer, R. L., & Ehleringer, J. R. (2000). Water and nitrogen uptake patterns following moisture pulses in a cold desert community. *Ecology*, 81(5), 1415-1424. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1415:WANUPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1415:WANUPF]2.0.CO;2)
- Griffiths, B. S., Ritz, K., Bardgett, R. D., Cook, R., Christensen, S., Ekelund, F., Sørensen S. J., Bååth, E., Bloem J., de Ruiter P. C., Dolfing, J. & Nicolardot B. (2000). Ecosystem response of pasture soil communities to fumigation-induced microbial diversity reductions: an examination of the biodiversity–ecosystem function relationship. *Oikos*, 90(2), 279-294. doi:<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900208.x>
- Guitman, M. R., Arnozis, P. A., & Barneix, A. J. (1991). Effect of source-sink relations and nitrogen nutrition on senescence and N remobilization in the flag leaf of wheat. *Physiologia Plantarum*, 82(2), 278-284. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1991.tb00094.x>
- Han, W., Fang, J., Guo, D., & Zhang, Y. (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168(2), 377-385. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01530.x>
- Handley, L. L., Austin, A. T., Stewart, G. R., Robinson, D., Scrimgeour, C. M., Raven, J. A., & Schmidt, S. (1999). The  $\delta^{15}\text{N}$  natural abundance ( $\delta^{15}\text{N}$ ) of ecosystem samples reflects measures of water availability. *Functional Plant Biology*, 26(2), 185-199. doi:<https://doi.org/10.1071/PP98146>
- Havé, M., Marmagne, A., Chardon, F., & Masclaux-Daubresse, C. (2016). Nitrogen remobilisation during leaf senescence: lessons from *Arabidopsis* to crops. *Journal of experimental botany*, erw365. 68(10), 2513-2529. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw365>
- Hayes, P., Turner, B. L., Lambers, H., & Laliberté, E. (2014). Foliar nutrient concentrations and resorption efficiency in plants of contrasting nutrient-acquisition strategies along a 2-million-year dune chronosequence. *Journal of Ecology*, 102(2), 396-410. doi:10.1111/1365-2745.12196

- He, H., Bleby, T. M., Veneklaas, E. J., & Lambers, H. (2011). Dinitrogen-fixing Acacia species from phosphorus-impooverished soils resorb leaf phosphorus efficiently. *Plant, cell & environment*, 34(12), 2060-2070. doi:10.1111/j.1365-3040.2011.02403.x
- He, H., Eldridge, D. J., & Lambers, H. (2018). Mineral nutrition of plants in Australia's arid zone. *In On the Ecology of Australia's Arid Zone*, 77-102. doi:https://doi.org/10.1007/978-3-319-93943-8\_4
- Hikosaka, K. (2004). Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Annals of botany*, 95(3), 521-533. https://doi.org/10.1093/aob/mci050
- Hill, J. (1980). The remobilization of nutrients from leaves. *Journal of plant nutrition*, 2(4), 407-444. doi:https://doi.org/10.1080/01904168009362788
- Himelblau, E. & Amasino, R. M. (2000). Delivering copper within plant cells. *Current opinion in plant biology*, 3(3), 205-210. doi:https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)80066-7
- Himelblau, E. & Amasino, R. M. (2001). Nutrients mobilized from leaves of Arabidopsis thaliana during leaf senescence. *Journal of Plant Physiology*, 158(10), 1317-1323. doi:https://doi.org/10.1078/0176-1617-00608
- Hinojo-Hinojo, C., Castellanos, A. E., Huxman, T., Rodriguez, J. C., Vargas, R., Romo-León, J. R., & Biederman, J. A. (2019). Native shrubland and managed buffelgrass savanna in drylands: Implications for ecosystem carbon and water fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 268, 269-278. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.01.030
- Hobbie, S. E. (2015). Plant species effects on nutrient cycling: revisiting litter feedbacks. *Trends in ecology & evolution*, 30(6), 357-363.
- Hörtensteiner, S., & Feller, U. (2002). Nitrogen metabolism and remobilization during senescence. *Journal of Experimental Botany*, 53(370), 927-937. doi:https://doi.org/10.1093/jexbot/53.370.927
- Huxman, T. E., Snyder, K. A., Tissue, D., Leffler, A. J., Ogle, K., Pockman, W. T., Sandquist D. R., Potts D. L. & Schwinning, S. (2004). Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia*, 141(2), 254-268. doi:https://doi.org/10.1007/s00442-004-1682-4
- INEGI. (2008). Instituto Nacional de Estadística y Geografía. https://www.inegi.org.mx/datos/default.html#Temas
- Ingestad, T. & Ågren, G. I. (1995). Plant nutrition and growth: basic principles. *Plant and Soil*, 168(1), 15-20. doi:https://doi.org/10.1007/BF00029309
- Jackson, R. B., Manwaring, J. H., & Caldwell, M. M. (1990). Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature*, 344(6261), 58. doi:https://doi.org/10.1038/344058a0
- Jang, J. C., León, P., Zhou, L., & Sheen, J. (1997). Hexokinase as a sugar sensor in higher plants. *The Plant Cell*, 9(1), 5-19. doi: https://doi.org/10.1105/tpc.9.1.5

- Jiang, D., Geng, Q., Li, Q., Luo, Y., Vogel, J., Shi, Z., Ruan, H., & Xu, X. (2019). Nitrogen and phosphorus resorption in planted forests worldwide. *Forests*, 10(3), 201. doi:<https://doi.org/10.3390/f10030201>
- Jordán, M. & Casaretto, J. (2006). Hormonas y reguladores del crecimiento: etileno, ácido abscísico, brasinoesteroides, poliaminas, ácido salicílico y ácido jasmónico. En *Fisiología vegetal*. (págs. 1-28). La Serena, Chile: Ediciones Universidad de La Serena.
- Kato, Y. & Sakamoto, W. (2010). New insights into the types and function of proteases in plastids. En *In International review of cell and molecular biology* (págs. 185-218). Academic Press. doi:[https://doi.org/10.1016/S1937-6448\(10\)80004-8](https://doi.org/10.1016/S1937-6448(10)80004-8)
- Kikuzawa, K. (1983). Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Canadian Journal of Botany*, 61(8), 2133-2139. doi: <https://doi.org/10.1139/b83-230>
- Kikuzawa, K. (2003). Phenological and morphological adaptations to the light environment in two woody and two herbaceous plant species. *Functional Ecology*, 17(1), 29-38. doi:<https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00707.x>
- Killingbeck, K. & Whitford, W. (2001). Nutrient resorption in shrubs growing by design, and by default in Chihuahuan Desert arroyos. *Oecologia*, 128(3), 351-359. doi:<https://doi.org/10.1007/s004420100668>
- Killingbeck, K. T. & Whitford, W. G. (1996). High foliar nitrogen in desert shrubs: an important ecosystem trait or defective desert doctrine? *Ecology*, 77(6), 1728-1737. <https://doi.org/10.2307/2265778>
- Killingbeck, K. T. (1996). Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77(6), 1716-1727. <https://doi.org/10.2307/2265777>
- Kim, H., Kim, Y., Yeom, M., Lim, J., & Nam, H. G. (2016). Age-associated circadian period changes in Arabidopsis leaves. *Journal of experimental botany*, 67(9), 2665-2673. doi:[doi:10.1093/jxb/erw097](https://doi.org/10.1093/jxb/erw097)
- Kobe, R. K., Lepczyk, C. A., & Iyer, M. (2005). Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set. *Ecology*, 86(10), 2780-2792. doi:<https://doi.org/10.1890/04-1830>
- Koontz, H. & Biddulph, O. (1957). Factors affecting absorption and translocation of foliar applied phosphorus. *Plant Physiology*, 32(5), 463. doi:[10.1104/pp.32.5.463](https://doi.org/10.1104/pp.32.5.463)
- Kumarathunge D.P., Medlyn B. E., Drake J.E., Tjoelker M.G., Aspinwall M. J., Battaglia M., Cano F. J., Carter K. R., Cavaleri M. A., Cernusak L. A., Chambers J. Q., Crous K. Y., De Kauwe M. G., Dillaway D. N., Dreyer E., Ellsworth D. S., Ghannoum O., Han Q., Hikosaka K., Jensen A. M., Kelly J. W., Kruger E., Mercado L., Onoda Y., Reich P., Rogers A., Slot M., Smith N., Tarvainen L., Tissue D., Togashi H. F., Tribuzy E., Uddling J., Vårhammar A., Wallin G., Warren J. & Way D. A. (2019). Acclimation and

- adaptation components of the temperature dependence of plant photosynthesis at the global scale. *New Phytologist*, 222(2), 768-784. <https://doi.org/10.1111/nph.15668>
- Lim, P. O., Kim, H. J., & Gil Nam, H. (2007). Leaf senescence. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 58, 115-136. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105316>
- Lin, P. & Wang, W. Q. (2001). Changes in the leaf composition, leaf mass and leaf area during leaf senescence in three species of mangroves. *Ecological Engineering*, 16(3), 415-424.
- Lü, X. T., & Han, X. G. (2010). Nutrient resorption responses to water and nitrogen amendment in semi-arid grassland of Inner Mongolia, China. *Plant and Soil*, 327(1-2):481-491.
- Luciński, R., Misztal, L., Samardakiewicz, S., & Jackowski, G. (2011). The thylakoid protease Deg2 is involved in stress-related degradation of the photosystem II light-harvesting protein Lhcb6 in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist*, 192(1), 74-86. doi:10.1111/j.1469-8137.2011.03782.x
- Luyssaert, S., Staelens, J., & De Schrijver, A. (2005). Does the commonly used estimator of nutrient resorption in tree foliage actually measure what it claims to? *Oecologia*, 144(2), 177-186. doi:<https://doi.org/10.1007/s00442-005-0085-5>
- Makino, A., Mae, T., & Ohira, K. (1983). Photosynthesis and ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase in rice leaves: changes in photosynthesis and enzymes involved in carbon assimilation from leaf development through senescence. *Plant Physiology*, 73(4), 1002-1007. doi:<https://doi.org/10.1104/pp.73.4.1002>
- Makino, A., Mae, T., & Ohira, K. (1985). Photosynthesis and ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in rice leaves from emergence through senescence. Quantitative analysis by carboxylation/oxygenation and regeneration of ribulose 1, 5-bisphosphate. *Planta*, 166(3), 414-420. doi:<https://doi.org/10.1007/BF00401181>
- McDermitt, D. K. & Loomis, R. S. (1981). Elemental composition of biomass and its relation to energy content, growth efficiency, and growth yield. *Annals of Botany*, 48(3), 275-290. doi:<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086125>
- McKee, T., & McKee, J. R. (2003). *Bioquímica: la base molecular de la vida*. McGraw-Hill/Interamericana.
- Medrano, F. G. (2012). *Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación*. México: Instituto Nacional de Ecología.
- Merino, J., Field, C., & Mooney, H. A. (1982). Construction and maintenance costs of mediterranean-climate evergreen and deciduous leaves I. Growth and CO<sub>2</sub> exchange analysis. *Oecologia*, 53(2), 208-213. doi:<https://doi.org/10.1007/BF00545665>
- Milla, R., Palacio-Blasco, S., Maestro-Martínez, M., & Montserrat-Martí, G. (2006). Phosphorus accretion in old leaves of a Mediterranean shrub growing at a phosphorus-rich site. *Plant and soil*, 280(1-2), 369-372. doi:<https://doi.org/10.1007/s11104-005-3529-0>

- Murphy, J. A. M. E. S., & Riley, J. P. (1962). A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica chimica acta*, 27, 31-36. [https://doi.org/10.1016/S0003-2670\(00\)88444-5](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(00)88444-5)
- Noodén, L. D., Guiamét, J. J., & John, I. (1997). Senescence mechanisms. *Physiologia plantarum*, 101(4), 746-753. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1997.tb01059.x>
- Núñez, S., Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A., & García-Oliva, F. (2001). Carbon mineralization in the southern Sonoran Desert. *Acta Oecologica*, 22(5-6), 269-276. doi:[https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(01\)01122-5](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(01)01122-5)
- Oguchi, R., Hikosaka, K., & Hirose, T. (2003). Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? *Plant, Cell & Environment*, 26(4), 505-512. doi:<https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00981.x>
- Ono, K., Ishimaru, K., Aoki, N., & Ohsugi, R. (1999). Transgenic rice with low sucrose-phosphate synthase activities retain more soluble protein and chlorophyll during flag leaf senescence. *Plant Physiology and Biochemistry*, 37(12), 949-953. doi:[https://doi.org/10.1016/S0981-9428\(99\)00106-0](https://doi.org/10.1016/S0981-9428(99)00106-0)
- Onoda, Y., Hikosaka, K., & Hirose, T. (2004). Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Functional Ecology*, 18(3), 419-425. doi:<https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00847.x>
- Ordoñez, J. C., Van Bodegom, P. M., Witte, J. P. M., Wright, I. J., Reich, P. B., & Aerts, R. (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2), 137-149. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x>
- Pérez-Urria Carril, E. (2009). Fotosíntesis: aspectos básicos. *Reduca (Biología)*, 2(3). [http://eprints.ucm.es/9233/1/Fisiologia\\_Vegetal\\_Aspectos\\_basicos.pdf](http://eprints.ucm.es/9233/1/Fisiologia_Vegetal_Aspectos_basicos.pdf). Consultado: 04 de Junio de 2017.
- PerkinElmer, I. (2005). Award-Winning Results 2400 Series II CHNS/O Elemental Analysis. *Printed in U.S.A.*, 11.
- Perroni-Ventura, Y., Montaña, C., & García-Oliva, F. (2006). Relationship between soil nutrient availability and plant species richness in a tropical semi-arid environment. *Journal of Vegetation Science*, 17(6), 719-728. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02495.x>
- Poorter, H. & Remkes, C. (1990). Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, 83(4), 553-559. doi:<https://doi.org/10.1007/BF00317209>
- Poorter, H. & Evans, J. R. (1998). Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 116(1-2), 26-37. doi:<https://doi.org/10.1007/s004420050560>
- Ramírez, M. C. (2002). *Plantas de importancia económica en las zonas áridas y semiáridas de México*. México, D.F: Universidad Nacional Autónoma de México.

- Reynolds, J. F., Virginia, R. A., Kemp, P. R., De Soyza, A. G., & Tremmel, D. C. (1999). Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs*, 69(1), 69-106. doi:[https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1999\)069\[0069:IODODS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0069:IODODS]2.0.CO;2)
- Roulin, S. & Feller, U. (1997). Light-induced proteolysis of stromal proteins in pea (*Pisum sativum* L.) chloroplasts: requirement for intact organelles. *Plant science*, 128(1), 31-41. doi:[https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(97\)00140-4](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(97)00140-4)
- Roulin, S. & Feller, U. (1998). Dithiothreitol triggers photooxidative stress and fragmentation of the large subunit of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in intact pea chloroplasts. *Plant Physiology and Biochemistry*, 36(12), 849-856. doi:[https://doi.org/10.1016/S0981-9428\(99\)80002-3](https://doi.org/10.1016/S0981-9428(99)80002-3)
- Sardans, J., Rivas-Ubach, A., & Peñuelas, J. (2012). The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: A review and perspectives. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(1):33-47.
- Schlesinger, W. H., DeLucia, E. H., & Billings, W. D. (1989). Nutrient-use efficiency of woody plants on contrasting soils in the western Great Basin, Nevada. *Ecology*, 70(1), 105-113. doi:<https://doi.org/10.2307/1938417>
- Schmidt, M. W., Torn, M. S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I. A., Kleber, M., Kögel-Knabner, I., Lehmann, J., Manning, D. A., Nannipieri, P., Rasse, D. P., Weiner, S., & Trumbore, S. E. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 478(7367), 49. doi:<https://doi.org/10.1038/nature10386>
- Seaman, B. J., Albornoz, F. E., Armesto, J. J., & Gaxiola, A. (2015). Phosphorus conservation during post-fire regeneration in a Chilean temperate rainforest. *Austral ecology*, 40(6), 709-717. doi:<https://doi.org/10.1111/aec.12239>
- Shearer, G., Kohl, D. H., Virginia, R., Bryan, B. A., Skeeters, J. L., Nilsen, E. T., Sharifi, M. R. & Rundel, P. W. (1983). Estimates of N<sub>2</sub>-fixation from variation in the natural abundance of <sup>15</sup>N in Sonoran Desert ecosystems. *Oecologia*, 56(2-3), 365-373. doi:<https://doi.org/10.1007/BF00379714>
- Shreve, F. & Wiggins, I. L. (1964). *Vegetation and flora of the Sonoran Desert* (Vol. 591). Stanford University Press.
- Smith, R. L., Smith, T. M., Román, E. S., & Sánchez, C. C. (2007). *Ecología* (No. 574.5 S662e). Madrid, ES: : Pearson Educación.
- Sterner R. W., & Elser, J. J. (2002). *Ecological Stoichiometry. The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Nueva Jersey, U.S.A.: Princeton University .
- Stewart, J. R., Kennedy, G. J., Landes, R. D., & Dawson, J. O. (2008). Foliar-nitrogen and phosphorus resorption patterns differ among nitrogen-fixing and nonfixing temperate-deciduous trees and shrubs. *International journal of plant sciences*, 169(4), 495-502.



- Teklay, T. (2004). Seasonal dynamics in the concentrations of macronutrients and organic constituents in green and senesced leaves of three agroforestry species in southern Ethiopia. *Plant and soil*, 267(1-2), 297. doi:<https://doi.org/10.1007/s11104-005-0124-3>
- Terashima, I., Miyazawa, S. I., & Hanba, Y. T. (2001). Why are sun leaves thicker than shade leaves?—Consideration based on analyses of CO<sub>2</sub> diffusion in the leaf. *Journal of Plant Research*, 114(1), 93-105. doi:<https://doi.org/10.1007/PL00013972>
- Townsend, A. R., Cleveland, C. C., Asner, G. P., & Bustamante, M. M. (2007). Controls over foliar N: P ratios in tropical rain forests. *Ecology*, 88(1), 107-118. doi:[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[107:COFNRI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[107:COFNRI]2.0.CO;2)
- Trippi, V. S. (1992). La determinación de la senescencia en las plantas. *Agriscientia*, 9(1), 49-53.
- Trujillo-López, C. (2014). Interacciones bióticas y de nutrientes en el suelo de la vegetación ribereña y mezquital en el Río San Miguel, Sonora. Hermosillo, Sonora: Universidad de Sonora.
- Van Heerwaarden, L. M., Toet, S., & Aerts, R. (2003). Current measures of nutrient resorption efficiency lead to a substantial underestimation of real resorption efficiency: facts and solutions. *Oikos*, 101(3), 664-669. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12351.x>
- Vargas, D. N., Bertiller, M. B., Ares, J. O., Carrera, A. L., & Sain, C. L. (2006). Soil C and N dynamics induced by leaf-litter decomposition of shrubs and perennial grasses of the Patagonian Monte. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(8), 2401-2410. doi:<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.03.006>
- Vergutz, L., Manzoni, S., Porporato, A., Novais, R. F., & Jackson, R. B. (2012). Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*, 82(2), 205-220. <https://doi.org/10.1890/11-0416.1>
- Vernescu, C., Coulas, J., & Ryser, P. (2005). Leaf mass loss in wetland graminoids during senescence. *Oikos*, 109(1), 187-195. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13511.x>
- Vrede, T., Dobberfuhl, D. R., Kooijman, S. A. L. M., & Elser, J. J. (2004). Fundamental connections among organism C: N: P stoichiometry, macromolecular composition, and growth. *Ecology*, 85(5), 1217-1229. doi:<https://doi.org/10.1890/02-0249>
- Wang, C., Wang, X., Liu, D., Wu, H., Lü, X., Fang, Y., Cheng, W., Luo, W., Jiang, P., Shi, J., Yin, H., Zhou, J., Han, X., & Bai, E. (2014). Aridity threshold in controlling ecosystem nitrogen cycling in arid and semi-arid grasslands. *Nature communications*, 5, 4799. doi:<https://doi.org/10.1038/ncomms5799>
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 125-159. doi:<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>

- Woo, H. R., Kim, H. J., Lim, P. O., & Nam, H. G. (2019). Leaf Senescence: Systems and Dynamics Aspects. *Annual review of plant biology*, Annual review of plant biology, 70, 347-376. doi:<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718->
- Wright, I. J. & Westoby, M. (2002). Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *Phytologist*, 155(3), 403-416. doi:<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00479.x>
- Wright, I. J. & Westoby, M. (2003). Nutrient concentration, resorption and lifespan: Leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology*, 17(1), 10-19. doi:<https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00694.x>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J. & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985). <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Yan, T., Zhu, J., & Yang, K. (2018). Leaf nitrogen and phosphorus resorption of woody species in response to climatic conditions and soil nutrients: a meta-analysis. *Journal of forestry research*, 29(4), 905-913. doi:<https://doi.org/10.1007/s11676-017-0519-z>
- Yuan, Z. & Chen, H. Y. (2009). Global trends in senesced-leaf nitrogen and phosphorus. *Global Ecology and Biogeography*, 18(5), 532-542. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00474.x>
- Yuan, Z. Y., Li, L. H., Han, X. G., Huang, J. H., Jiang, G. M., Wan, S. Q., Zhang, W. H. & Chen, Q. S. (2005). Nitrogen resorption from senescing leaves in 28 plant species in a semi-arid region of northern China. *Journal of Arid Environments*, 63(1), 191-202.
- Yuan, Z. Y., & Chen, H. Y. (2009). Global-scale patterns of nutrient resorption associated with latitude, temperature and precipitation. *Global Ecology and Biogeography*, 18(1), 11-18. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00425.x>
- Zavaleta-Mancera, H. A., Franklin, K. A., Ougham, H. J., Thomas, H., & Scott, I. M. (1999). Regreening of senescent *Nicotiana* leaves: I. Reappearance of NADPH-protochlorophyllide oxidoreductase and light-harvesting chlorophyll a/b-binding protein. *Journal of Experimental Botany*, 50(340), 1677-1682. doi:<https://doi.org/10.1093/jxb/50.340.1677>
- Zhang, J., Tang, Z., Luo, Y., Chi, X., Chen, Y., Fang, J., & Shen, H. (2014). Resorption efficiency of leaf nutrients in woody plants on Mt. Dongling of Beijing, North China. *Journal of Plant Ecology*, 8(5), 530-538. doi:<https://doi.org/10.1093/jpe/rtu042>
- Zhao, G., Shi, P., Wu, J., Xiong, D., Zong, N., & Zhang, X. (2017). Foliar nutrient resorption patterns of four functional plants along a precipitation gradient on the Tibetan Changtang Plateau. *Ecology and evolution*, 7(18), 7201-7212. <https://doi.org/10.1002/ece3.3283>

Zhong, H., Smith, C., Robinson, B., Kim, Y. N., & Dickinson, N. (2017). Plant litter variability and soil N mobility. *Soil research*, 55(3), 253-263. doi:<https://doi.org/10.1071/SR16132>