

UNIVERSIDAD PERUANA CAYETANO HEREDIA

FACULTAD DE CIENCIAS Y FILOSOFÍA

“ALBERTO CAZORLA TALLERÍ”



**“CARACTERÍSTICAS FUNCIONALES CONTRASTANTES
DE DOS ARBUSTOS (CAPPARACEAE) DEL BOSQUE
SECO NORPERUANO”**

TESIS

PARA OPTAR EL TÍTULO PROFESIONAL DE:

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

AUTOR:

Juan Alonso Vigil Tirado

Lima – Perú

ASESOR:

Dr. Wilfredo Gonzales Lozada

JURADO CALIFICADOR

PRESIDENTE: Dr. Armando Valdes Velasquez

SECRETARIO: MSc. Luis Rossi Mayo

VOCAL: Dr. Reynaldo Linares Palomino

DEDICATORIA

*A mis padres y hermano,
quienes me enseñaron que los logros de los hijos,
son los galardones de sus padres.*

AGRADECIMIENTOS

Antes que nada, quisiera agradecer a las dos personas que me empujaron y alentaron en todo momento, tanto en los cursos fáciles como en los cursos sencillamente imposibles, y más imposible aun, este documento, ellos nunca dejaron de creer en mí, muchísimas gracias viejos, ahora me ven con admiración, pero el que está orgulloso, soy yo por tener unos padres como ustedes.

Agradezco con mucha admiración y cariño a mi asesor y amigo el Dr. Wilfredo Gonzales Lozada, quien siento me ha guiado desde el curso de Ecología General en tercer año, tanto en temas académicos y personales. Como se lo comenté en alguna ocasión, “los padres son los que educan”, la mayoría nos enseñan valores en casa, pero hay otros que nos enseñan lo que es una “diferencia estadísticamente significativa”. Muchísimas gracias por su apoyo y paciencia casi ilimitada.

Aquí no pueden faltar las excelentes personas con las que compartí cursos y este largo, bonito y largo camino de la tesis en el laboratorio, con los que he realizado salidas de campo desde los 0 hasta las 45000 m.s.n.m., los famosos Henry “el resbaloso” De La Cruz Carbajal, Alejandra “estrés” Lozano Canales y por ultimo pero no menos querido Don David “el negro” Valqui Peña. Sin estos tres licenciados, esto no hubiera podido realizarse, ya que siempre me apoyaron en campo, en laboratorio y en cualquier problema de índole ética. En la vida pocas cosas se eligen, y los amigos son una de ellas, los admiro por su dedicación, responsabilidad y habilidad, no sé dónde terminaremos pero de algo si estoy seguro, todos regresaremos al 315, espérenos profe no tardamos.

INDICE

| | | |
|-------|---|----|
| I. | Introducción..... | 1 |
| II. | Hipótesis..... | 4 |
| III. | Objetivos..... | 4 |
| IV. | Materiales y métodos | |
| | IV.1. Sitio de estudio..... | 5 |
| | IV.2. Material vegetal..... | 6 |
| | IV.3. Diseño del estudio..... | 6 |
| | IV.4. Caracterización de suelo..... | 8 |
| | IV.5. Variables fisiológicas de los arbustos..... | 9 |
| | IV.6. Variables bioquímicas de los arbustos..... | 9 |
| | IV.7. Análisis estadísticos..... | 10 |
| V. | Resultados..... | 11 |
| VI. | Discusión..... | 20 |
| VII. | Conclusiones..... | 25 |
| VIII. | Referencias bibliográficas..... | 26 |
| IX. | Anexos..... | 31 |

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de bosques secos y bosques relictos. Obtenido de SINIA (Sistema Nacional de Información Ambiental).

Figura 2. Climatograma entre los meses de Enero y Agosto del 2015, datos obtenidos de la Estación La Cruz-000179 (coord.: 3°37.418' S, 80°34.94' W), SENAMHI (Servicio Nacional de Hidrología y Meteorología). Se muestra la temperatura máxima promedio y la precipitación mensual.

Figura 3. Mapa del área de estudio. Se muestra la ubicación de los 4 sitios de estudio.

Figura 4. Distribución bidimensional en función de los 2 primeros componentes principales (PC), considerando las variables fisiológicas y bioquímicas de las especies *B. avicenniifolia* (triángulo) y *C. crotonoides* (círculo). Símbolos coloreados corresponden al mes de Abril y símbolos vacíos al mes de Julio.

Figura 5. Comparación de los scores del PC1 y PC2, para ambas especies. Barras coloreadas muestran el mes de Abril y las no coloreadas el mes de Julio. Se muestran las diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los sitios en cada temporada con un asterisco (*).

Figura 6. Comparación de la eficiencia fotosintética (fv/fm) de *B. avicenniifolia* (triángulo azul) y *C. crotonoides* (círculo rojo) en los 4 sitios de estudio en 2 temporadas (Abril y Julio). Se muestran las medias \pm error estándar.

Figura 7. Comparación del área foliar específica (SLA) de *B. avicenniifolia* (triángulo azul) y *C. crotonoides* (círculo rojo) en los 4 sitios de estudio en 2 temporadas (Abril y Julio). Se muestran las medias \pm error estándar.

Figura 8. Comparación del porcentaje de humedad foliar de *B. avicenniifolia* (triángulo azul) y *C. crotonoides* (círculo rojo) en los 4 sitios de estudio en 2 temporadas (Abril y Julio). Se muestran las medias \pm error estándar.

Figura 9. Comparación de las concentraciones de (A) clorofila totales (a+b) y (B) carotenoides (x+c) de *B. avicenniifolia* (triángulo azul) y *C. crotonoides* (círculo rojo) en los 4 sitios de estudio en 2 temporadas (Abril y Julio). Se muestran las medias \pm error estándar.

Figura 10. Comparación de las proporciones de (A) clorofilas (a/b) y (B) pigmentos (a+b / x+c) de *B. avicenniifolia* (triángulo azul) y *C. crotonoides* (círculo rojo) en los 4 sitios de estudio en 2 temporadas (Abril y Julio). Se muestran las medias \pm error estándar.

Figura 11. Comparación de la conductividad eléctrica y materia orgánica del suelo en los 4 sitios de muestreo bajo *B. avicenniifolia* (triángulo azul), *C. crotonoides* (círculo rojo) y en espacios abiertos (cuadrado naranja). Se muestran las medias \pm error estándar.

Figura 12. Comparación de la humedad del suelo en la temporada húmeda (Abril) y temporada seca (Julio) bajo *B. avicenniifolia* (triángulo azul), *C. crotonoides* (círculo rojo) y en espacios abiertos (cuadrado naranja). Se muestran las medias \pm error estándar.

Figura 13. Comparación del pH en los 4 sitios de muestreo del suelo bajo *B. avicenniifolia* (triángulo azul), *C. crotonoides* (círculo rojo) y en espacios abiertos (cuadrado naranja). Se muestran las medias \pm error estándar.

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Coordenadas geográficas y altitud en los sitios de estudio (abril 2015).

Tabla 2. Factor de carga del PCA de las variables fisiológicas (fv/fm, SLA, %Hum) y bioquímicas (clorofilas totales, carotenoides, proporción de clorofilas (a/b) y de pigmentos (a+b / x+c)) de *B. avicenniifolia* y *C. crotonoides* en dos temporadas (Abril y Julio). Se muestran los dos primeros componentes principales y el porcentaje de varianza explicada.

RESUMEN

En los ecosistemas áridos converge más de un factor estresante para las plantas (altas temperaturas, escasas precipitaciones y altos niveles de radiación). Diversos estudios de ecofisiología comparada detallan los distintos mecanismos que emplean las plantas ante estos factores a nivel de comunidades y entre especies. Si bien el bosque seco es un ecosistema árido importante a nivel mundial, poco se conoce sobre la ecofisiología de las especies leñosas en estos ecosistemas. En el presente estudio, comparamos las respuestas a nivel fisiológico (eficiencia fotosintética (fv/fm), área foliar específica (SLA) y humedad foliar) y bioquímico (clorofilas, carotenoides y sus coeficientes) de dos arbustos siempreverdes *Beautempsia avicenniifolia* y *Capparicordis crotonoides*. Se evaluaron cuatro sitios en el bosque seco norperuano, durante dos temporadas con diferentes niveles de precipitación (abril y julio). También caracterizamos el suelo (conductividad eléctrica, pH, porcentaje de humedad y materia orgánica) bajo ambos arbustos y en espacios libres. Encontramos patrones contrastantes en las variables funcionales entre las especies de arbustos, donde todos los factores (especie, sitio y temporada) tuvieron un efecto significativo. En nuestros resultados, ciertas variables funcionales (SLA, clorofilas totales, carotenoides y ratio clorofilas totales/carotenoides) evidenciaron divergencia independientemente de la estación, donde *B. avicenniifolia* mostró valores más bajos y constantes que *C. crotonoides*. Mientras que en otras, (fv/fm, humedad foliar, y ratio clorofilas (a/b)) se mostraron grandes diferencias inter-específicas sólo bajo estrés hídrico durante la temporada seca; siendo *C. crotonoides* la especie que mostró mayor sensibilidad al cambio estacional. Los suelos variaron significativamente entre sitios, micrositos y temporadas. El pH fue ligeramente alcalino en la zona de estudio y los micrositos bajo los arbustos presentaron mayor cantidad de materia orgánica, pero menor conductividad eléctrica que en espacios abiertos. La mayor cantidad de agua fue retenida bajo los arbustos en época de lluvias. En conclusión, observamos patrones contrastantes entre especies, donde *B. avicenniifolia* presentó respuestas ecofisiológicas que a largo plazo podrían resultar más adecuadas al grado de variabilidad ambiental del bosque seco en la disponibilidad hídrica.

Palabras clave: bosque seco, ecofisiología, capparaceae, siempreverde, arbusto

ABSTRACT

Arid environments have more than one stressor factor for plants (high temperatures, low rainfall and high levels of radiation). Several studies of comparative ecophysiology detail the various mechanisms that plants use to address these factors at the community and inter-species level. Although dry forest is a worldwide important arid environment, little is known about the ecophysiology of woody species in these ones. In this study, we compared the physiological (photosynthetic efficiency (f_v / f_m), specific leaf area (SLA) and leaf moisture) and biochemical responses (chlorophyll, carotenoids and their coefficients) of two evergreen shrubs *Beautempsia avicenniifolia* and *Capparicordis crotonoides*. Four sites were evaluated in the dry forest of the north of Peru, during two seasons with different levels of precipitation (April and July). We also characterize the soil (electrical conductivity, pH, percentage of moisture and organic matter) under both shrubs and in open spaces. We found contrasting patterns in functional variables among shrub species, where all factors (species, site and season) had a significant effect. In our results, certain functional variables (PC1: SLA, total chlorophylls, carotenoids and total chlorophyll / carotenoid ratio) evidenced divergence independently of the season, where *B. avicenniifolia* showed lower and constant values than *C. crotonoides*. While in others (PC 2: f_v / f_m , leaf moisture, and chlorophyll (a / b) ratio) large inter-specific differences were only found under water stress during the dry season, being *C. crotonoides* the species that showed greater sensitivity to the seasonal change. Soils varied significantly between sites, microsites and seasons. The pH was slightly alkaline in the study area and the microsites under the shrubs presented more organic matter, but less electrical conductivity than in open spaces. The largest amount of water was retained under shrubs in the rainy season. In conclusion, we observed contrasting patterns among species, where *B. avicenniifolia* presented ecophysiological responses that in the future could be more adequate to the degree of environmental variability of the dry forest in the water availability.

Key words: dry forest, ecophysiology, capparaceae, evergreen, shrub

I. INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas adversos, dificultan el asentamiento, desarrollo y supervivencia de organismos, debido a condiciones climáticas extremas y/o suelos pobres en nutrientes, estos se caracterizan por presentar condiciones que generan distintos tipos y niveles de estrés (Wu et al. 2014). En estos ecosistemas existen diversos factores que podrían limitar el desempeño biológico de las plantas (supervivencia, crecimiento y reproducción). Estos factores pueden ser bióticos, como organismos que producen daño parcial o total de la biomasa (herbívoros, patógenos, parásitos, etc.), o factores abióticos (temperatura, humedad, intensidad lumínica, acceso a agua y minerales). Adicionalmente, los ecosistemas presentan algún grado de impacto antropogénico (Schulze et al. 2002; Grime 1977).

Los ecosistemas áridos representan ambientes donde ocurren simultáneamente más de un factor estresante para las plantas: altas temperaturas, escasas precipitaciones y altos niveles de radiación (Huang et al. 2011). Diversos estudios detallan los distintos mecanismos que emplean las plantas ante la convergencia de factores estresantes (Bermúdez & Retuerto 2014; Xu et al. 2007).

La mayor limitante que sufren las plantas en estos sistemas, es el escaso acceso al agua, recurso fundamental para su crecimiento y desempeño (Ehleringer et al. 1991). Las restricciones hídricas en sistemas áridos pueden variar a nivel espacial y temporal. Las lluvias ocasionales que presentan estos ecosistemas, son aprovechadas por las plantas a través de distintas estrategias orientadas al manejo del agua, reduciendo su pérdida por transpiración, y optimizando su obtención y distribución (Ehleringer et al. 1991; Xu et al. 2007).

Se ha evidenciado que las plantas generan distintos tipos de respuestas funcionales (morfológicas, fisiológicas y bioquímicas). A nivel morfológico, las plantas pueden disminuir el área y número de hojas, presentar una cutícula gruesa y alta densidad de tricomas para evitar la pérdida por evapotranspiración y daño por alta radiación (Reich & Ellsworth 1998; Valerio et al. 2013), desarrollar mayor tejido del mesófilo, para retener mayor cantidad de agua en época de lluvias, la ubicación en hendiduras de la hoja y la

disminución de la densidad de estomas, evitan la pérdida de agua por transpiración (Valerio et al. 2013; Vile et al. 2005).

A nivel fisiológico, el área foliar específica (SLA) y la eficiencia fotosintética (f_v/f_m), son rasgos funcionales que presentan cambios importantes en periodos de sequía (Hamerlynck & Huxman 2009; Zúñiga et al. 2006). El SLA tiende a reducir sus valores, minimizando el área, reduciendo la pérdida de agua por transpiración e invirtiendo en materia seca para mayor acumulación de agua en sus tejidos (Wilson 1999). Alta incidencia de luz, puede causar fotoinhibición, evidenciado por la disminución de la eficiencia fotosintética del fotosistema II (PSII). La f_v/f_m puede ser usada como un indicador de adaptación de las plantas al ambiente, la cual disminuye cuando la planta se encuentra en condiciones estresantes (Arabzadeh 2013; Zúñiga et al. 2006).

A nivel bioquímico, la fotosíntesis es un proceso sensible a cambios ambientales. En condiciones estresantes, como sequía, la concentración de pigmentos fotosintéticos (clorofilas y carotenoides) se ve reducida (Balaguer et al. 2002; Guo et al. 2016; Lei et al. 2006). El impacto en el proceso fotosintético se ve exacerbado por altas temperaturas y alta radiación, las que afectan la eficiencia y actividad enzimática, especialmente la del PSII, generando un exceso de energía, inactivando o dañando severamente al complejo centro de reacción del PSII, el cual se encarga de captar energía lumínica en la fotosíntesis.

Existe amplia bibliografía en ecofisiología comparada a nivel de comunidades (Jacobsen et al. 2008) y entre especies emparentadas (Ehleringer 1988). Se conoce como las plantas en sistemas áridos, muestran modificaciones a nivel intra e interespecíficas de rasgos funcionales como respuesta al estrés ambiental. En ese sentido, se han evaluado las adaptaciones en respuesta a la aridez en la arquitectura de la planta, en hojas (Bermúdez & Retuerto 2014; Rhizopoulou & Psaras 2003; Valerio et al. 2013; Xu et al. 2007), tallo y raíz (Ehleringer 1988; Hacke et al. 2000) a nivel celular, como en el control y conductancia estomática, regulación osmótica y de señales moleculares (Berger & Ludwig 2014; Gwenz et al. 2014; Wu et al. 2014) y química del aparato fotosintético (Smith et al. 1986; Xu et al. 2007) y producción de antioxidantes (Farooq et al. 2009; Ozkur et al. 2009).

En ambientes áridos, uno de los casos mejor estudiados en ecofisiología comparada de especies emparentadas, es el caso del género *Encelia*, arbustos que habitan en los desiertos de Mohave y Sonora en Estados Unidos (Ehleringer et al. 1991; Ehleringer 1988; Ehleringer & Mooney 1975). En estos reportes, se detallan respuestas contrastantes entre estos arbustos: rasgos foliares (grosor, área y área foliar específica, densidad de tricomas) en base al aprovechamiento de las escasas precipitaciones en su ambiente.

El bosque seco en el Perú es un ecosistema semiárido, caracterizado por tener patrones de precipitación de 1600 a 100 mm al año, con una marcada diferencia estacional, una temporada de lluvia corta (diciembre-marzo) y una seca el resto del año (Brack & Mendiola 2000, Linares-Palomino 2006). Existe una zona considerada de transición entre el clima desértico y subtropical, donde los periodos de sequía pueden durar meses o años, y las pocas precipitaciones pueden oscilar entre los 500 a 100 mm al año (Linares-Palomino 2006). Este sistema se ve influenciado por el Fenómeno del Niño, donde las precipitaciones han registrado aumentos del 5000%, condicionando la composición de especies florales en temporadas secas y de lluvias (Linares-Palomino 2006). Una de las formaciones vegetales en el bosque seco son los matorrales espinosos, ubicados en zonas con relieves planos y colinas, donde la flora leñosa local se caracteriza por ser de baja abundancia poblacional, ser xerófita y espinosa en muchos casos, donde los géneros comunes son *Prosopis*, *Acacia* y *Capparis* (Aguirre et al. 2006). Se cuenta con estudios sobre la fitogeografía (Linares-Palomino 2006; Pennington et al. 2000), diversidad y conservación (Aguirre et al. 2006; Leal-Pinedo & Linares-Palomino 2005) de este sistema. A pesar de esto, poco se conoce sobre el comportamiento ecofisiológico de las plantas que habitan estos hábitats (Sánchez-Azofeifa et al. 2005).

Si bien el bosque seco es un ecosistema árido importante a nivel mundial, existen escasos estudios que indaguen sobre la ecofisiología de las especies arbustivas leñosas en estos ecosistemas. En el siguiente estudio se comparó las distintas respuestas a nivel fisiológico y bioquímico de 2 arbustos siempreverdes *Beautempsia avicenniifolia* y *Capparicordis crotonoides*, pertenecientes a la familia Capparaceae, ubicados en 4 sitios en el bosque seco norperuano, en 2 temporadas con diferentes niveles de precipitación.

II. HIPÓTESIS

Ya que las dos especies de arbustos siempreverdes coexisten, frente a las variaciones ambientales en el bosque seco, mostrarán respuestas funcionales distintas.

III. OBJETIVOS

Objetivo general

1. Comparar las respuestas funcionales de *B. avicenniifolia* y *C. crotonoides* bajo condiciones de estrés hídrico contrastante.

Objetivos específicos:

1. Caracterizar los suelos de 4 sitios donde coexistan ambos arbustos.
2. Determinar si la disponibilidad de agua, afecta las respuestas funcionales en las especies evaluadas.
3. Conocer si existe un patrón, convergente o divergente de las respuestas funcionales entre especies.

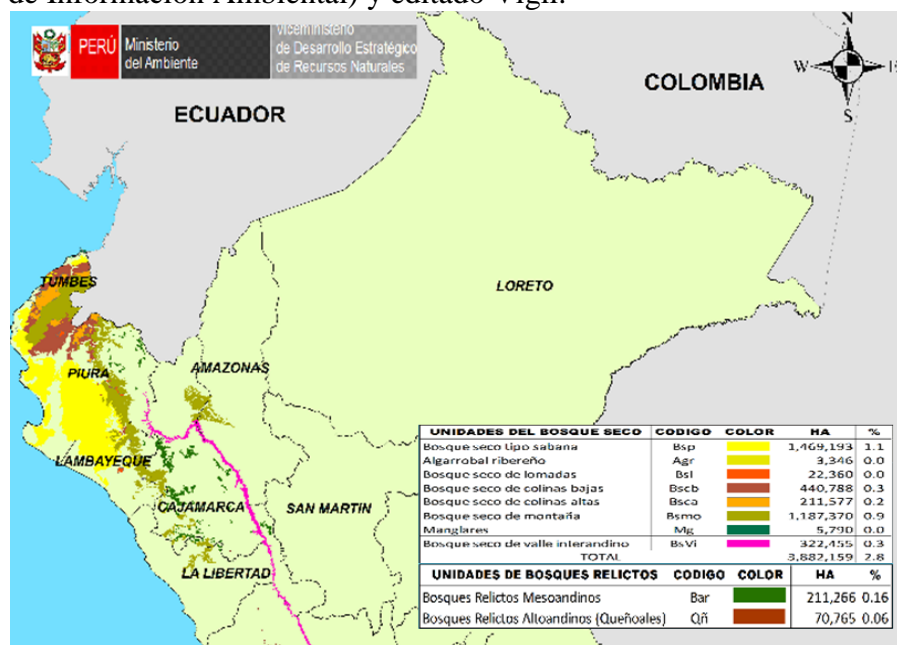
IV. MATERIALES Y METODOS

IV.1. Sitio de estudio

Este trabajo se llevó a cabo en la ecoregión de bosque seco en el departamento de Tumbes en el distrito de Zorritos, durante abril y julio de 2015. Se consideraron cuatro sitios (distanciados entre 2-5km) donde ambos arbustos siempreverdes (*B. avicenniifolia* y *C. crotonoides*) se encontraban presentes. Se observó en campo, que *B. avicenniifolia* se encontraba en mayor densidad en comparación con *C. crotonoides* en casi todos los sitios (I, III y IV), en el sitio II sus densidades fueron similares.

El bosque seco peruano, abarca los departamentos de Tumbes, Piura, Lambayeque y el norte de La Libertad, caracterizado por una temperatura media anual entre 23-24° C y presencia de lluvias en verano de diciembre a marzo (500-100mm/año) (Brack & Mendiola 2000). La particularidad de este sistema son sus patrones de precipitación, ya que pueden pasar de 9 meses hasta años sin lluvias, pero con estos pulsos de agua tan variables hacen reverdecer el bosque, cambiando totalmente su fisonomía (Linares-Palomino 2006). Existen diversos estudios donde se integran los distintos conceptos de categorizar zonas dentro este sistema (Linares-Palomino 2004). En este trabajo se consideró los tipos de bosque seco, tipo sabana, según MINAM, 2015 y la formación vegetal, matorral espinoso, según Aguirre 2006.

Figura 1. Mapa de bosques secos y bosques relictos. Obtenido de SINIA (Sistema Nacional de Información Ambiental) y editado Vigil.



IV.2. Material vegetal

La familia Capparaceae se distribuye desde el sur de Estados Unidos (Texas y Florida) hasta el norte de Argentina y en el oeste de India. Se caracterizan por ser plantas leñosas (árbol, arbusto o lianas), glabras o con tricomas simples o estrellados. Las hojas son generalmente siempreverdes, simples y rara vez opuestas. Inflorescencias racemosas o en corimbo, terminales o laterales, usualmente en panículas terminales o flores solitarias frecuentemente terminales, con brácteas florales reducidas y caducifolias. Las flores generalmente son hipóginas bisexuales y zigomorfas de cáliz valvado, imbricado o decusado, sépalos (2-4) y pétalos libres (4) de color blanco, verde o púrpura, ambas estructuras fijadas al receptáculo. Los estambres son numerosos (6 - >200) y las anteras basifijas o dorsifijas, generalmente de ovario supero, bi-tetracarpelar, uni-tetralocular de placentación parietal. Los frutos pueden ser capsulas o bayas, indehiscentes o dehiscentes. (Cornejo 2009). Las especies de este estudio *Beautempsia avicenniifolia* y *Capparicordis crotonoides* son frecuentes en el matorral espinoso. Estas especies comparten características: arbustos, siempreverdes, con tricomas estrellados en toda la planta (en hojas de forma abaxial) y de frutos pepónide. Se identifican y diferencian por características particulares. *B. avicenniifolia*, se distingue por tener una ramificación radical, con una altura de hasta 4m, ramas principales divergentes de hasta 8cm de diámetro y ramas secundarias divaricadas. Sus hojas son ovaladas con una venación reticulada pinnada, sus flores blanco-amarillentas se distinguen por tener con un cáliz sectado, de prefloración abierta y lóbulos pequeños, además de nectarios estaminales en la base de los filamentos. *C. crotonoides*, presenta porciones terminales de las ramas en forma de ganchos prensiles. Reconocido por los sépalos ligulados y espaciados, exponiendo los pétalos de los brotes, además de sus hojas son acorazonadas con venación reticular palmada. Presenta inflorescencias en corimbo y de cáliz uniseriado valvado, de flores amarillas.

IV.3. Diseño del estudio

Para evaluar las respuestas funcionales entre estos dos arbustos, a nivel temporal y espacial, se establecieron 4 puntos de estudio (I, II, III y IV) donde ambas especies estuvieran presentes, distanciados entre 2 a 5km. Los sitios I y II, se encontraban muy cerca al litoral de las cuales el sitio II evidenció daño antrópico, ya que existía una langostinera a pocos metros. Los sitios I y IV se encontraron más lejos del litoral

(Tabla1). Se realizaron 2 evaluaciones durante los meses de abril (temporada húmeda) y julio (temporada seca) del 2015, con diferentes niveles de precipitación (Figura 2). En cada uno de los 4 sitios (Figura 3), en relación a los arbustos, se evaluaron aleatoriamente 15 individuos de cada especie, con una separación de 10m entre arbustos, en cada sitio, a los que se les midieron variables fisiológicas y bioquímicas. En relación al suelo, las muestras fueron colectadas en 3 micrositios (bajo ambos arbustos y en espacios abiertos) a una profundidad de 10 cm (3 réplicas por micrositio).

Tabla 1. Coordenadas geográficas y altitud en los sitios de estudio (abril 2015).

| Sitios | Coordenadas | | Altitud (msnm) | Distancia del mar (m) |
|--------|-------------|-------------|----------------|-----------------------|
| | S | W | | |
| I | 3° 45.411' | 80° 46.976' | 49 | 885 |
| II | 3° 47.572' | 80° 48.298' | 6 | 526 |
| III | 3° 44.665' | 80° 46.112' | 22 | 656 |
| IV | 3° 44.613' | 80° 42.913' | 34 | 4017 |

Figura 2. Climatograma entre los meses de Enero y Agosto del 2015, datos obtenidos de la Estación La Cruz-000179 (coord.: 3°37.418' S, 80°34.94' W), SENAMHI (Servicio Nacional de Hidrología y Meteorología). Se muestra la temperatura máxima promedio y la precipitación mensual.

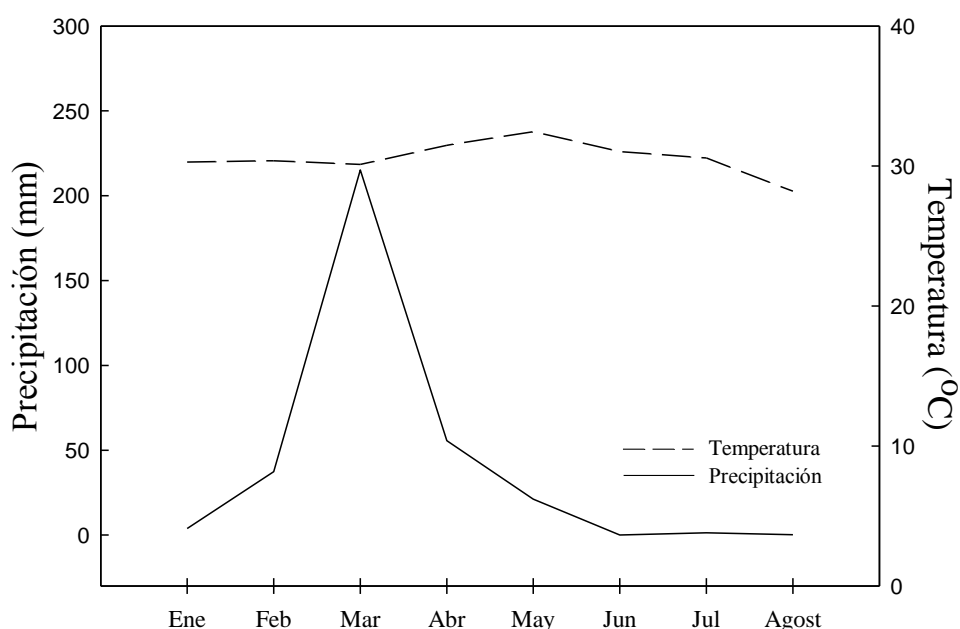
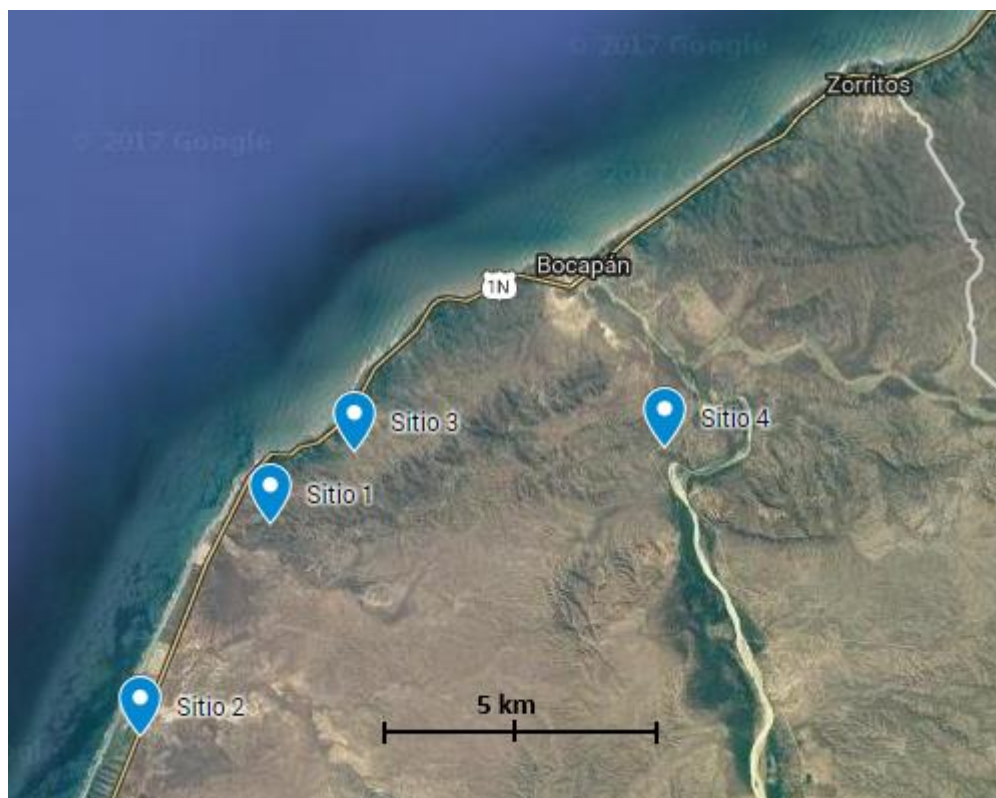


Figura 3. Mapa del área de estudio. Se muestra la ubicación de los 4 sitios evaluados en el distrito Zorritos, Tumbes.



IV.4. Caracterización del suelo

Conductividad eléctrica y pH: se midió el pH y conductividad eléctrica con un phmetro digital (Combo HI-98130), en una solución 1:10 de tierra disuelta en agua destilada (4 gr de tierra y 40 mL de agua destilada)

Porcentaje de humedad: se obtuvo secando 2gr de tierra por cada réplica, en una estufa a 50°C durante 48 h. Los datos registrados fueron reemplazados en la siguiente fórmula:

$$\% \text{ Humedad} = (\text{peso fresco} - \text{peso seco}) * 100 / \text{peso fresco}.$$

Porcentaje de materia orgánica (%MO): Se extrajo 1 gr de la tierra seca obtenida por cada réplica y se sometió a 600°C en la mufla durante 2 h. Se volvió a pesar y los valores obtenidos se reemplazaron en la siguiente fórmula:

$$\% \text{ Materia orgánica} = (\text{peso inicial} - \text{peso postmufla}) * 100 / \text{peso inicial}.$$

IV.5. Variables fisiológicas de los arbustos

Eficiencia fotosintética (fv/fm): este indicador, refleja la integridad del fotosistema II (PSII) de la planta. En campo se seleccionaron 3 hojas aleatoriamente en cada arbusto, las cuales fueron sometidas a oscuridad por 5 minutos. Se utilizó un fluorímetro (OS-30P, Opti-Sciences, USA) (Maxwell & Johnson 2000).

Área foliar específica: el área foliar se obtuvo a partir de hojas (sin peciolo) mediante el programa ImageTool 3.0 (<http://ddsdx.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>). El área foliar específica (SLA) se calculó del cociente entre el área foliar y el peso seco. Para ambos parámetros se utilizó una hoja de 15 individuos por especie (Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

Porcentaje de Humedad foliar: se obtuvo secando las hojas por cada réplica, en una estufa a 60°C durante 48 h. Los datos registrados fueron reemplazados en la siguiente fórmula:

$$\% \text{ Humedad foliar} = (\text{peso fresco} - \text{peso seco}) * 100 / \text{peso fresco}.$$

IV.6. Variables bioquímicas de los arbustos

Se procedió a pesar una hoja por arbusto, se cortó y se almacenó en etanol al 96% (Sigma Aldrich, USA) en tubos Eppendorf de 2 mL a oscuridad y a 4°C. Luego las muestras fueron centrifugadas a 9250 rpm por 2 min y se recuperó el sobrenadante. Las mediciones se realizaron en los sobrenadantes obtenidos, extrayendo 300 µL por muestra en una placa ELISA.

Finalmente, se leyó la absorbancia (A) a 664.1, 648.6 y 470 nm para la clorofila a (Cla), b (Clb) y los carotenoides (x+c), respectivamente, en un lector de ELISA (Sinergy H1 Hybrid Reader, de Biotek) (Lichtenthaler and Buschmann 2001). Se procedió a calcular las concentraciones de pigmentos mediante las siguientes fórmulas:

$$\text{Cla} = 13.36 A_{664} - 5.19 A_{648}$$

$$\text{Clb} = 27.43 A_{648} - 8.12 A_{664}$$

$$(x+c) = (1000 A_{470} - 2.13 \text{Cla} - 97.64 \text{Clb})/209$$

IV.7. Análisis de datos

Para la caracterización de suelo, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de 3 vías Factorial, que nos permitió diferenciar el efecto de la temporada (abril y julio), sitio y del microsítio. Se realizaron transformaciones de log en (conductividad eléctrica, % humedad y materia orgánica) para cumplir los supuestos de los análisis estadísticos. Para evaluar las variables funcionales de las plantas, realizamos un análisis de componentes principales (PCA), tomando en cuenta que las variables estudiadas mostraron estar correlacionadas (Tabla 2). Los 2 primeros componentes principales (PC1 y PC2), explicaron el 69% de la varianza de los rasgos funcionales entre las especies de arbustos (Tabla 3). Los eigenvalues de los otros componentes fueron todos menores a 1 y estos componente no fueron reportados. Usamos un Análisis de Varianza Multivariado (MANOVA) para detectar efectos globales de la especie, sitio y temporada (abril y julio) sobre los puntajes (scores) de los dos componentes principales. Ya que el MANOVA evidenció efectos, utilizamos un ANOVA para evaluar el efecto de los 3 factores sobre cada uno de los dos componentes principales y LSD (diferencia mínima significativa) como pruebas a posteriori. Adicionalmente, para cada variable funcional estudiada implementamos el mismo modelo de ANOVA factorial (especie, sitio y temporada). Los análisis se realizaron con el programa Statistica 7.0. Las diferencias se consideraron significativas con un valor de $P \leq 0.05$. Para satisfacer los supuestos del ANOVA, se aplicaron las transformaciones logaritmo (SLA, Clb, Cla/b) y raíz cuadrada (Cla, Cla+b, Cx+c)

Tabla 2. Matriz de correlación entre las variables fisiológicas: fv/fm, SLA y humedad foliar y bioquímicas: clorofilas totales (a+b), carotenoides (x+c), proporción de clorofilas (a/b) y clorofilas totales/carotenoides (a+b/x+c). Se muestran el coeficiente de correlación de Pearson (r) y los valores de *p*.

| | [1] | [2] | [3] | [4] | [5] | [6] |
|---|----------------|----------------|-----------------|----------------|----------------|-------|
| Fv/Fm [1] | | | | | | |
| SLA [2] | 0.04 | | | | | |
| Humedad foliar (%) [3] | 0.28*** | -0.24** | | | | |
| Clorofilas totales (a+b) [4] | -0.05 | 0.76*** | -0.39*** | | | |
| Carotenoides (x+c) [5] | -0.12 | 0.72*** | -0.52*** | 0.94*** | | |
| Proporción de clorofilas (a/b) [6] | -0.15 | -0.03 | -0.28*** | 0.02 | 0.19* | |
| Proporción de clorofilas totales / carotenoides [7] | 0.13 | 0.59*** | 0.02 | 0.74*** | 0.54*** | -0.12 |

Valores de * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, $p < 0.001$ son mostrados en negrita

Tabla 3. Análisis de componentes principales (PCA), considerando variables fisiológicas (fv/fm, SLA, %Hum) y bioquímicas (clorofilas totales, carotenoides, cociente de clorofilas (a/b) y cociente de pigmentos (a+b / x+c)) de *B. avicenniifolia* y *C. crotonoides* en dos temporadas (abril y julio). Se muestran los componentes principales y el porcentaje de varianza explicada.

| PC | Eigenvalue | % varianza |
|----|------------|------------|
| 1 | 3.323 | 47.467 |
| 2 | 1.558 | 22.261 |
| 3 | 0.856 | 12.233 |
| 4 | 0.650 | 9.28 |
| 5 | 0.367 | 5.2483 |
| 6 | 0.229 | 3.2668 |
| 7 | 0.017 | 0.24318 |

V. RESULTADOS

Patrón general

A nivel de las variables funcionales, el análisis multivariado evidenció patrones contrastantes entre las especies de arbustos donde todos los factores (especie, sitio y temporada) tuvieron un efecto significativo (ANEXO 2). En primer lugar, *C. crotonoides* tuvo mayor sensibilidad al cambio temporal que *B. avicenniifolia* (Figura 4). Mientras que para *C. crotonoides* registramos diferencias entre temporadas (abril y julio), en todos los sitios estudiados; para *B. avicenniifolia* sólo registramos diferencias en dos sitios (en ambos componentes PC1 y PC2), y de menor magnitud (Figura 5, Tabla 4). En segundo lugar, encontramos una marcada diferencia inter-específica en las tendencias promedio del componente PC1, consistente en cada temporada. Esto contrasta con lo observado en el componente PC2, donde las diferencias inter-específicas son marcadas solo en la temporada seca (Figura 5, Tabla 4).

En este sentido, las variables que tuvieron una contribución significativa en el componente 1 (SLA, clorofilas totales, carotenoides y ratio clorofilas toales/carotenoides), además de mostrar diferencias temporales, mostraron medias diferentes entre las especies en cada temporada (Figura 7, Figura 9, Figura 10.B). Por el contrario las variables asociadas al componente 2 (Fv/Fm, humedad foliar, y ratio clorofilas (a/b)), mostraron grandes diferencias únicamente en la temporada seca (Figura 6, Figura 8, Figura 10.A).

Tabla 4. Factor de carga del PCA de las variables fisiológicas (fv/fm, SLA, humedad foliar) y bioquímicas (clorofilas totales, carotenoides, proporción de clorofilas (a/b) y de pigmentos (a+b / x+c)) de *B. avicenniifolia* y *C. crotonoides* en dos temporadas (Abril y Julio). Se muestran los dos primeros componentes principales y el porcentaje de varianza explicada.

| | PC 1 | PC 2 |
|--|-------------|--------------|
| Fv/Fm | -0.077 | 0.64 |
| SLA | 0.84 | 0.187 |
| Humedad foliar (%) | -0.47 | 0.66 |
| Clorofilas totales (a+b) | 0.97 | 0.078 |
| Carotenoides (x+c) | 0.94 | -0.153 |
| Proporción de clorofilas (a/b) | 0.097 | -0.65 |
| Proporción clorofilas/carotenoides (a+b)/(x+c) | 0.73 | 0.462 |
| % de varianza | 47.4 | 22.26 |

Figura 4. Distribución bidimensional en función de los 2 primeros componentes principales (PC), considerando las variables fisiológicas y bioquímicas de las especies *B. avicenniifolia* (triángulo) y *C. crotonoides* (círculo). Símbolos coloreados corresponden al mes de Abril y símbolos vacíos al mes de Julio.

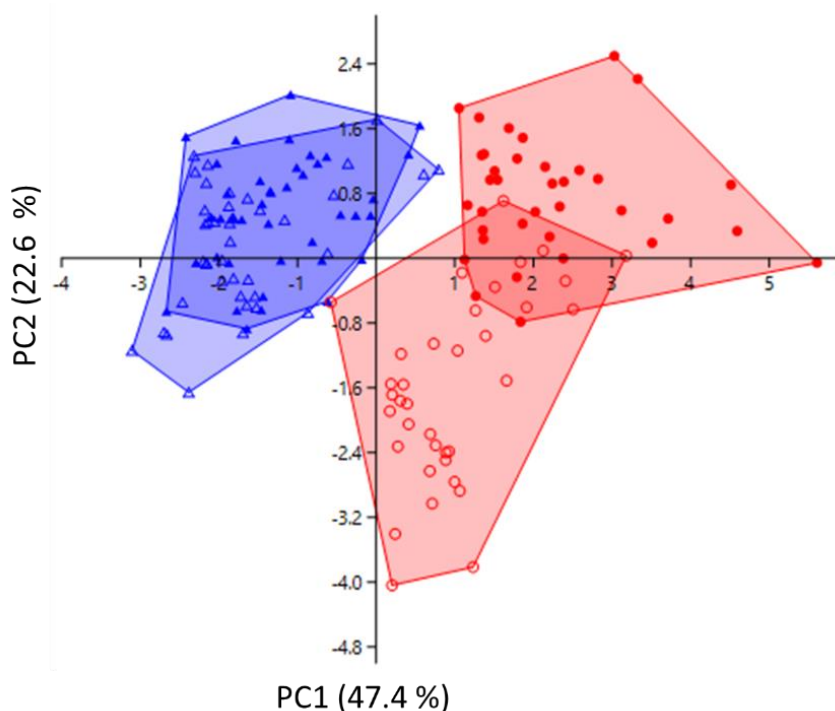
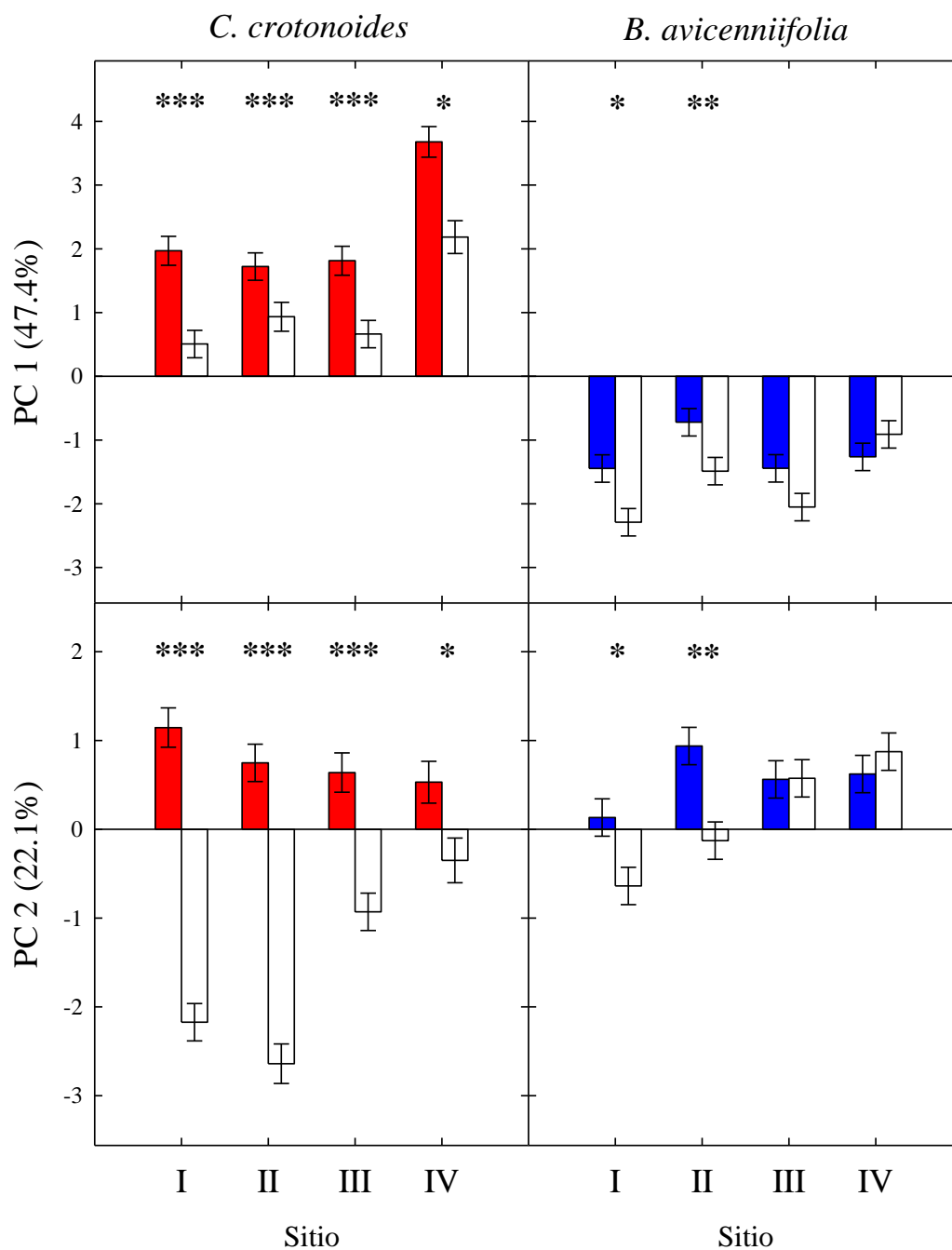


Figura 5. Comparación de los scores del PC1 y PC2, para *B. avicenniifolia* y *C. crotonoides*. Las barras muestran las medias \pm error estándar. Barras coloreadas muestran el mes de Abril y las no coloreadas el mes de Julio. Se muestran las diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los sitios en cada temporada con un asterisco (*).



VARIABLES FISIOLÓGICAS

Todas las variables fisiológicas estudiadas mostraron efectos significativos de las 3 variables directas y de sus interacciones (excepto la interacción doble Temporada x Sitio y la interacción triple para SLA) (Anexo 4). En relación al f_v/f_m , *B. avicenniifolia* tuvo globalmente un mejor desempeño que *C. crotonoides*. En julio se registraron entre especies las diferencias más marcadas en los sitios I y II (Figura 6). En estos sitios, se observó una caída del f_v/f_m , siendo *C. crotonoides* más afectada, particularmente en el sitio II, donde registró severos síntomas de estrés (f_v/f_m aprox. 0.68).

El SLA fue mayor en *C. crotonoides* que en *B. avicenniifolia*. Sin embargo, esta superioridad fue decayendo hacia el mes de julio. Cabe destacar que *B. avicenniifolia* no mostró variaciones marcadas a lo largo del periodo de estudio (Figura 7).

La humedad foliar fue consistentemente mayor en *B. avicenniifolia* y no sufrió marcados cambios espaciales ni temporales (Figura 8). Mientras que *C. crotonoides* registró una marcada reducción en julio.

Figura 6. Comparación de la eficiencia fotosintética (f_v/f_m) de *B. avicenniifolia* (triángulo azul) y *C. crotonoides* (círculo rojo) en los 4 sitios de estudio en 2 temporadas (Abril y Julio). Se muestran las medias \pm error estándar.

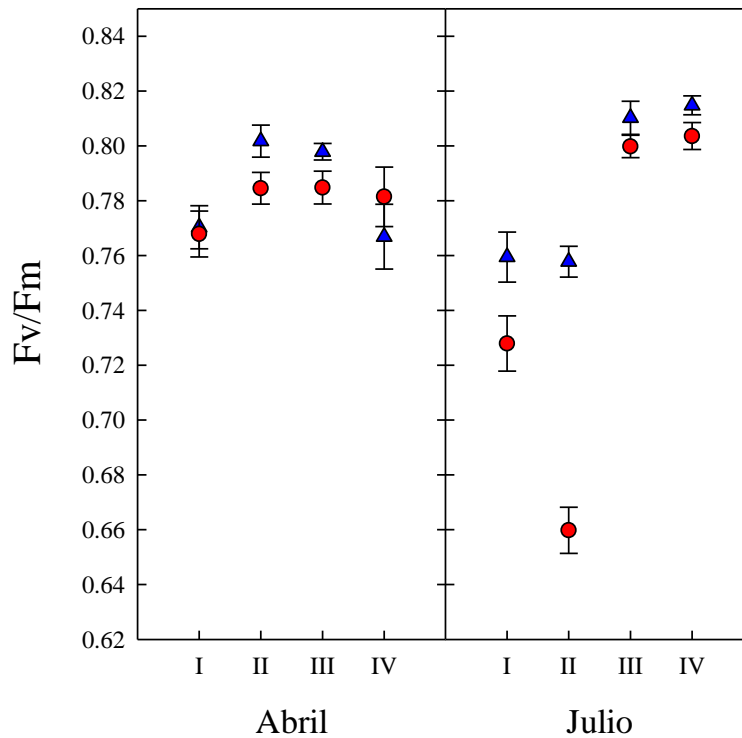


Figura 7. Comparación del área foliar específica (SLA) de *B. avicenniifolia* (triángulo azul) y *C. crotonoides* (círculo rojo) en los 4 sitios de estudio en 2 temporadas (Abril y Julio). Se muestran las medias \pm error estándar.

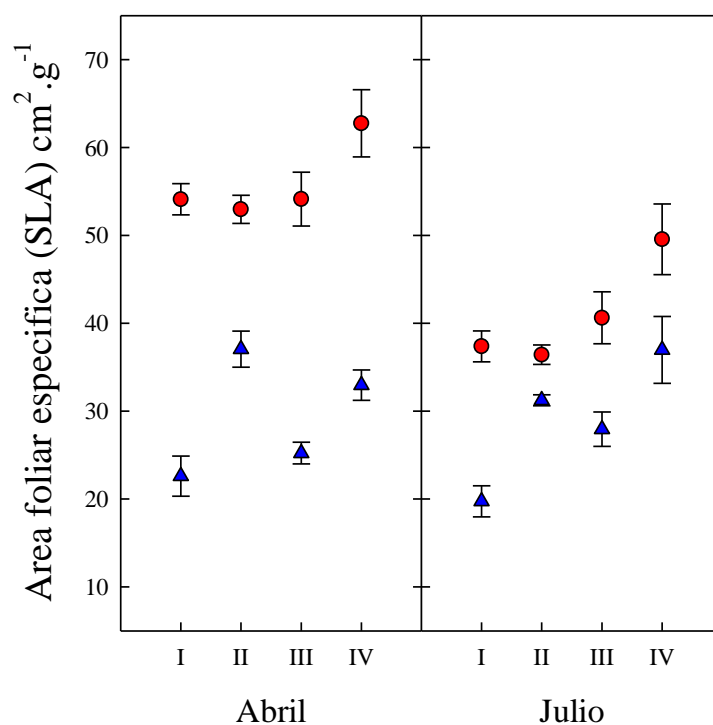
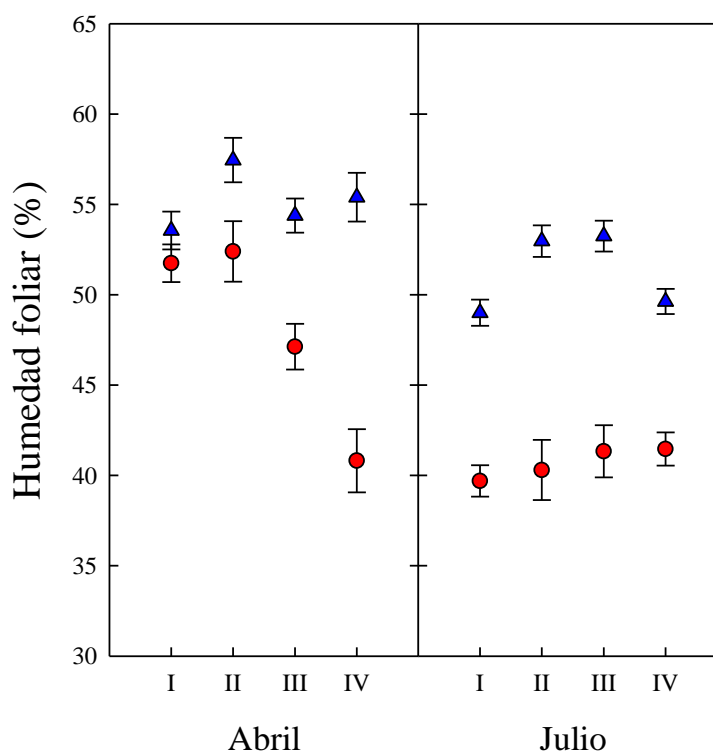


Figura 8. Comparación del porcentaje de humedad foliar de *B. avicenniifolia* (triángulo azul) y *C. crotonoides* (círculo rojo) en los 4 sitios de estudio en 2 temporadas (Abril y Julio). Se muestran las medias \pm error estándar.



Variables Bioquímicas

La concentración de los pigmentos fotosintéticos (clorofilas totales (a, b), y carotenoides) mostraron patrones similares. Encontramos efectos significativos de los 3 factores estudiados (especie, sitio y temporada), y sus interacciones dobles (excepto la interacción: Especie x Temporada, para clorofilas totales) (Anexo 5). Consistentemente, el arbusto *C. crotonoides* registró una mayor concentración de los pigmentos fotosintetizadores que *B. avicenniifolia*; y a nivel espacial, el sitio IV registró la mayor concentración para *C. crotonoides* (Figura 9). Temporalmente, la concentración de clorofilas totales se redujo en el mes de julio en mayor magnitud para *C. crotonoides* (Figura 9.A), especialmente en el sitio I. Mientras que la concentración de carotenoides se redujo en *B. avicenniifolia* en todas los sitios, en *C. crotonoides* sólo se registró reducción en el sitio I.

Los cocientes clorofila a/b y clorofilas totales/carotenoides mostraron efectos significativos de los 3 factores estudiados y de la interacción Especie x Temporada (Anexo 5). En el caso del cociente clorofila a/b, destacamos que mientras en el mes de abril el cociente fue muy similar entre especies (y sitios), detectamos en julio un incremento únicamente en *C. crotonoides* (Figura 10.A), siendo este incremento muy marcado en el sitio I. El patrón fue opuesto para el cociente clorofilas totales/carotenoides (Figura 10.B), mientras que en abril *C. crotonoides* tuvo un mayor promedio que *B. avicenniifolia*, en julio esas diferencias desaparecieron por una caída en ambas especies pero de manera más drástica en *C. crotonoides*.

Figura 9. Comparación de las concentraciones de (A) clorofila totales (a+b) y (B) carotenoides (x+c) de *B. avicenniifolia* (triángulo azul) y *C. crotonoides* (círculo rojo) en los 4 sitios de estudio en 2 temporadas (Abril y Julio). Se muestran las medias \pm error estándar.

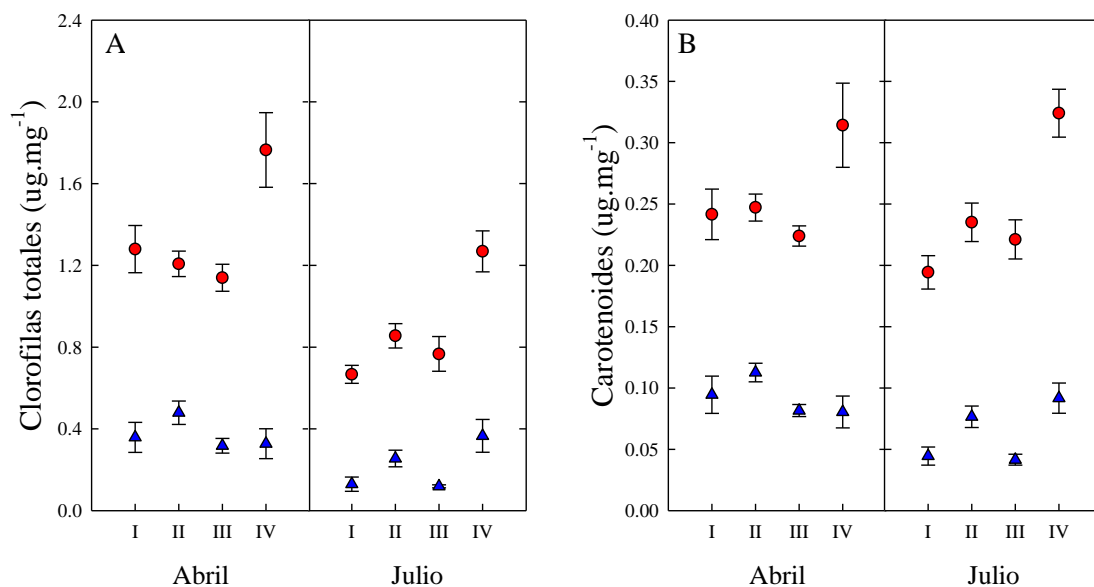
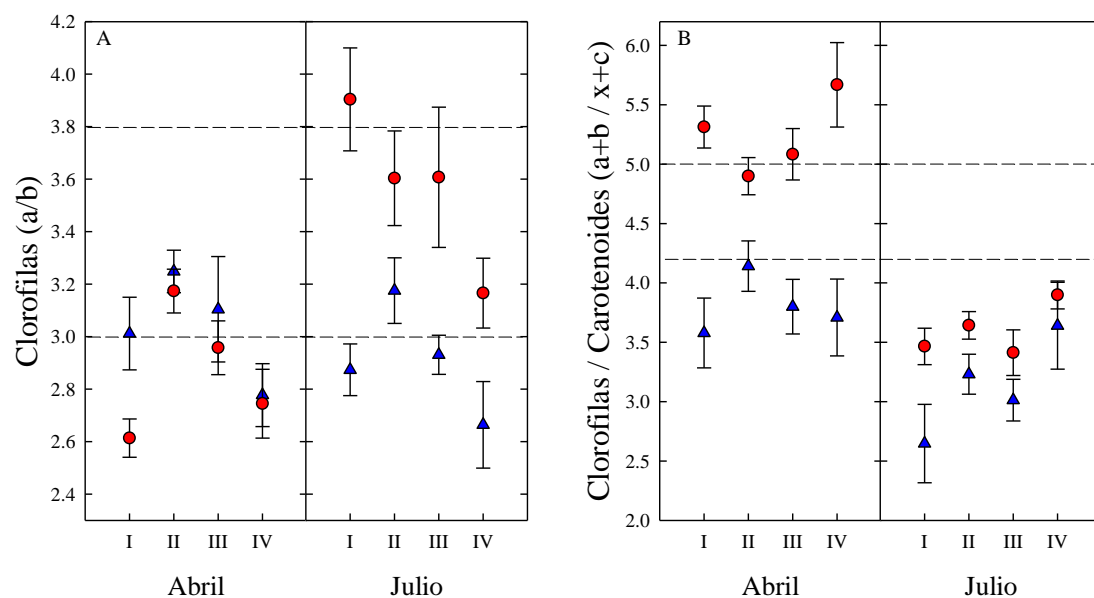


Figura 10. Comparación de las proporciones de (A) clorofilas (a/b) y (B) pigmentos (a+b / x+c) de *B. avicenniifolia* (triángulo azul) y *C. crotonoides* (círculo rojo) en los 4 sitios de estudio en 2 temporadas (Abril y Julio). Se muestran las medias \pm error estándar.



Nota: valores esperados en hojas de luz (A) y en plantas sin estrés (B)

Caracterización del suelo

Los suelos variaron significativamente entre sitios, micrositos y temporadas (Anexo 6). La conductividad eléctrica y el %MO variaron entre sitios y micrositos. El sitio II registró el menor %MO y la mayor conductividad eléctrica. En relación a los micrositos, los suelos asociados a los arbustos tuvieron el mayor %MO y los menores valores de conductividad eléctrica que los espacios abiertos (Figura 11). La humedad varió temporalmente y entre microsito. Durante el mes de abril, la humedad fue 4 veces mayor que en julio (aprox. 8% y 2%, respectivamente), y en los suelos asociados a los arbustos el %humedad fue mayor (aprox. *B. avicenniifolia*: 10%, *C. crotonoides*: 8%), que en los espacios abiertos (5.5%, Figura 12). En el mes de julio estas diferencias desaparecieron. Finalmente, el pH solo varió entre sitios, siendo los sitios I y IV ligeramente más alcalinos que los otros (Figura 13).

Figura 11. Comparación de la (A) conductividad eléctrica y (B) el porcentaje de materia orgánica del suelo en los 4 sitios de muestreo bajo *B. avicenniifolia* (triángulo azul), *C. crotonoides* (círculo rojo) y en espacios abiertos (cuadrado naranja). Se muestran las medias \pm error estándar.

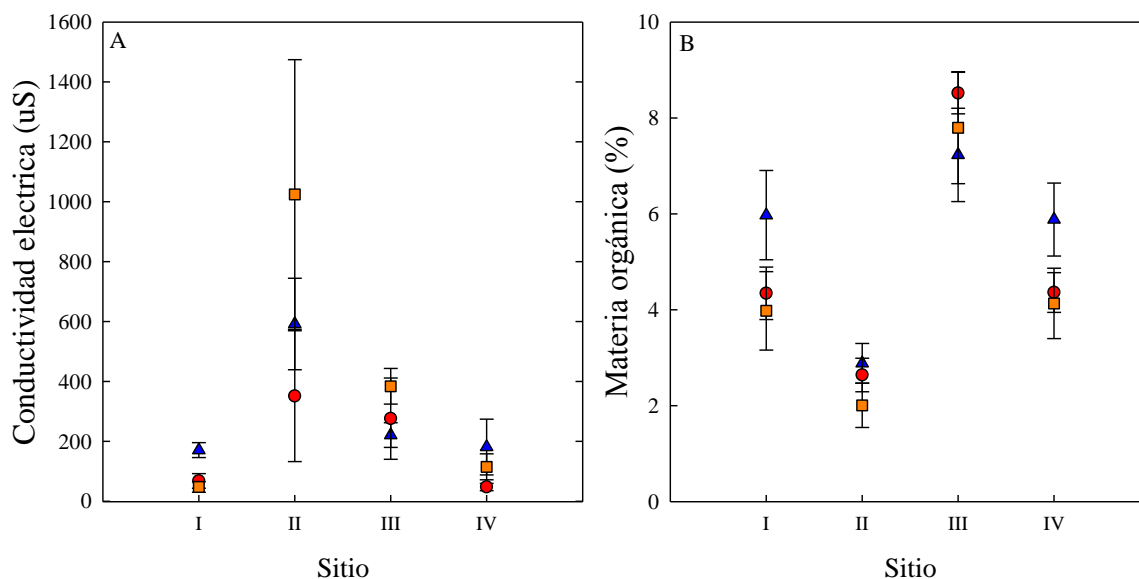


Figura 12. Comparación de la humedad del suelo en la temporada húmeda (Abril) y temporada seca (Julio) bajo *B. avicenniifolia* (triángulo azul), *C. crotonoides* (círculo rojo) y en espacios abiertos (cuadrado naranja). Se muestran las medias \pm error estándar.

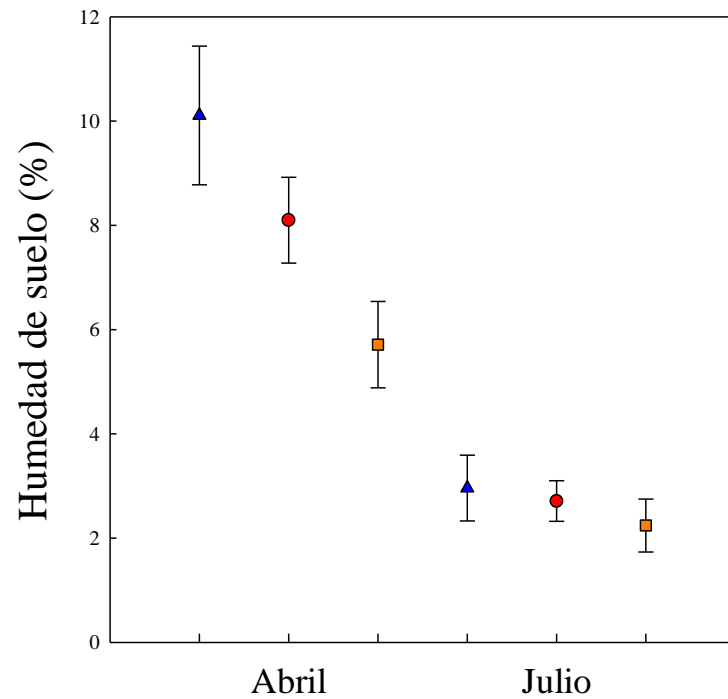
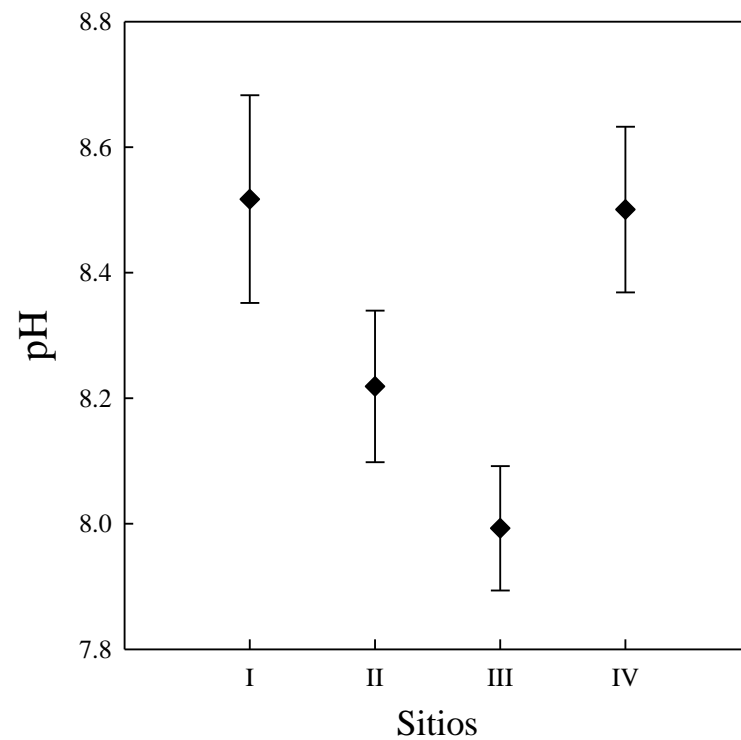


Figura 13. Comparación del pH en los 4 sitios de muestreo del suelo bajo *B. avicenniifolia*, *C. crotonoides* en espacios abiertos. Se muestran las medias \pm error estándar.



VI. DISCUSIÓN

A pesar de cohabitar en diversas localidades del bosque seco, los arbustos siempreverdes *B. avicenniifolia* y *C. crotonoides* mostraron que las variables funcionales estudiadas tuvieron patrones contrastantes, sugiriendo estrategias especie-específicas para enfrentar la variación de las condiciones ambientales. Diversos estudios han comparado el desempeño de las variables funcionales entre especies que cohabitan, en una amplia gama de ambientes desde zonas áridas cálidas hasta zonas frías de alta montaña (Ehleringer 1988; Quigg 2012; Zúñiga et al. 2006). Los estudios no muestran patrones consistentes de respuesta de las variables funcionales (Ackerly 2004; Bermúdez & Retuerto 2014; Paruelo et al. 1998). A nivel de comunidades, si bien se registran patrones divergentes en su respuesta al estrés hídrico entre comunidades (a pesar de experimentar niveles de estrés similar), al interior de las comunidades se ha documentado que los arbustos leñosos siempreverdes, presentaron respuestas convergentes en las variables asociadas al control hídrico. En este estudio, se registró un incremento en el potencial hídrico y la conductancia estomática en la temporada húmeda, y los valores más bajos en la temporada seca (a pesar de excepciones en algunas especies) (Jacobsen et al. 2008). Por el contrario, plantas coexistentes en sistemas de dunas (Nueva Zelanda), muestran patrones divergentes en cuanto a sus respuestas funcionales, siendo el SLA la variable que mostró menor similitud (Stubbs & Wilson 2004). También en dunas costeras, las herbáceas perennes coexistentes (España), mostraron patrones diferenciales en base al uso eficiente de las escasas precipitaciones (Bermúdez & Retuerto 2014). Adicionalmente, en un estudio experimental que manipula la disponibilidad de agua, los arbustos desérticos mostraron diferencias interespecíficas en cuanto a sus respuestas ecofisiológicas para el uso de agua y el mantenimiento de la fotosíntesis (Xu et al. 2007)

Nuestros resultados mostraron que las variables funcionales evidencian divergencia, independientemente de la estación (en las variables asociadas al PC1), y únicamente en condiciones de estrés hídrico durante la temporada seca (en las variables asociadas al PC2). Estos resultados nos permiten considerar la relevancia de las evaluaciones fisiológicas en diferentes momentos del año para entender el comportamiento de las especies en sus entornos naturales. En ese sentido, encontramos que en condiciones de mejor disponibilidad de agua (abril), la eficiencia fotosintética (f_v/f_m), la humedad foliar y el ratio de clorofilas (a/b) podría sugerirnos un patrón convergente dado la similitud de

valores entre las especies. Sin embargo, al considerar la estación seca se evidenció la sensibilidad diferencial de las especies a las condiciones de estrés hídrico en éstos parámetros, siendo *C. crotonoides* más sensible al cambio estacional, en contraposición al bajo cambio de estas variables funcionales en *B. avicenniifolia*.

En base a estos resultados, sugerimos que los arbustos presentarían diferentes estrategias de crecimiento, siendo *B. avicenniifolia* un arbusto de crecimiento lento y *C. crotonoides* un arbusto cuyo crecimiento es favorecido de manera notable por los pulsos de agua. Esto se sustenta en el comportamiento de los rasgos funcionales. Mientras que para *B. avicenniifolia* los valores de SLA, concentración de pigmentos fotosintéticos (clorofilas y carotenoides) son bajos y los de humedad foliar más elevados, estos no variaron de manera importante entre temporadas, para *C. crotonoides* estas variables tuvieron mayores valores (excepto en la humedad foliar), y mostraron gran variación entre temporadas, decreciendo durante la temporada seca.

Valores bajos y relativamente constantes de SLA, están asociados a tasas de crecimiento más lentas y estrategias más conservadoras en cuanto al uso de nutrientes en ambientes áridos (Kimball et al. 2012; Y. J. Zhang et al. 2011; Zinnert et al. 2013), hojas coriáceas (Bermúdez & Retuerto 2014; Retuerto & Woodward 1992) y una menor pérdida de agua por transpiración (Lambers 2008, Hopkins 2004). Por otro lado, *C. crotonoides* mostró una reducción importante de su SLA en la época de mayor restricción hídrica (Figura 7), pero no alcanzó los valores de *B. avicenniifolia*. Similar a otros estudios donde en condiciones de estrés hídrico, las plantas tienden a reducir su SLA (Bermúdez and Retuerto 2014; Milla et al. 2008). El menor SLA de *B. avicenniifolia* estaría asociado a hojas más gruesas, con una mayor cantidad de mesófilo (mayor peso seco, data no mostrada. Vigil), esto concuerda con un mayor uso en la eficiencia de agua, mostrado con el mayor contenido de humedad foliar que mostró *B. avicenniifolia* (Zhang et al. 2012), además de presentar una cutícula, reduciendo la pérdida de agua por transpiración, incrementando la capacidad de retener agua (Valerio et al. 2013). Por otro lado, *C. crotonoides*, con una hoja de mayor SLA, caracteriza a hojas más delgadas (Wilson 1999), almacenando una menor cantidad de humedad en sus hojas en la temporada seca. Del mismo modo, se ha reportado que las especies con bajas tasas de crecimiento tienen baja concentración de clorofilas (Zhang et al. 2011). En sistemas áridos, las plantas se caracterizan por tener bajas concentraciones de pigmentos fotosintéticos (Ehleringer et al.

1997), además se ha evidenciado que la concentración de pigmentos fotosintéticos (clorofilas a, b y carotenoides) se reduce en condiciones de estrés hídrico, por una síntesis más lenta o una degradación rápida, característica de estrés oxidativo (Liu et al. 2011).

La eficiencia fotosintética se redujo en dos de los sitios estudiados, siendo más drástica para *C. crotonoides*. Esto sugiere que tanto factores poblacionales como interespecíficos podrían estar involucrados. En relación a posibles factores poblacionales, las poblaciones involucradas mostraron mayor herbivoría (sitio 1, observaciones personales), y elevada salinidad y bajo nivel de materia orgánica (sitio 2). Estudios previos han mostrado que tanto la herbivoría como suelos pobres y salinos representan condiciones de estrés que afectan la eficiencia fotosintética (Kalaji et al. 2011; Molina-Montenegro et al. 2013). A nivel interespecífico, de manera consistente con lo encontrado para otras variables funcionales *C. crotonoides* evidencia mayor sensibilidad al estrés ambiental.

El ratio de clorofilas (a/b), es un indicador de adaptación del aparato fotosintético a condiciones de luz y etapas de desarrollo foliar (Lichtenthaler & Buschmann 2001). Un incremento en este ratio, es esperable cuando el nitrógeno no se encuentra disponible en condiciones de alta luminosidad (Kitajima & Hogan 2003; Maina & Wang 2015). Nosotros encontramos que *B. avicenniifolia* mostró valores bajos y constantes del ratio a/b en ambas temporadas, valores esperables en hojas desarrolladas ($Cl_a/b = 2.5-3.5$). Por otro lado *C. crotonoides*, mostró un incremento de este ratio en la época seca. Este resultado podría estar asociado a (1) su estrategia de crecimiento, donde las nuevas hojas al reducir su SLA en la temporada seca recién estarían llegando a su etapa de maduración ($Cl_a/b = 2.5-3.5$), o (2) a una carencia de nutrientes, como el nitrógeno, esto podría deberse a que durante la temporada seca la disponibilidad de nutrientes podría ser menor, viéndose afectado *C. crotonoides*. El ratio clorofilas totales/carotenoides ($a+b/x+c$) es un indicador de estrés, y en hojas de luz (rango para hojas de luz Cl_a/Cl_b : 3-3.8) un rango esperado oscila entre 4.2-5, ratios menores evidencian senescencia, estrés o daño en el aparato fotosintético (Lichtenthaler & Buschmann 2001). Cabe mencionar que ambos arbustos presentaron hojas saludables en ambas temporadas (ANEXO 1), esto nos muestra la importancia de evaluar estos ratios como indicadores, ya que el aspecto de las hojas no mostraba estrés (decoloración), sugiriendo que estos valores podrían ser reevaluados para plantas en ecosistemas complejos como el bosque seco.

Observamos que los suelos bajo los arbustos presentaron mayor cantidad de materia orgánica y mayor cantidad de agua que en espacios abiertos, esto estaría asociado a la hojarasca bajo los arbustos, la que retrasaría la evaporación de agua en comparación con los espacios abiertos (Figura 11.B, Figura 12, ANEXO 6). En cuanto al uso de agua, se ha evidenciado que el crecimiento de plantas en sistemas áridos es limitado por las lluvias de verano (Beatley 1974; Ehleringer et al. 1991). Arbustos en zonas áridas ajustan el desarrollo de sus raíces (Sadeghi & Rostami 2016; Schwinning & Ehleringer 2001), aprovechando las lluvias de verano para su crecimiento vegetativo y acumulación de agua en hojas. Estos ajustes en la arquitectura, área foliar y de raíces podrían estar presentándose en los arbustos de este estudio para reducir el estrés hídrico del bosque seco.

En plantas, las respuestas a estrés salino e hídrico son bastante similares (Munns 2002). Se ha documentado que las adaptaciones de las plantas a suelos salinos dependiendo del tipo de adaptación en su osmorregulación, sea incrementando la concentración de osmolitos orgánicos (aminoácidos y/o azúcares) o acumulando sales, tiene consecuencias en la palatabilidad de sus hojas, volviéndose más o menos atractivas para herbívoros (Fokkema et al. 2016). Los mecanismos especie-específicos en la osmoregulación de los arbustos estudiados podrían ayudar a explicar las diferencias en la palatabilidad de sus hojas. Por observaciones en campo, encontramos que *B. avicenniifolia* se encontraba en mayor abundancia que *C. crotonoides*, así mismo *B. avicenniifolia* podía habitar ambientes con altos niveles de salinidad (conductividad eléctrica de 6000 uS aprox. Vigil, datos no mostrados) en sitios donde no encontramos *C. crotonoides*. Adicionalmente, en todos los sitios evaluados este arbusto no presentó daño por herbivoría en comparación con *C. crotonoides*. Nuestras observaciones y resultados nos sugieren que en un escenario futuro de una mayor impredecibilidad de las lluvias interanuales, la estrategia de crecimiento de *B. avicenniifolia* (asociada a más defensas y tolerancia a la salinidad), podría tener un mejor desempeño en comparación con *C. crotonoides*.

Este trabajo nos abre distintas preguntas orientadas a las respuestas morfológicas, fisiológicas y bioquímicas diferenciales que tendrían estas plantas, ambas arbustivas y siempreverdes coexistentes en el bosque seco, cómo las adaptaciones a un ambiente adverso podría influenciar en los patrones de herbivoría en las especies de estos ecosistemas y como la ecología funcional ayudaría a la conservación y comprensión de

un sistema tan amenazado, destacando que estas especies arbustivas cumplen un rol importante en este sistema, existen reportes que estas especies son alimento y sitio de nidificación de aves endémicas y en peligro como *Penelope albipennis* “pava aliblanca” (Martos et al. 2009) y *Phytotoma raimondii* “cortarama” (Nolazco 2014, Rivas 2015), también se tienen registros de ser alimento de *Lycalopex sechurae* “zorro costero” (Cornejo 2009) y *Tremarctos ornatus* “oso de anteojos” (Figueroa 2013). Además se han realizado estudios etnobotánicos, donde a *B. avicenniifolia*, se le atribuyen actividades antimicrobianas (*E.coli* y *S. aureus*) y la reducción de padecimientos como reumatismo, bronquitis y artritis (Bussmann 2006).

La ecoregión donde habitan estos arbustos se encuentra en un estado de conservación crítico amenazado por la tala y quema indiscriminada, la expansión agrícola y el pastoreo excesivo (Aguirre et al. 2006; Cruz et al. 2011; Leal-Pinedo & Linares-Palomino 2005). A largo plazo con un incremento demográfico de la zona y el impacto del cambio climático, la estructura vegetal de los sistemas áridos, como el bosque seco, se ha visto afectado (Brown et al. 1997; Cruz et al. 2011). Bajo un tipo de escenario climático (incremento de temperatura ambiental, sequías más prolongadas, mayor impacto antropogénico), los distintos tipos de estrés que agrupa este sistema adverso, (precipitaciones irregulares, pudiendo haber años sin lluvias, alta salinidad de suelos y sus altas temperaturas) se verán exacerbados. Ante esto, los distintos tipos de estrés, harían del bosque seco un filtro ambiental para las respuestas fisiológicas de la flora local, donde un cambio en la estructura vegetal podría suceder, plantas con bajas tasas de crecimiento, asociadas a una mayor protección a daño por herbivoría (Turner 1994), con mayor control del agua (Zhang et al. 2012) y que presenten tolerancia a suelos salobres tendrían una mejor proyección en este ambiente. Nuestros resultados y observaciones en campo demuestran que, si bien ambos arbustos cohabitan en el bosque seco, *B. avicenniifolia* presentó respuestas ecofisiológicas que podrían resultar a largo plazo más adecuadas al grado de variabilidad ambiental en la disponibilidad hídrica.

VII. CONCLUSIONES

1. Existe un patrón contrastante de las variables funcionales entre las especies arbustivas estudiadas. Evidenciando diferencias a nivel interespecífico, espacial y temporal, sugiriendo estrategias especie-específicas para enfrentar la variación de este sistema árido.
2. Las respuestas funcionales de estos arbustos son divergentes, donde un grupo de variables se diferencian de forma intrínseca, mientras que otras varían sólo en la temporada con mayor restricción hídrica.
3. *B. avicenniifolia* tuvo menor sensibilidad al cambio temporal que *C. crotonoides*, mostrando un patrón de crecimiento más lento y estrategias más conservadores en el uso de agua.
4. Los parámetros del suelo evidenciaron diferencias espaciales y temporales. Los micrositios bajo ambos arbustos presentaron mayor materia orgánica y menores valores de conductividad eléctrica que espacios abiertos. Los arbustos retuvieron mayor cantidad de agua, solo en la temporada de lluvias.

VIII. BIBLIOGRAFIA

- Ackerly, D. 2004. "Adaptation, Niche Conservatism, and Convergence: Comparative Studies of Leaf Evolution in the California Chaparral." *The American Naturalist* 163(5): 654–71.
- Aguirre, Z. et al. 2006. "Especies Leñosas y Formaciones Vegetales En Los Bosques Estacionalmente Secos de Ecuador Y Perú." *Arnaldoa* 13(2): 324–50.
- Arabzadeh, N. 2013. "The Impact of Drought Stress on Photosynthetic Quantum Yield in *Haloxylon aphyllum* and *Haloxylon persicum*." *African Journal of Plant Science* 7(6): 185–89.
- Balaguer, L. et al. 2002. "Ecophysiological significance of chlorophyll loss and reduced photochemical efficiency under extreme Aridity". *Plant and Soil* 240(2): 343–52.
- Beatley, J. 1974. "Phenological Events and Their Environmental Triggers in Mojave Desert Ecosystems." *Ecology* 55(4): 856–63.
- Berger, J. & Ludwig, C. 2014. "Contrasting Adaptive Strategies to Terminal Drought-Stress Gradients in Mediterranean Legumes: Phenology, Productivity, and Water Relations in Wild and Domesticated *Lupinus luteus* L." *Journal of Experimental Botany* 65(21): 6219–29.
- Bermúdez, R. & Retuerto, R. 2014. "Together but Different: Co-Occurring Dune Plant Species Differ in Their Water- and Nitrogen-Use Strategies." *Oecologia* 174(3):651–63.
- Brack, A. & Mendiola, C. 2002. *Perú Ecológico*. Capítulo 7: El Bosque Seco Ecuatorial.
- Brown, J., et al. 1997. "Reorganization of an Arid Ecosystem in Response to Recent Climate Change." *Ecology* 94: 9729–33.
- Bussmann, R. & Sharon, D. 2006. "Traditional medicinal plant use in Northern Peru: tracking two thousand years of healing culture". *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 2(1), 47.
- Cornejo, X. 2009. Neotropical Capparaceae. In: Milliken, W., Klitgård, B. & Baracat, A. (2009 onwards), Neotropikey - Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics.
<http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Capparaceae.htm>.
- Cruz, P. et al. 2011. "Evaluación de cambios en la cobertura y uso de la tierra con Imágenes de Satélite en Piura-Perú." *Ecología Aplicada* 10(1): 13–22.
- Schulze E-D, et al. 2002. *Environment as Stress Factor: Stress Physiology of Plants*. In *Plant Ecology*. p. 7-22.
- Ehleringer, J. 1988. "Comparative Ecophysiology of *Encelia farinosa* and *Encelia frutescens*." *Oecologia* 76: 553–61.
- Ehleringer, J. et al. 1997. "C4 Photosynthesis, Atmospheric CO₂, and Climate." *Oecologia* 112(3): 285–99.

- Ehleringer, J. & Mooney H. 1975. "Leaf Pubescence : Effects on Absorptance and Photosynthesis in a Desert Shrub." 192: 376–77.
- Ehleringer, J. et al. 1991. "Differential Utilization of Summer Rainis by Desert Plants." *Oecologia* 88: 430–34.
- Farooq, M. et al. 2009. "Plant Drought Stress: Effects, Mechanisms and Management." *Sustainable Agriculture*: 153–88.
- Figuroa, J. 2013. "Composición de la dieta del oso andino *Tremarctos ornatus* (Carnivora: Ursidae) en nueve áreas naturales protegidas del Perú". *Therya* 4(2):327-59.
- Fokkema, W. et al. 2016. "The Nature of Plant Adaptations to Salinity Stress Has Trophic Consequences." *Oikos* 125(6): 804–11.
- Grime, J. P. 1977. "Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plant and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory." *The American Naturalist* 111(982): 1169–94.
- Guo, Y.Y, et al. 2016. "Effects of Drought Stress on Growth and Chlorophyll Fluorescence." *Photosynthetica* 54(4): 524–31.
- Gwenzi, W. et al. 2014. "Transpiration and Water Relations of Evergreen Shrub Species on an Artificial Landform for Mine Waste Storage versus an Adjacent Natural Site in Semi-Arid Western Australia." *Ecohydrology* 7(3): 965–81.
- Hacke, U. 2000. "Drought Experience and Cavitation Resistance in Six Shrubs from the Great Basin, Utah." *Basic and Applied Ecology* 41(1): 31–41.
- Hamerlynck, E.P., & Huxman T.E. 2009. "Ecophysiology of Two Sonoran Desert Evergreen Shrubs during Extreme Drought." *Journal of Arid Environments* 73: 582–85.
- Hopkins, W. & Norman, P. 2004. *Introduction to Plant Physiology*.
- Huang, H. et al. 2011. "Advanced Studies on Adaptation of Desert Shrubs to Environmental Stress." *Sciences in cold and arid regions* 3(5): 455–62.
- Jacobsen, A. et al. 2008. "Comparative Community Physiology: Nonconvergence in Water Relations among Three Semi-Arid Shrub Communities." *New Phytologist* 180: 100–113.
- Kalaji, H. et al. 2011. "Effects of Salt Stress on Photosystem II Efficiency and CO₂ Assimilation of Two Syrian Barley Landraces." *Environmental and Experimental Botany* 73(1): 64–72.
- Kimball, S. et al. 2012. "Fitness and Physiology in a Variable Environment." *Oecologia* 169(2): 319–29.
- Kitajima, K. 2003. "Increases of Chlorophyll a/b Ratios during Acclimation of Tropical Woody Seedlings to Nitrogen Limitation and High Light." *Plant, Cell and Environment*: 857–65.

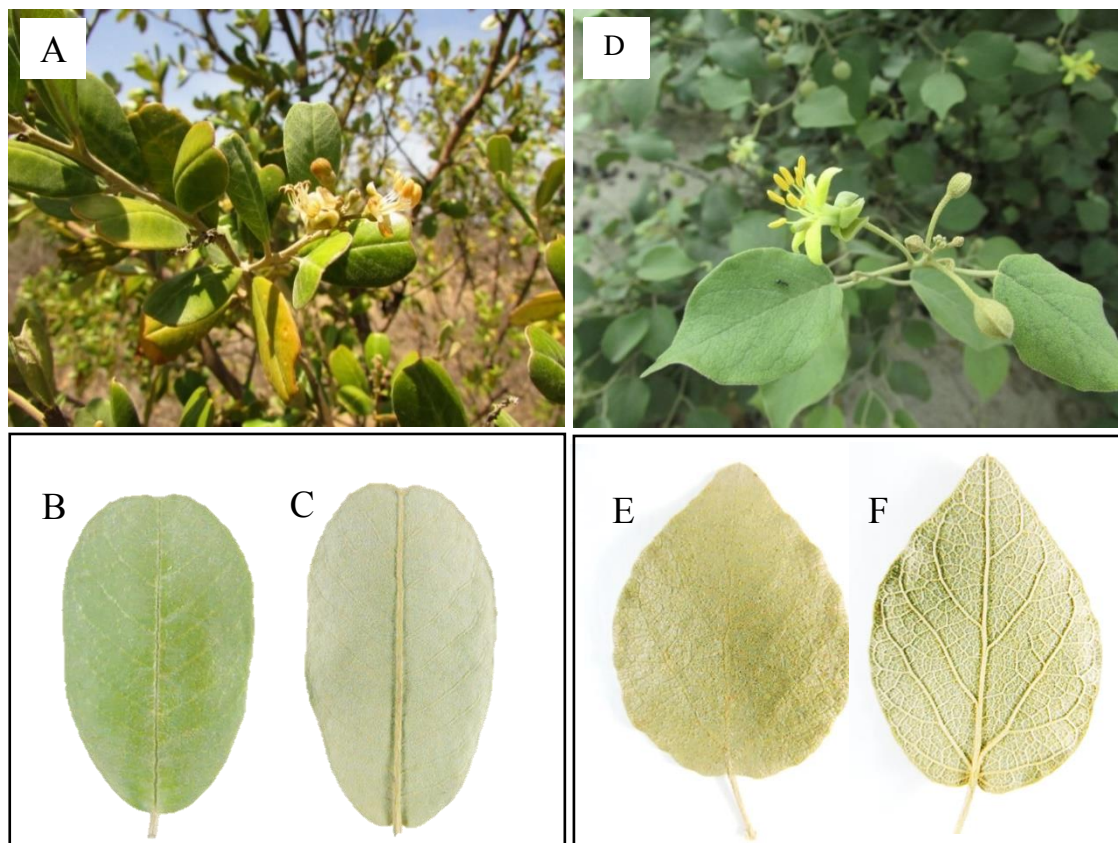
- Lambers, H. et al. 2008. Plant Physiological Ecology. Journal of Chemical Information and Modeling (Vol. 53).
- Leal-Pinedo, J. & Linares-Palomino, R. 2005. “Los Bosques Secos de la Reserva de Biosfera Del Noroeste (Perú): Diversidad Arbórea Y Estado de Conservación.” *Caldasia* 27(2): 195–211.
- Lei, Y. et al. 2006. “Differences in Some Morphological, Physiological, and Biochemical Responses to Drought Stress in Two Contrasting Populations of *Populus przewalskii*.” *Physiologia Plantarum* 127(2): 182–91.
- Lichtenthaler, H. & Buschmann, C. 2001. “Chlorophylls and Carotenoids : Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy.” *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*: 1–8.
- Linares-Palomino, R. 2004. “Los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos: I. El Concepto de Los Bosques Secos En el Perú.” *Arnaldoa* 11: 85–102.
- Linares-Palomino, R. 2006. “Phytogeography and Floristics of Seasonally Dry Tropical Forests in Peru.” In *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. Plant Diversity, Biogeography and Conservation*. 257–280.
- Liu, C. et al. 2011. “Effect of Drought on Pigments, Osmotic Adjustment and Antioxidant Enzymes in Six Woody Plant Species in Karst Habitats of Southwestern China.” *Environmental and Experimental Botany* 71(2): 174–83.
- Maina, J. N., & Wang, Q. 2015. “Seasonal Response of Chlorophyll a/b Ratio to Stress in a Typical Desert Species: *Haloxylon ammodendron*.” *Arid Land Research and Management* 29(3): 321–34.
- Maxwell K. & Johnson, G. 2000. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51(345):659–68.
- Martos, J. et al. 2009. “Fenología de algunas especies que son alimento para la pava aliblanca *Penelope abipennis*.” *Rev. perú biol.* 15: 51–58.
- Milla, R. 2008. “Environmental and Developmental Controls on Specific Leaf Area are Little Modified by Leaf Allometry”. *Functional Ecology* 22(4): 565–76.
- Ministerio del Ambiente (MINAM) 2015. Mapa Nacional de Cobertura Vegetal.
- Molina-Montenegro, M. et al. 2013. “Ecophysiological Plasticity and Local Differentiation Help Explain the Invasion Success of *Taraxacum officinale* (Dandelion) in South America.” *Ecography* 36(6): 718–30.
- Munns, R. 2002. “Comparative Physiology of Salt and Water Stress.” *Plant, cell & environment* 25(2): 239–50.
- Nolazco, S. & Roper, J. 2014. The challenge of estimating population trends in the endangered Peruvian Plantcutter (*Phytotoma raimondii*) and implications for conservation. *Ornitologia Neotropical* 25(2):125-134.

- Ozkur, O. et al. 2009. "Physiochemical and Antioxidant Responses of the Perennial Xerophyte *Capparis ovata* to Drought." *Environmental and Experimental Botany* 66(3): 487–92.
- Paruelo, J. et al. 1998. "Functional and Structural Convergence of Temperate Grassland and Shrubland Ecosystems." *Ecological Applications* 8(1): 194–206.
- Pennington, T. et al. 2000. "Neotropical Seasonally Dry Forests and Quaternary Vegetation Changes." *Journal of Biogeography* 27(2): 261–73.
- Pérez-Harguindeguy, N. et al. 2013. "New Handbook for Standardised Measurement of Plant Functional Traits Worldwide." *Australian Journal of Botany* 61: 167–234.
- Quigg, A. 2012. "Comparing the Ecophysiology of Four Tree Species Growing in the Coastal Temperate Rainforests of Prince William Sound, Alaska." *Trees - Structure and Function* 26(4): 1123–36.
- Reich, P. & Ellsworth, D. 1997. "From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning". *National Academy of Sciences* 94: 13730-34.
- Retuerto, R. & Woodward, F. 1992. "Effects of Windspeed on the Growth and Biomass Allocation of White Mustard *Sinapis alba* L." *Oecologia* 92(1): 113–23.
- Rhizopoulou, S. & Psaras, G. 2003. "Development and Structure of Drought-Tolerant Leaves of the Mediterranean Shrub *Capparis spinosa* L." *Annals of Botany* 92(3): 377–83.
- Rivas, E. 2015. "Ámbito de hogar, fidelidad al sitio y selección de recursos de la Cortarrama Peruana (*Phytotoma raimondii*) en el bosque seco de Talara, noroeste de Perú." *Ornitología Neotropical* 26, 179–191.
- Sadeghi, H. & Rostami, L. 2016. "Evaluating the Physiological and Hormonal Responses of Caper Plant (*Capparis spinosa*) Subjected to Drought and Salinity." 1: 49–55.
- Sánchez-Azofeifa, G. et al. 2005. "Research Priorities for Neotropical Dry Forests." *Biotropica* 37(4): 477–85.
- Schwinning, S. & Ehleringer, J. 2001. "Water Use Trade-Offs and Optimal Adaptations to Pulse-Driven Arid Ecosystems." *Journal of Ecology* 89(3): 464–80.
- Smith, J. et al. 1986. "Comparative Ecophysiology of CAM and C3 bromeliads. The ecology of the Bromeliaceae in Trinidad". *Plant, Cell and Environment* 9: 395–410.
- Stubbs, W. & Bastow J. 2004. "Evidence for Limiting Similarity in a Sand Dune Community." *Journal of Ecology* 92(4): 557–67.
- Turner, I. 1994. "Sclerophylly : Primarily Protective ?" *Functional Ecology* 8(6):669–75.
- Valerio, R. et al. 2013. "Leaf Epidermal Adaptations of Four Evergreen Species, La Tortuga Island, Venezuela." *Acta Botanica Venezuelica* 36(1): 39–59.
- Vile, D. et al. 2005. "Specific Leaf Area and Dry Matter Content Estimate Thickness in Laminar Leaves." *Annals of Botany* 96: 1129–36.

- Wilson, P. 1999. "Specific Leaf Area and Leaf Dry Matter Content as Alternative Predictors of Plant Strategies." 155–62.
- Wu, G. et al. 2014. "Comparative Ecophysiological Study of Salt Stress for Wild and Cultivated Soybean Species from the Yellow River Delta, China." *Scientific World Journal*.
- Xu, H. et al. 2007. "Ecophysiological Response and Morphological Adjustment of Two Central Asian Desert Shrubs towards Variation in Summer Precipitation." *Plant, Cell and Environment* 30(4): 399–409.
- Zhang, J. et al. 2012. "Productive Leaf Functional Traits of Chinese Savanna Species." *Plant Ecology* 213(9): 1449–60.
- Zhang, Y. J. et al. 2011. "Effect of Water Stress on Leaf Photosynthesis, Chlorophyll Content, and Growth of Oriental Lily." *Russian Journal of Plant Physiology* 58(5): 844–50.
- Zinnert, J. et al. 2013. "Plant Functional Traits of a Shrub Invader Relative to Sympatric Native Shrubs." *Ecosphere* 4(10): 119.
- Zúñiga, Rafael et al. 2006. "Seasonal Changes in the Photosynthetic Performance of Two Evergreen *Nothofagus* species in South Central Chile." *Revista Chilena de Historia Natural* 79(4): 489–504.

IX. ANEXOS

Anexo 1. Fotografías de las capparaceas *Beautempisia avicenniifolia*: flor (A), haz (B) y envés (C) de sus hojas y *Capparicordis crotonoides*: flor (D), haz (E) y envés (F) de sus hojas.



Anexo 2. Análisis multivariado (MANOVA) de los dos primeros componentes principales (PC1 y PC2). Efectos significativos ($p < 0.05$) son mostrados en negrita.

| | Wilks | F | DF | P |
|-----------|-------|--------|--------|-----------------|
| Especie | 0.156 | 391.62 | 2, 145 | < 0.0001 |
| Sitio | 0.669 | 10.76 | 6, 290 | < 0.0001 |
| Temporada | 0.615 | 45.23 | 2, 145 | < 0.0001 |

Anexo 3. Análisis de varianza de tres vías de los scores para cada componente principal. Efectos significativos ($p < 0.05$) son mostrados en negrita.

| | GL | MS | F | P |
|-----------------------------|-----|--------|--------|-----------------|
| PC 1 | | | | |
| Especie | 1 | 369.96 | 795.03 | < 0.0001 |
| Sitio | 3 | 11.70 | 25.13 | < 0.0001 |
| Temporada | 1 | 26.52 | 56.99 | < 0.0001 |
| Especie x Sitio | 3 | 3.92 | 8.42 | < 0.0001 |
| Especie x Temporada | 1 | 5.29 | 11.38 | 0.001 |
| Temporada x Sitio | 3 | 0.51 | 1.10 | 0.352 |
| Especie x Sitio x Temporada | 3 | 1.35 | 2.89 | 0.038 |
| Error | 136 | 0.47 | | |
| R² = 0.87 | | | | |
| PC 2 | | | | |
| Especie | 1 | 20.61 | 46.37 | < 0.0001 |
| Sitio | 3 | 5.45 | 12.27 | < 0.0001 |
| Temporada | 1 | 67.69 | 152.26 | < 0.0001 |
| Temporada x Sitio | 3 | 8.36 | 18.80 | < 0.0001 |
| Especie x Temporada | 1 | 34.03 | 76.55 | < 0.0001 |
| Especie x Sitio | 3 | 2.06 | 4.63 | 0.0041 |
| Especie x Temporada x Sitio | 3 | 1.01 | 2.28 | 0.0823 |
| Error | 136 | 0.44 | | |
| R² = 0.74 | | | | |

Anexo 4. Análisis de varianza de tres vías de las variables fisiológicas (fv/fm, SLA y humedad foliar) de *B. avicenniifolia* y *C. crotonoides* en los 4 sitios de estudio. Los factores corresponden a la especie, los sitios y las temporadas evaluadas. Efectos significativos ($p < 0.05$) son mostrados en negrita.

| | GL | MS | F | P |
|--|-----|--------|--------|-----------------|
| Fv/Fm | | | | |
| Especie | 1 | 0.0195 | 28.3 | < 0.0001 |
| Sitio | 3 | 0.0252 | 36.6 | < 0.0001 |
| Temporada | 1 | 0.0101 | 14.7 | 0.0001 |
| Especie x Sitio | 3 | 0.0074 | 10.7 | < 0.0001 |
| Especie x Temporada | 1 | 0.0120 | 17.5 | < 0.0001 |
| Temporada x Sitio | 3 | 0.0305 | 44.3 | < 0.0001 |
| Especie x Sitio x Temporada | 3 | 0.0034 | 4.9 | 0.003 |
| Error | 164 | 0.0007 | | |
| R² = 0.72 | | | | |
| Área foliar específica (cm².gr⁻¹) | | | | |
| Especie | 1 | 11.986 | 259.57 | < 0.0001 |

| | | | | |
|-----------------------------|-----|-------|-------|-------------------|
| Sitio | 3 | 1.048 | 22.70 | <0.0001 |
| Temporada | 1 | 1.444 | 31.27 | <0.0001 |
| Especie x Sitio | 3 | 0.592 | 12.81 | <0.0001 |
| Especie x Temporada | 1 | 0.932 | 20.19 | <0.0001 |
| Temporada x Sitio | 3 | 0.104 | 2.24 | 0.085 |
| Especie x Sitio x Temporada | 3 | 0.019 | 0.42 | 0.739 |
| Error | 164 | 0.046 | | |

R² = 0.72

Humedad foliar

| | | | | |
|-----------------------------|-----|--------|--------|-------------------|
| Especie | 1 | 3408.7 | 211.27 | <0.0001 |
| Sitio | 3 | 116.5 | 7.22 | 0.0001 |
| Temporada | 1 | 1392.6 | 86.31 | <0.0001 |
| Especie x Sitio | 3 | 65.9 | 4.09 | 0.0078 |
| Especie x Temporada | 1 | 121.1 | 7.51 | 0.0068 |
| Temporada x Sitio | 3 | 102.7 | 6.37 | 0.0004 |
| Especie x Sitio x Temporada | 3 | 115.7 | 7.17 | 0.0001 |
| Error | 164 | 16.1 | | |

R² = 0.71

Anexo 5. Análisis de varianza de tres vías de las variables bioquímicas (clorofilas a, b, clorofilas totales, proporción de clorofilas y pigmentos) de *B. avicenniifolia* y *C. crotonoides* en los 4 sitios de estudio. Los factores corresponden a la especie, sitios y temporadas evaluadas. Efectos significativos ($p < 0.05$) son mostrados en negrita.

| | GL | MS | F | P |
|---------------------------------|-----|----------|---------|-------------------|
| Clorofilas totales (a+b) | | | | |
| Especie | 1 | 10.49661 | 532.937 | <0.0001 |
| Sitio | 3 | 0.26386 | 13.397 | <0.0001 |
| Temporada | 1 | 1.28938 | 65.465 | <0.0001 |
| Especie x Sitio | 3 | 0.08981 | 4.560 | 0.004 |
| Especie x Temporada | 1 | 0.04570 | 2.320 | 0.130 |
| Temporada x Sitio | 3 | 0.05858 | 2.974 | 0.034 |
| Especie x Sitio x Temporada | 3 | 0.02937 | 1.491 | 0.220 |
| Error | 136 | 0.01970 | | |

R² = 0.82

Carotenoides (x+c)

| | | | | |
|---------------------|---|---------|---------|-------------------|
| Especie | 1 | 1.90581 | 654.231 | <0.0001 |
| Sitio | 3 | 0.03856 | 13.238 | <0.0001 |
| Temporada | 1 | 0.04338 | 14.893 | 0.0002 |
| Especie x Sitio | 3 | 0.01288 | 4.420 | 0.005 |
| Especie x Temporada | 1 | 0.01511 | 5.186 | 0.024 |
| Temporada x Sitio | 3 | 0.01258 | 4.319 | 0.006 |

| | | | | |
|-----------------------------|-----|---------|-------|-------|
| Especie x Sitio x Temporada | 3 | 0.00303 | 1.040 | 0.377 |
| Error | 136 | 0.00291 | | |

R²= 0.84

Proporción de clorofilas (a/b)

| | | | | |
|-----------------------------|-----|--------|--------|-------------------|
| Especie | 1 | 0.2083 | 10.110 | 0.002 |
| Sitio | 3 | 0.1526 | 7.405 | <0.001 |
| Temporada | 1 | 0.2675 | 12.980 | 0.0004 |
| Especie x Sitio | 3 | 0.0027 | 0.130 | 0.942 |
| Especie x Temporada | 1 | 0.5974 | 28.992 | <0.0001 |
| Temporada x Sitio | 3 | 0.0364 | 1.767 | 0.156 |
| Especie x Sitio x Temporada | 3 | 0.0388 | 1.884 | 0.135 |
| Error | 136 | 0.0206 | | |

R²= 0.39

Proporción de pigmentos (a+b/x+c)

| | | | | |
|-----------------------------|-----|--------|--------|-------------------|
| Especie | 1 | 34.150 | 61.865 | <0.0001 |
| Sitio | 3 | 1.599 | 2.897 | 0.037 |
| Temporada | 1 | 50.195 | 90.932 | <0.0001 |
| Especie x Sitio | 3 | 0.889 | 1.610 | 0.190 |
| Especie x Temporada | 1 | 8.701 | 15.762 | 0.0001 |
| Temporada x Sitio | 3 | 0.369 | 0.668 | 0.573 |
| Especie x Sitio x Temporada | 3 | 0.701 | 1.269 | 0.287 |
| Error | 136 | 0.552 | | |

R²= 0.57

Anexo 6. Análisis de varianza de tres vías de los parámetros evaluados en el suelo bajo *B. avicenniifolia* y *C. crotonoides* y en espacios abiertos en los 4 sitios de estudio. Los factores corresponden a los micrositos, sitios y las temporadas evaluadas. Efectos significativos ($p < 0.05$) son mostrados en negrita.

| | GL | MS | F | P |
|--------------------------------|----|--------|--------|-------------------|
| Conductividad Eléctrica | | | | |
| Micrositio | 2 | 3.682 | 3.876 | 0.028 |
| Sitio | 3 | 12.132 | 12.773 | <0.0001 |
| Temporada | 1 | 0.213 | 0.224 | 0.638 |
| Micrositio x Sitio | 6 | 1.358 | 1.430 | 0.223 |
| Micrositio x Temporada | 2 | 0.501 | 0.528 | 0.594 |
| Temporada x Sitio | 3 | 1.093 | 1.151 | 0.339 |
| Micrositio x Sitio x Temporada | 6 | 0.243 | 0.256 | 0.954 |
| Error | 47 | 0.950 | | |

R²= 0.56

pH

| | | | | |
|--------------------------------|----|-------|------|--------------|
| Micrositio | 2 | 0.012 | 0.04 | 0.961 |
| Sitio | 3 | 1.174 | 4.01 | 0.013 |
| Temporada | 1 | 0.245 | 0.84 | 0.365 |
| Micrositio x Sitio | 6 | 0.379 | 1.29 | 0.279 |
| Micrositio x Temporada | 2 | 0.350 | 1.20 | 0.311 |
| Temporada x Sitio | 3 | 0.366 | 1.25 | 0.302 |
| Micrositio x Sitio x Temporada | 6 | 0.432 | 1.48 | 0.206 |
| Error | 47 | 0.293 | | |

R²= 0.42**Porcentaje de Humedad**

| | | | | |
|--------------------------------|----|---------|---------|-------------------|
| Micrositio | 2 | 1.3235 | 3.4035 | 0.042 |
| Sitio | 3 | 0.3380 | 0.8692 | 0.464 |
| Temporada | 1 | 24.6825 | 63.4749 | <0.0001 |
| Micrositio x Sitio | 6 | 0.1508 | 0.3879 | 0.883 |
| Micrositio x Temporada | 2 | 0.1413 | 0.3633 | 0.697 |
| Temporada x Sitio | 3 | 0.2094 | 0.5386 | 0.658 |
| Micrositio x Sitio x Temporada | 6 | 0.1568 | 0.4033 | 0.873 |
| Error | 47 | 0.3889 | | |

R²= 0.63**Porcentaje de Materia Orgánica**

| | | | | |
|--------------------------------|----|--------|---------|-------------------|
| Micrositio | 2 | 0.5152 | 3.3201 | 0.045 |
| Sitio | 3 | 4.2248 | 27.2270 | <0.0001 |
| Temporada | 1 | 0.0052 | 0.0335 | 0.856 |
| Micrositio x Sitio | 6 | 0.1141 | 0.7356 | 0.624 |
| Micrositio x Temporada | 2 | 0.0430 | 0.2768 | 0.759 |
| Temporada x Sitio | 3 | 0.2780 | 1.7915 | 0.162 |
| Micrositio x Sitio x Temporada | 6 | 0.0551 | 0.3553 | 0.903 |
| Error | 47 | 0.1552 | | |

R²= 0.68