

Water regime and gas exchange of *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M. C. Johnst. in two semi-arid ecosystems in southern Sonora

Régimen hídrico e intercambio de gases de *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M. C. Johnst. en dos ecosistemas semiáridos del sur de Sonora

Elvia N. Rodríguez-Sauceda¹; Leandris Argente-Martínez^{2,3*};
Denisse Morales-Coronado³

¹Universidad Autónoma Intercultural de Sinaloa. Prolongación 5 de mayo s/n, Ejido Poblado de Mochichahui. C. P. 81890. El Fuerte, Sinaloa, México.

²Tecnológico Nacional de México/Instituto Tecnológico del Valle del Yaqui. Av. Tecnológico, Calle 600, Block 611. C. P. 85275. San Ignacio Río Muerto, Bácum, Sonora, México.

³Instituto Tecnológico de Sonora. 5 de febrero, 818 Sur, col. Centro. C. P. 85000. Cd. Obregón, Sonora, México.

*Corresponding author: oleinismora@gmail.com; tel.: +52 (644) 109 000 ext. 2159

Abstract

Introduction: Among the adverse conditions of forest ecosystems, salinity and drought are the abiotic factors that largely modify the genetic and productive expression of species.

Objective: To evaluate the effect of salinity and drought on the water regime and gas exchange of mesquite (*Prosopis laevigata* [Humb. & Bonpl. ex Willd.] M. C. Johnst.) in two semi-arid sites, Eco Camping and Bahía de Lobos, in southern Sonora, Mexico.

Materials and methods: The water and osmotic potentials were determined in the root, stem and leaves of plants taken at random with similar morphological traits (height of 1.5 m and stem diameter of 0.15 m measured at 1.3 m). In addition, photosynthesis, transpiration and water-use efficiency were evaluated.

Results and discussion: Water and osmotic potentials decreased significantly ($P = 0.0043$); the osmotic potential was the lowest in the three organs measured, forming a potential gradient, an aspect that explains the maintenance of transpiration in both conditions (salinity and drought). Photosynthesis did not vary significantly, but transpiration did. In both sites, water-use efficiency exceeded $6 \mu\text{mol CO}_2/\text{H}_2\text{O}$; however, there was greater efficiency in the saline ecosystem due to the transpiration decrease.

Conclusion: Mesquite has the ability to tolerate the stressful conditions of salinity and drought in southern Sonora, showing less impact in water relations and gas exchange in the salinity condition.

Keywords: water potential; osmotic potential; water-use efficiency; salinity; drought.

Resumen

Introducción: Entre las condiciones adversas de los ecosistemas forestales, la salinidad y la sequía son los factores abióticos que modifican mayormente la expresión genética y productiva de las especies.

Objetivo: Se evaluó el efecto de la salinidad y la sequía en el régimen hídrico e intercambio de gases del mezquite (*Prosopis laevigata* [Humb. & Bonpl. ex Willd.] M. C. Johnst.) en sitios semiáridos Eco Camping y Bahía de Lobos del sur de Sonora, México.

Materiales y métodos: Los potenciales hídrico y osmótico se determinaron en la raíz, tallo y hojas de plantas tomadas al azar con caracteres morfológicos similares (altura de 1.5 m y diámetro del tallo de 0.15 m medido a 1.3 m). Además, se evaluaron la fotosíntesis, transpiración y eficiencia de uso de agua.

Resultados y discusión: Los potenciales hídrico y osmótico disminuyeron significativamente ($P = 0.0043$); el potencial osmótico fue el más bajo en los tres órganos medidos, formando un gradiente de potenciales, aspecto que explica el mantenimiento de la transpiración en ambas condiciones (salinidad y sequía). La fotosíntesis no varió significativamente, pero sí la transpiración. En ambos sitios, la eficiencia de uso de agua superó los $6 \mu\text{mol CO}_2/\text{H}_2\text{O}$; sin embargo, hubo mayor eficiencia en el ecosistema salino, debido a la disminución de la transpiración.

Conclusión: El mezquite tiene capacidad para tolerar las condiciones estresantes de salinidad y sequía en el sur de Sonora, evidenciando menor afectación en las relaciones hídricas e intercambio de gases en la condición de salinidad.

Palabras clave: potencial hídrico; potencial osmótico; eficiencia del uso de agua; salinidad; sequía.

Introduction

The Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) has predicted greater variability in the component processes of climate change in North America, where a decrease in precipitation and increased CO₂ concentration and temperature are predicted (Ford et al., 2016).

Mexico is a country with a great diversity of climates and ecosystems due to its geographical position; however, arid and semi-arid climates predominate, covering almost 50 % of its area (Garatuza-Payan, Argente-Martinez, Yopez, & Arredondo, 2018). In semi-arid climates, such as those in southern Sonora, the development of vegetation, soil microbial activity and the ecosystem are hampered by the negative incidence of abiotic factors such as low or no rainfall, soil salinity and a significant temperature increase (Lares-Orozco, Robles, Yépez, & Handler, 2016). Drought and salinity affect the physiological performance of plants after alteration of their optimal development, modifying their water relations, mainly their transpiration rate, photosynthesis-respiration balance and water-use efficiency (Azcón-Bieto & Talón, 2008; Cary & Pittermann, 2018).

Some studies carried out in northwestern Mexico indicate that not all species will tolerate climate change (Cavazos & Arriaga, 2012). Therefore, monitoring the response of species in these ecosystems could be an important step in establishing reforestation programs and thus reducing the evaporation surface, promoting better gas exchange in the ecosystem and, finally, increasing its functionality.

The mesquite (*Prosopis laevigata* [Humb. & Bonpl. ex Willd.] M. C. Johnst.) is a tree species that is a fundamental part of Mexico's semi-arid ecosystems and that in certain cases becomes dominant, constituting forests (Manjarrez, 2017; Rodríguez et al., 2014). The species is of great economic, ecological and social importance in non-agricultural regions of northern Sinaloa and southern Sonora. One of the most important products is wood, highly valued for its strength and quality for charcoal production (Galindo-Soto, Vargas-Larreta, Hernández, & Cruz-Cobos, 2017). In northwestern Mexico, the mesquite has served not only as a source of food for cattle (Martín, Flores, Moreno, Retes, & Amarillas, 2016) and, recently, for human consumption (Boeri, Piñuel, Sharry, & Barrio, 2017), but also as an economic and medicinal heritage of indigenous communities such as the Yaqui and Mayo tribes (Herrera, Moreno, Villares, González, & Belmonte, 2017); it has also shown high survival in the competition for wood for charcoal (Hernández-Herrera, Valenzuela-Núñez, Flores-Hernández, & Ríos-

Introducción

El Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC) ha pronosticado mayor variabilidad de los procesos componentes del cambio climático en América del Norte, donde se auguran la disminución de la precipitación e incremento de la concentración de CO₂ y de la temperatura (Ford et al., 2016).

México es un país que por su posición geográfica posee gran diversidad de climas y ecosistemas; sin embargo, los climas áridos y semiáridos son los que predominan, cubriendo casi 50 % de la extensión territorial (Garatuza-Payan, Argente-Martinez, Yopez, & Arredondo, 2018). En los climas semiáridos, como los existentes en el sur de Sonora, el desarrollo de la vegetación, la actividad microbiana del suelo y el ecosistema se dificultan por la incidencia negativa de factores abióticos como la precipitación escasa o ausente, salinidad en los suelos e incremento significativo de la temperatura (Lares-Orozco, Robles, Yépez, & Handler, 2016). La sequía y la salinidad afectan el desempeño fisiológico de las plantas tras la alteración de su desarrollo óptimo, modificando las relaciones hídricas, fundamentalmente, la tasa de transpiración, el balance fotosíntesis-respiración y la eficiencia del uso de agua (Azcón-Bieto & Talón, 2008; Cary & Pittermann, 2018).

Algunos estudios desarrollados en el noroeste mexicano indican que no todas las especies tolerarán la condición del cambio climático (Cavazos & Arriaga, 2012). Por tanto, el monitoreo de la respuesta de las especies de estos ecosistemas pudiera ser un paso importante para establecer programas de reforestación y, de esta manera, disminuir la superficie de evaporación, propiciar un mejor intercambio de gases en el ecosistema y, finalmente, elevar su funcionalidad.

El mezquite (*Prosopis laevigata* [Humb. & Bonpl. ex Willd.] M. C. Johnst.) es una especie arbórea que forma parte fundamental de los ecosistemas semiáridos de México y que en ciertos casos llega a ser dominante, constituyendo bosques (Manjarrez, 2017; Rodríguez et al., 2014). La especie es de gran importancia económica, ecológica y social en regiones no agrícolas del norte de Sinaloa y sur de Sonora. Uno de los productos más importantes es la madera, muy apreciada por su resistencia y calidad para la elaboración de carbón (Galindo-Soto, Vargas-Larreta, Hernández, & Cruz-Cobos, 2017). En el noroeste mexicano, el mezquite ha servido no solo como fuente de alimento para la masa ganadera (Martín, Flores, Moreno, Retes, & Amarillas, 2016) y, recientemente, para el consumo humano (Boeri, Piñuel, Sharry, & Barrio, 2017), sino también como patrimonio económico y medicinal de comunidades indígenas como las tribus Yaqui y Mayo (Herrera, Moreno, Villares, González, & Belmonte,

Saucedo, 2014). Although there is information on the wood yield, diversity and distribution of mesquite in ecosystems (García et al., 2017), little has been studied about the physiological and biochemical parameters related to its water regime and carbonated nutrition that demonstrate tolerance and adaptation to drought and salinity conditions. The results of the present research show the response of *P. laevigata* to salinity and drought conditions, through the evaluation of water and osmotic potentials, photosynthesis, transpiration and water-use efficiency in two semi-arid ecosystems of southern Sonora.

Materials and methods

The research was conducted during the dry season (December 2017 - April 2018) in the southern region of the state of Sonora, Mexico, in two experimental sites: Eco Camping, representative of a semi-arid ecosystem (27° 22' 07" N and 109° 49' 12.874" W), and in block 1217 of the village of Bahía de Lobos (27° 21' 06" N and 110° 27' 14" W), representative of soils affected by salinity. These sites constituted the treatments in the research: T1 salinity condition and T2 drought condition. The variables were measured in triplicate during three alternate days in the second half of April 2018.

Climate variables

The average monthly temperature remained between 17 and 24 °C (average 18.6 °C in Eco Camping and 16.71 °C in Bahía de Lobos). Monthly precipitation was less than 0.2 mm and relative humidity ranged from 50 to 67 % at both sites (Figure 1).

2017); además, ha mostrado alta supervivencia ante la competencia por madera para el carbón (Hernández-Herrera, Valenzuela-Núñez, Flores-Hernández, & Ríos-Saucedo, 2014). Aunque existe información sobre el rendimiento en madera, diversidad y distribución del mezquite en los ecosistemas (García et al., 2017), poco se ha estudiado sobre los parámetros fisiológicos y bioquímicos relacionados con su régimen hídrico y nutrición carbonada que demuestran tolerancia y adaptación a las condiciones de sequía y salinidad. En la presente investigación se exponen resultados de la respuesta de *P. laevigata* a las condiciones de salinidad y sequía, a través de la evaluación de los potenciales hídrico y osmótico, fotosíntesis, transpiración y eficiencia del uso del agua en dos ecosistemas semiáridos del sur de Sonora.

Materiales y métodos

La investigación se realizó durante la época seca (diciembre 2017 - abril 2018) del sur del estado de Sonora, México, en dos sitios experimentales: el Eco Camping, representativo de un ecosistema semiárido (27° 22' 07" LN y 109° 49' 12.874" LO), y en el *block* 1217 de la localidad de Bahía de Lobos (27° 21' 06" LN y 110° 27' 14" LO), representativo de suelos afectados por salinidad. Estos sitios constituyeron los tratamientos en la investigación: T1 condición de salinidad y T2 condición de sequía. Las variables se midieron por triplicado durante tres días alternos en la segunda quincena de abril de 2018.

Variables climáticas

La temperatura media mensual se mantuvo entre 17 y 24 °C (promedio 18.6 °C en Eco Camping y 16.71 °C en

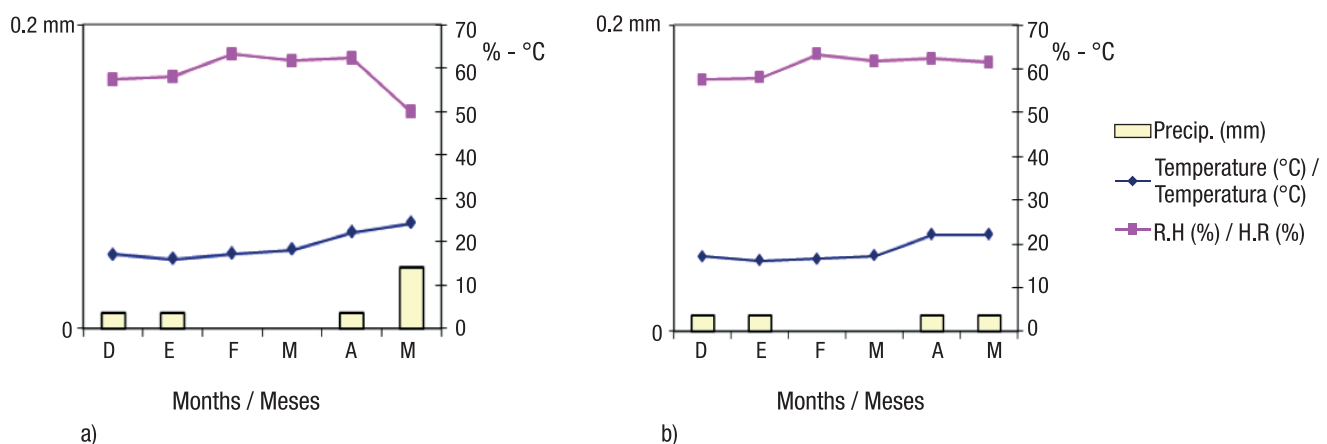


Figure 1. Climate variables (temperature, precipitation and relative humidity) during the experimental period (December 2017 - April 2018) at Eco Camping (a) and Bahía de Lobos (b) in southern Sonora, Mexico. Source: Red de Estaciones Meteorológicas Automáticas de Sonora (REMAS, 2018).

Figura 1. Variables climáticas (temperatura, precipitación y humedad relativa) durante el periodo experimental (diciembre 2017 - abril 2018) en Eco Camping (a) y Bahía de Lobos (b) en el sur de Sonora, México. Fuente: Red de Estaciones Meteorológicas Automáticas de Sonora (REMAS, 2018).

Soil condition of experimental sites

Samples were taken from the soils of both sites at depths of 0 to 70 cm. Some variables such as moisture percentage, organic matter percentage and cationic content were determined (Table 1) in the Soil Testing Laboratory of the *Instituto Tecnológico de Sonora*, using the methodologies set out in standard NMX-AA-132-SCFI-2016 (Secretaría de Economía, 2016) for such purposes. Both sites have Fluvisol soils (Barriga, Olguin, Almanza, Espinoza, & Coronado, 2018), a classification that correlates with the Soil Taxonomy methodology (Bockheim, Gennadiyev, Hartemink, & Brevik, 2014).

Variables evaluated

Three pure 5 x 5 m stands were randomly established at each experimental site, in which three plants of the species *P. laevigata* were identified for a total of nine replicates. The physiological evaluation was done on plants with similar morphological traits (height of 1.5 m and stem diameter of 0.15 m measured at 1.3 m).

Water potential

Water potential was determined in three samples of secondary roots at a depth of 40 cm, in three stem fragments (approximately 1 cm in diameter) from the upper third of their branches, and in three green leaves exposed to full solar radiation. Each sample was placed in the sample holder of the Scholander pressure chamber (PWP-C04) (Scholander, Bradstreet, Hemmingsen, & Hammel, 1965) at 10:30 am, before the temporary wilting point. The pressure (<2 MPa) was supplied until liquid appeared at the end of the sample and on the petiole of the leaves.

Bahía de Lobos). La precipitación mensual fue menor de 0.2 mm y la humedad relativa varió de 50 a 67 % en ambos sitios (Figura 1).

Condición edáfica de los sitios experimentales

En los suelos de ambos sitios se tomaron muestras a profundidades de 0 a 70 cm. Se determinaron algunas variables como porcentaje de humedad, porcentaje de materia orgánica y contenido catiónico (Cuadro 1) en el Laboratorio de Edafología del Instituto Tecnológico de Sonora, utilizando las metodologías de la norma NMX-AA-132-SCFI-2016 (Secretaría de Economía, 2016) para tales fines. Ambos sitios presentan suelos de tipo Fluvisol (Barriga, Olguin, Almanza, Espinoza, & Coronado, 2018), clasificación que se correlaciona con la metodología *Soil Taxonomy* (Bockheim, Gennadiyev, Hartemink, & Brevik, 2014).

Variables evaluadas

Se establecieron tres rodales puros de 5 x 5 m de manera aleatorizada en cada sitio experimental, en los cuales se identificaron tres plantas de la especie *P. laevigata* para un total de nueve repeticiones. La evaluación fisiológica se hizo en plantas con caracteres morfológicos similares (altura de 1.5 m y diámetro del tallo de 0.15 m medido a 1.3 m).

Potencial hídrico

El potencial hídrico se determinó en tres muestras de raíces secundarias a una profundidad de 40 cm, en tres fragmentos de tallo (aproximadamente 1 cm de diámetro) del tercio superior de sus ramificaciones, y en tres hojas verdes expuestas a plena radiación

Table 1. Physical and chemical characteristics of semi-arid (Eco Camping) and saline (Bahía de Lobos) soils with presence of mesquite (*Prosopis laevigata*) in southern Sonora, Mexico.

Cuadro 1. Características físicas y químicas de suelos semiáridos (Eco Camping) y salinos (Bahía de Lobos) con presencia de mezquite (*Prosopis laevigata*), en el sur de Sonora, México.

Sites/ Sitios	Texture/ Textura	Moisture (%)/ Humedad (%)	OM (%)/ MO (%)	pH	EC (dS·m ⁻¹)/ CE (dS·m ⁻¹)	Cations (meq·L ⁻¹)/ Cationes (meq·L ⁻¹)				Anions (meq·L ⁻¹)/ Aniones (meq·L ⁻¹)			
						K	Na	Ca	Mg	SO ₄	CO ₃	HCO ₃	Cl
Eco Camping	Sandy/ Arenosa	66	0.9	7.2	0.96	1.62	0.7	8.1	3.50	2.36	1.22	1.14	1.1
Bahía de Lobos	Sandy/ Arenosa	76	0.4	6.1	2.17	1.13	9.7	7.8	5.23	4.59	0.85	3.34	7.5

OM = Organic matter, EC = Electrical conductivity.

MO = Materia orgánica, CE = Conductividad eléctrica.

Osmotic potential

Osmotic potential, in saturated weight condition, was determined in samples adjacent to the three organs. For handling, the samples were quickly placed in Ziploc® double-zipper bags and sealed. In the laboratory, the samples were placed in Petri dishes and rehydrated with distilled water, then put back into Ziploc double-zipper bags and kept between 6 and 8 °C for 12 hours. The samples were then wrapped in aluminum foil and frozen in liquid nitrogen at -80 °C. Finally, the samples were thawed at room temperature and centrifuged at 3000 rpm for 3 min to obtain the cell juice from the leaves. The osmotic potential of the leaves was determined in triplicate with a vapor pressure osmometer (Vapro 5520, Wescor Inc., EUA), from 100-mL aliquots.

Gas exchange

In each ecosystem, gas exchange was measured on leaves exposed to full radiation, using an LI-6400 system (Portable Photosynthesis System, Li-Cor, Lincoln, USA) equipped with a standard 2 x 3 cm camera with natural light source. The measurements were made on sunny days from 10:00 to 12:00 a.m., with a luminous intensity (photosynthetically active radiation) of 1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ to determine the maximum photosynthesis ($A_{(\text{max})}$) and with a CO_2 concentration of 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ with a constant flow of 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ (Carmona, Trejo, Esquivel, Arreola, & Flores, 2007). The most important variables were photosynthesis ($A_{(\text{max})}$ in $\mu\text{mol}\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) and transpiration (E in $\mu\text{mol}\text{H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Water-use efficiency was determined by the $A_{(\text{max})}/E$ ratio. Every 10 s, the equipment recorded one replicate of each sampled leaf for a total of nine replicates per plant. A total of 27 plants were sampled for these variables.

Statistical analysis

Data were subjected to the theoretical assumptions of Bartlett's normality test and Kolmogorov-Smirnov's variance homogeneity, and the standard deviation and error of the mean of the evaluated variables were determined. The water and osmotic potential variables were compared by means of a two-way ANOVA, based on a fixed-effects linear model without interaction between factors (Fisher, 1937), taking the measurement organs (three levels: roots, stems and leaves) as sources of variation and the sites as treatments (two levels: salinity and drought). When differences existed, the means were compared with Tukey's test ($P < 0.05$ and $P < 0.01$) (Tukey, 1960). The remaining variables (photosynthesis, transpiration and water-use efficiency) were compared through a hypothesis test, following a theoretical distribution of probabilities for continuous Student's t quantitative variables ($P < 0.05$ and $P < 0.01$)

solar. Cada muestra se colocó en el portamuestras de la cámara de presión de Scholander (PWP-C04) (Scholander, Bradstreet, Hemmingsen, & Hammel, 1965) a las 10:30 am, antes del punto de marchitez temporal. La presión (< 2 MPa) se suministró hasta que apareciera líquido en el extremo de la muestra y en el peciolo de las hojas.

Potencial osmótico

El potencial osmótico, en condición de peso saturado, se determinó en muestras aledañas a los tres órganos. Para su manejo, las muestras se colocaron rápidamente en bolsas Ziploc® de doble cierre y se sellaron. En el laboratorio, las muestras se colocaron en placas de Petri y se rehidrataron con agua destilada, las cuales se introdujeron nuevamente en bolsas ziploc de doble cierre y se mantuvieron entre 6 y 8 °C durante 12 h. Posteriormente, las muestras se envolvieron con papel aluminio y se congelaron en nitrógeno líquido a -80 °C. Finalmente, las muestras se descongelaron a temperatura ambiente y por centrifugación a 3000 rpm durante 3 min, para obtener el jugo celular de las hojas. El potencial osmótico de las hojas se determinó por triplicado con un osmómetro de presión de vapor (Vapro 5520, Wescor Inc., EUA), a partir de alícuotas de 100 mL.

Intercambio de gases

En cada ecosistema, el intercambio gaseoso se midió en hojas expuestas a plena radiación, utilizando un sistema LI-6400 (Portable Photosynthesis System, Li-Cor, Lincoln, EUA) equipado con una cámara estándar de 2 x 3 cm con fuente de luz natural. Las mediciones se hicieron en días soleados en horarios de 10:00 a 12:00 h, con una intensidad luminosa (radiación fotosintéticamente activa) de 1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para determinar la fotosíntesis máxima ($A_{(\text{max})}$) y con una concentración de CO_2 de 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ con caudal constante de 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ (Carmona, Trejo, Esquivel, Arreola, & Flores, 2007). Las variables más importantes fueron la fotosíntesis ($A_{(\text{max})}$ en $\mu\text{mol}\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) y transpiración (E en $\mu\text{mol}\text{H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). La eficiencia del uso del agua se determinó por la relación $A_{(\text{max})}/E$. Cada 10 s, el equipo registraba una repetición de cada hoja muestreada para un total de nueve repeticiones por planta. En total se muestrearon 27 plantas para estas variables.

Análisis estadístico

Se comprobaron los supuestos teóricos de normalidad de Bartlett y homogeneidad de varianza de Kolmogorov-Smirnov de los datos y se determinaron la desviación y error estándar de la media de las variables evaluadas. Las variables

(Gosset, 1917). The professional statistical package STATISTICA version 10.1 for Windows (StatSoft, Inc., 2010) was used in all analyses.

Results and discussion

Water potential

Water potential showed significant differences ($P = 0.0037$) between the evaluated ecosystems, showing a greater decrease in the salinity-affected ecosystem plants. The smallest difference in water potential between salinity and drought conditions was found in the stem; even so, it was significant ($P = 0.0046$) (Figure 2). In both conditions, the decreased potential in the leaves was significant ($P = 0.0041$), showing a potential gradient from the root to ensure a good water state in the plants and to maintain transpiration. The variability found in the measurement of water potential was attributed in greater percentage to the effect of ecosystems ($R^2 = 0.78$), while the effect of the organ factor only represented 11 % of variability ($R^2 = 0.11$), without interaction among these variation factors.

The decrease in water potential ensures the absorption of sufficient water and the maintenance of adequate transpiration (Lovelock, Krauss, Osland, Reef, & Ball, 2016). At root level, when water potential is not reduced as a function of osmotic potential, the hydraulic conductivity is modified and the water absorption towards the leaves is favored, avoiding cell damage (Saradadevi, Bramley, Palta, Edwards, & Siddique, 2016). This mechanism has been observed in stress conditions due to salinity (Sadras, Villalobos, Orgaz, & Fereres, 2016) and drought (Saxena, Prasad, Parashar, & Rathi., 2016). Plants show a significant increase in osmotically active compounds, mainly of organic origin, to compensate for the physiological drought created by water loss in transpiration (Tasmina, Khan, Karim, Akter, & Islam, 2017).

Osmotic potential

Osmotic potential also showed highly significant differences ($P = 0.00012$) between conditions and among organs. These values also decreased at leaf level with respect to root level. The greatest decrease was obtained in the saline ecosystem (Figure 3). Although there was significant interaction among the variation sources, it only contributed 17 % to the total variability of osmotic potential. On the other hand, due to the ecosystem effect, the highest percentage of variability ($R^2 = 0.57$) was obtained, while 29 % was explained by the organ factor effect ($R^2 = 0.25$). This result reaffirms the ability of the species to maintain good water status as a function of the decreased osmotic potential in its organs, an aspect that is more evident

potencial hídrico y osmótico se compararon mediante un análisis de varianza de clasificación doble, basado en un modelo lineal de efectos fijos sin interacción entre factores (Fisher, 1937), tomando los órganos de medición (tres niveles: raíces, tallos y hojas) como fuentes de variación y los sitios como tratamientos (dos niveles: salinidad y sequía). Cuando existieron diferencias, las medias se compararon con la prueba de Tukey ($P < 0.05$ y $P < 0.01$) (Tukey, 1960). Las variables restantes (fotosíntesis, transpiración y eficiencia de uso de agua) se compararon a través de una prueba de hipótesis, siguiendo una distribución teórica de probabilidades para variables cuantitativas continuas de *t*-Student ($P < 0.05$ y $P < 0.01$) (Gosset, 1917). En todos los análisis se utilizó el paquete estadístico profesional STATISTICA versión 10.1 para Windows (StatSoft, Inc., 2010).

Resultados y discusión

Potencial hídrico

El potencial hídrico presentó diferencias significativas ($P = 0.0037$) entre los ecosistemas evaluados, evidenciando mayor disminución en las plantas del ecosistema afectado por la salinidad. La menor diferencia de potencial hídrico entre las condiciones de salinidad y sequía se encontró en el tallo, aun así, fue significativa ($P = 0.0046$) (Figura 2). En ambas condiciones, la disminución del potencial en las hojas fue significativa ($P = 0.0041$), observándose un gradiente de potencial desde la raíz, para garantizar un buen estado hídrico en las plantas y mantener la transpiración. La variabilidad encontrada en la medición del potencial hídrico fue atribuida en mayor porcentaje al efecto de los ecosistemas ($R^2 = 0.78$), mientras que el efecto del factor órganos solo representó 11 % de la variabilidad ($R^2 = 0.11$), sin existir interacción entre estos factores de variación.

La disminución del potencial hídrico garantiza la absorción de suficiente agua y el mantenimiento de una transpiración adecuada (Lovelock, Krauss, Osland, Reef, & Ball, 2016). A nivel radicular, cuando el potencial hídrico no se logra disminuir en función del potencial osmótico, la conductividad hidráulica se modifica y se favorece la absorción de agua hacia las hojas evitando el daño celular (Saradadevi, Bramley, Palta, Edwards, & Siddique, 2016). Este mecanismo se ha observado en condiciones de estrés por salinidad (Sadras, Villalobos, Orgaz, & Fereres, 2016) y por sequía (Saxena, Prasad, Parashar, & Rathi., 2016). Las plantas muestran un aumento significativo de compuestos osmóticamente activos, fundamentalmente de origen orgánico, para resolver la sequía fisiológica creada por la pérdida hídrica en la transpiración (Tasmina, Khan, Karim, Akter, & Islam, 2017).

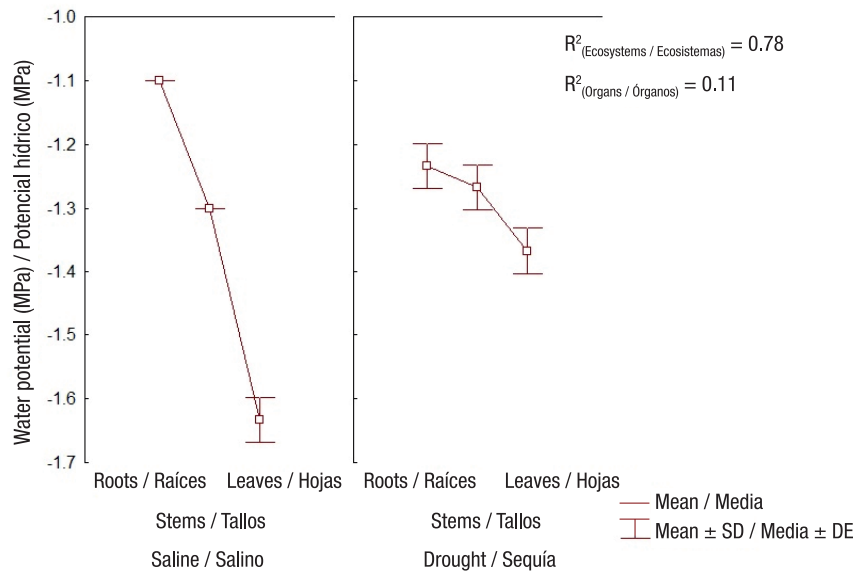


Figure 2. Water potential in *Prosopis laevigata* roots, stems and leaves in ecosystems affected by salinity (Bahía de Lobos) and drought (Eco Camping) in southern Sonora, Mexico. SD: standard deviation of the mean; R²: Unadjusted coefficients of determination for ecosystem and organ variation sources.

Figura 2. Potencial hídrico en raíces, tallos y hojas de *Prosopis laevigata* en ecosistemas afectados por salinidad (Bahía de Lobos) y por sequía (Eco Camping) en el sur de Sonora, México. DE: desviación estándar de la media; R²: Coeficientes de determinación sin ajustar para las fuentes de variación ecosistemas y órganos.

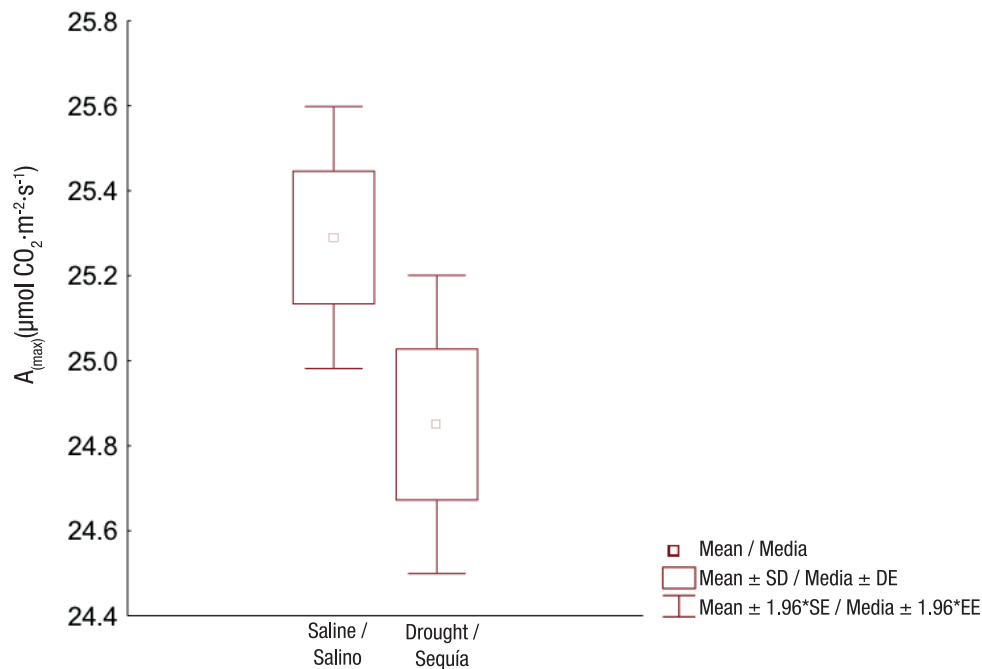


Figure 3. Osmotic potential in *Prosopis laevigata* roots, stems and leaves in ecosystems affected by salinity (Bahía de Lobos) and drought (Eco Camping) in southern Sonora, Mexico. SD: standard deviation of the mean; R²: unadjusted coefficients of determination for ecosystem and organ variation sources and their interaction.

Figura 3. Potencial osmótico en raíces, tallos y hojas de *Prosopis laevigata* en ecosistemas afectados por salinidad (Bahía de Lobos) y por sequía (Eco Camping) en el sur de Sonora, México. DE: desviación estándar de la media; R²: coeficientes de determinación sin ajustar para las fuentes de variación ecosistemas, órganos y para su interacción.

in the saline ecosystem, either by the accumulation of ions or by osmotically active compounds (Blum, 2017).

In general, the ability to decrease the osmotic potential in plants has been an important variable in the differential selection programs of species with tolerances to stress conditions, to mitigate the effects of physiological drought generated under stress conditions such as salinity (Rosabal et al., 2014). This drought is not due to the absence of water but to the difficulty of it being absorbed by the plants, due to the low osmotic potential of the element with respect to that of the plant (Cary & Pittermann, 2018).

The decreased water potential allows *P. laevigata* to maintain an adequate water balance under stress conditions due to salinity (Blum, 2017) and drought, to support transpiration and to avoid the physiological drought generally associated with saline stress (Miyazawa et al., 2016). It has been determined that, under salinity conditions, some species avoid diminishing their osmotic potential at the expense of the inclusion of cations and anions that may promote ionic toxicity and nutritional interference, such as Na^+ and Cl^- by K^+ (Harfouche, Meilan, & Altman, 2014). However, some species achieve inclusion of ions and compartmentalization to ensure a low osmotic potential and, consequently, a low water one too, as well as to absorb water in soil salinity conditions (Sachan & Jain, 2017).

Certain species, especially coastal ones, manage to carry out osmotic adjustment (OA) to ensure the water regime. OA is a physiological trait generally associated with drought stress and has been proposed as a selection variable in breeding programs for warm climates, due to the great ability that plants develop to absorb water strongly retained in soil capillaries (O'Brien et al., 2017). In tree species, the introduction of this variable in the differential models of genetic improvement for stress in semi-arid and coastal ecosystems has been very successful. In these ecosystems, the availability of water is not due to its absence but to the difficulty of absorbing it, due to the low water potential of the existing water in the subsoil (Chhabra, 2017).

The favorable response of plants to physiological drought, due to their osmotic adjustment ability, is an additive-type trait (Zhu et al., 2018) that is easy to inherit, so it can be introduced into breeding programs to obtain tolerant materials (Gehring, Stultz, Flores-Rentería, Whipple, & Whitham, 2017).

Photosynthesis, transpiration and water-use efficiency

Photosynthetic activity showed no significant differences ($P = 0.039$) between the evaluated sites; values exceeded $23 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Figure 4). Such values

Potencial osmótico

El potencial osmótico también presentó diferencias altamente significativas ($P = 0.00012$) entre las condiciones y entre órganos. Tales valores, de igual modo, disminuyeron a nivel foliar con respecto al nivel radicular. La mayor disminución se obtuvo en el ecosistema salino (Figura 3). Aunque existió interacción significativa entre las fuentes de variación, solo contribuyó en 17 % a la variabilidad total del potencial osmótico. En cambio, por efecto de los ecosistemas se obtuvo el mayor porcentaje de variabilidad ($R^2 = 0.57$), mientras que por efecto del factor órganos se explicó 29 % ($R^2 = 0.25$). Este resultado reafirma la capacidad de la especie para mantener un buen estado hídrico en función de la disminución del potencial osmótico en sus órganos, aspecto que es más evidente en el ecosistema salino, ya sea por la acumulación de iones o por compuestos osmóticamente activos (Blum, 2017).

En general, la capacidad de disminución del potencial osmótico en plantas ha sido una variable importante en los programas de selección diferencial de especies con tolerancias a condiciones de estrés, para mitigar los efectos de la sequía fisiológica generada bajo condiciones de estrés como la salinidad (Rosabal et al., 2014). Esta sequía no se debe a la ausencia de agua sino a la dificultad de ser absorbida por las plantas, debido al bajo potencial osmótico del elemento con respecto al de la planta (Cary & Pittermann, 2018).

La disminución del potencial hídrico permite mantener en la especie *P. laevigata* un balance hídrico adecuado en condiciones de estrés por salinidad (Blum, 2017) y sequía, para soportar la transpiración y evitar la sequía fisiológica que se asocia generalmente al estrés salino (Miyazawa et al., 2016). Se ha determinado que, en condiciones de salinidad, algunas especies evitan disminuir su potencial osmótico a expensas de la inclusión de cationes y aniones que pueden propiciar la toxicidad iónica e interferencia nutricional, tales como el Na^+ y el Cl^- por el K^+ (Harfouche, Meilan, & Altman, 2014). No obstante, algunas especies logran la inclusión de iones y la compartimentalización, para garantizar un bajo potencial osmótico y en consecuencia el hídrico, así como la absorción de agua en condiciones de salinidad del suelo (Sachan & Jain, 2017).

Ciertas especies, sobre todo costeras, logran realizar el ajuste osmótico (AO), para asegurar el régimen hídrico. El AO es un carácter fisiológico asociado generalmente al estrés por sequía y ha sido propuesto como variable de selección en el mejoramiento genético para climas cálidos, por la gran capacidad que las plantas desarrollan para absorber el agua fuertemente retenida en los capilares de suelo (O'Brien et al., 2017). En las especies arbóreas, la introducción de esta variable en los modelos diferenciales de mejora genética para

are considered sufficient to maintain an adequate carbon balance, a sign of carboxylation efficiency (Santos et al., 2018).

Research on the effects of abiotic stress on the photosynthetic activity of forest species is not sufficient, and existing research diverges in the results, even under the same stress condition (Asao & Ryan, 2015; Scafaro et al., 2017); in addition, soils with degradation problems are usually used for the establishment of forest species, because they are only established for timber production and not for research related to abiotic stress in forest physiology (Ayala-Orozco et al., 2018). Drought and salinity stress can accelerate senescence in photosynthetic organs, causing reductions in chlorophyll content and functionality. There is evidence that the concentration of chlorophyll pigments *a* and *b* can be reduced differentially by the effect of heat (Tsai, Harding, & Cooke, 2018), indicating that stressful conditions reduce photosynthetic capacity in general.

The ability of some species to maintain a high chlorophyll content (stay-green) and their functionality in the face of drought or salinity stress is a trait that could help maintain the supply of carbon skeletons needed for the synthesis of protective osmolytes.

estrés en ecosistemas semiáridos y costeros ha tenido gran éxito. En dichos ecosistemas, la disponibilidad de agua no se debe a su ausencia sino a la dificultad para absorberla, debido al bajo potencial hídrico del agua existente en el subsuelo (Chhabra, 2017).

La respuesta favorable de las plantas a la sequía fisiológica, debido a la capacidad de ajuste osmótico, es un carácter de tipo aditivo (Zhu et al., 2018) y de fácil herencia, por lo que se puede introducir en programas de mejoramiento para la obtención de materiales tolerantes (Gehring, Stultz, Flores-Rentería, Whipple, & Whitham, 2017).

Fotosíntesis, transpiración y eficiencia de uso de agua

La actividad fotosintética no mostró diferencias significativas ($P = 0.039$) entre los sitios evaluados; los valores superaron los $23 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Figura 4). Tales valores se consideran suficientes para mantener un balance carbonado adecuado, señal de eficiencia de carboxilización (Santos et al., 2018).

Las investigaciones sobre los efectos de estrés abiótico en la actividad fotosintética de las especies forestales no son suficientes, y los existentes divergen en los

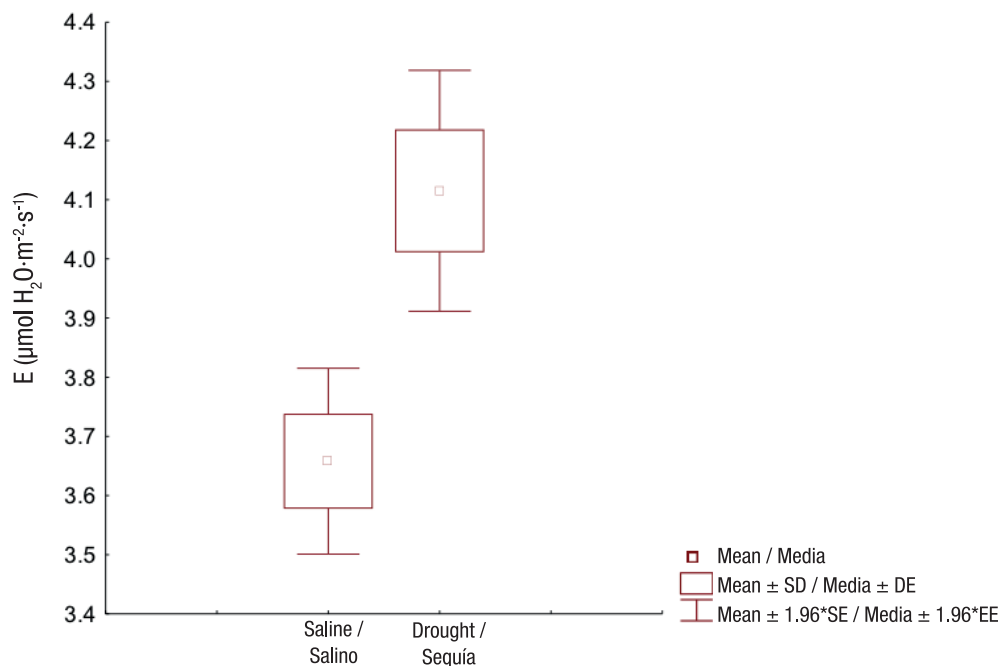


Figure 4. Maximum photosynthesis in *Prosopis laevigata* species in ecosystems affected by salinity (Bahía de Lobos) and drought (Eco Camping) in southern Sonora, Mexico. SD: standard deviation of the mean, SE: standard error of the mean.

Figura 4. Fotosíntesis máxima en la especie *Prosopis laevigata* en ecosistemas afectados por salinidad (Bahía de Lobos) y por sequía (Eco Camping) en el sur de Sonora, México. DE: desviación estándar de la media, EE: error estándar de la media.

These allow the osmotic and water potential to be kept low enough to ensure the plant's water regime (Jafarnia, Akbarinia, Hosseinpour, Modarres, & Salami, 2018).

Transpiration, on the other hand, was significantly different ($P = 0.0003$) between the evaluated sites, with a lower value obtained in the salinity-affected ecosystem (Figure 5). This result shows that salinity affects respiration to a greater extent than drought.

With respect to water use, efficiency was higher in the salinity-affected ecosystem, mainly due to the lower existing transpiration (Figure 6). Evaluation of water-use efficiency has been proposed as one of the most accurate indicators for the selection of crop genotypes in semi-arid areas with deficit irrigation regimes (Killi et al., 2018).

There are several elements that verify water-use efficiency at the crop and ecosystem level, which are difficult to control; however, even at leaf scale, efficiency is difficult to measure in the field, as it requires gas exchange measurement equipment. One of the most practical alternatives has been the photosynthesis/transpiration (A/E) ratio (Chebbi et al.,

resultados, incluso bajo una misma condición de estrés (Asao & Ryan, 2015; Scafaro et al., 2017); además, normalmente se emplean suelos con problemas de degradación para el establecimiento de especies forestales, debido a que solo son establecidas para la producción de madera y no para investigaciones relacionadas con el estrés abiótico en la fisiología forestal (Ayala-Orozco et al., 2018). El estrés por sequía y salinidad puede acelerar la senescencia en los órganos fotosintéticos, causando reducciones en el contenido de clorofila y su funcionalidad. Existen evidencias de que la concentración de pigmentos clorofílicos a y b se pueden reducir de forma diferencial por efecto del calor (Tsai, Harding, & Cooke, 2018), lo que indica que las condiciones estresantes reducen la capacidad fotosintética en general.

La capacidad de algunas especies para mantener un contenido alto de clorofila (*staygreen*) y su funcionalidad ante el estrés por sequía o salinidad es un rasgo que podría ayudar a mantener el suministro de esqueletos carbonados necesarios para la síntesis de osmolitos protectores. Estos permiten mantener el potencial osmótico y el hídrico lo suficientemente bajos, para asegurar el régimen hídrico de la planta (Jafarnia, Akbarinia, Hosseinpour, Modarres, & Salami, 2018).

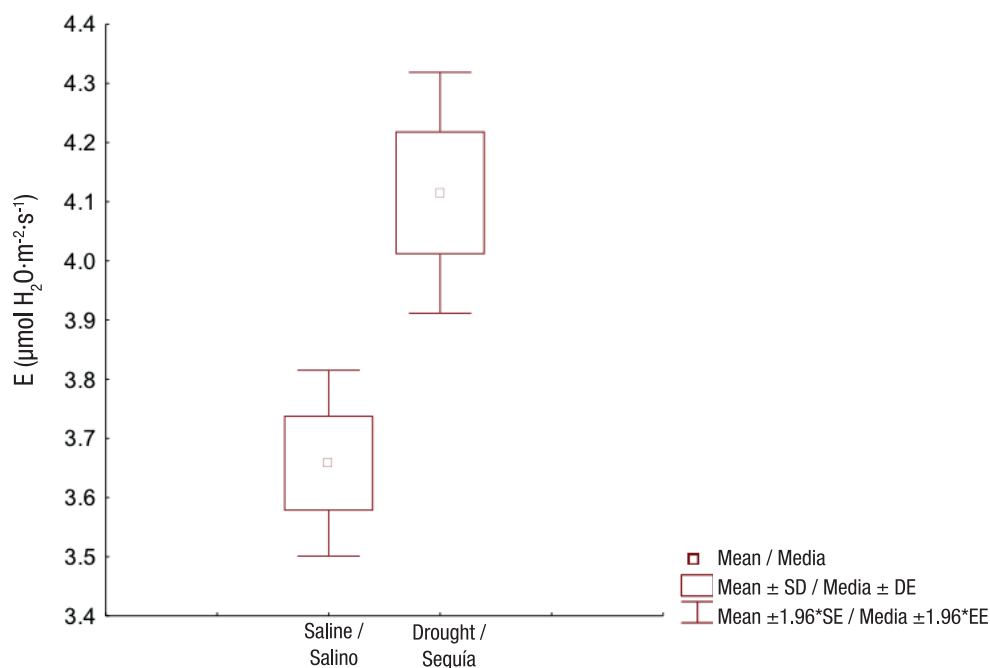


Figure 5. Transpiration (E) of *Prosopis laevigata* in ecosystems affected by salinity (Bahía de Lobos) and drought (Eco Camping) in southern Sonora, Mexico. SD: standard deviation of the mean, SE: standard error of the mean.

Figura 5. Transpiración (E) de *Prosopis laevigata* en ecosistemas afectados por salinidad (Bahía de Lobos) y por sequía (Eco Camping) en el sur de Sonora, México. DE: desviación estándar de la media, EE: error estándar de la media.

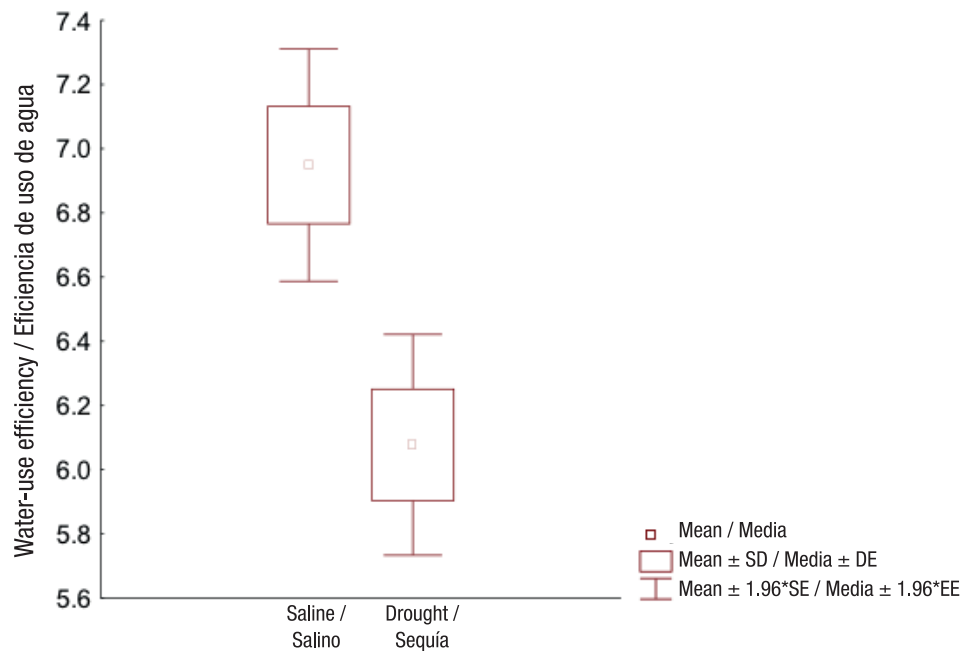


Figure 6. Water-use efficiency in *Prosopis laevigata* in ecosystems affected by salinity (Bahía de Lobos) and drought (Eco Camping) in southern Sonora, Mexico. SD: Standard deviation of the mean, SE: Standard error of the mean.

Figura 6. Eficiencia del uso de agua en *Prosopis laevigata* en ecosistemas afectados por salinidad (Bahía de Lobos) y sequía (Eco Camping) en el sur de Sonora, México. DE: desviación estándar de la media, EE: error estándar de la media.

2018), hence the importance of current measurement. Water-use efficiency is also regulated by water potential, as a more direct measure of the degree of free energy of water; novel techniques have been recently developed for the determination, due to its importance in the functionality of semi-arid ecosystems (Weiwei et al., 2018).

Social contribution of *Prosopis laevigata* and the study of water relations

Prosopis laevigata has been part of the cultural and economic heritage of many generations, mainly indigenous, and has contributed to the increase in species biodiversity and ecosystem functionality (Miranda & Alejo, 2017). The importance of studying the mesquite lies in the need to implement fast and precise reforestation programs based on assessments of the plant's tolerance to prevailing stress conditions in the semi-arid region of Mexico, particularly in southern Sonora.

Salinity and drought conditions modify the water status of the mesquite, due to the low water potential of soils that hinder the absorption of water and the normal metabolism of plants. The study of the water regime will allow multi-criteria decisions to be made to regionalize the establishment of the species and ensure good development and productivity.

La transpiración, por su parte, fue diferente significativamente ($P=0.0003$) entre los sitios evaluados, siendo menor el valor obtenido en el ecosistema afectado por la salinidad (Figura 5). Este resultado demuestra que la salinidad afecta la respiración en mayor medida que la sequía.

Con respecto al uso de agua, la eficiencia fue mayor en el ecosistema afectado por salinidad y la causa principal fue la menor transpiración existente (Figura 6). La evaluación de la eficiencia del uso del agua ha sido propuesta como uno de los indicadores más precisos para la selección de genotipos de cultivos en áreas semiáridas con regímenes de riego deficitario (Killi et al., 2018).

Existen varios elementos que verifican la eficiencia del uso del agua a nivel de cultivo y ecosistema, los cuales son de control difícil; sin embargo, aun a escala foliar, la eficiencia es difícil de medir en el campo, ya que requiere de equipos de medición de intercambio de gases. Una de las alternativas más prácticas ha sido la relación fotosíntesis/transpiración (A/E) (Chebbi et al., 2018), de ahí la importancia de la medición actual. La eficiencia del uso del agua también está regulada por el potencial hídrico, como medición más directa del grado de energía libre del agua; actualmente, se han obtenido técnicas novedosas para la determinación, debido a su importancia en la funcionalidad de los ecosistemas semiáridos (Weiwei et al., 2018).

Prosopis laevigata trees are beneficial and greatly valued because they require low investments for their establishment, maintenance and productivity (Gómez, Torres, & Suárez, 2017). However, no matter how minimal the investment, it often exceeds the social, financial, legal and ecological capabilities of rural communities. For this reason, government authorities, local residents, scientists and technicians must take into account the appropriate information for the treatment of the species and thereby avoid its disappearance from ecosystems due to misuse and management, and due to the economic and financial issues of the community itself (Osuna & Meza, 2003). The silvopastoral system and forestry require greater attention and regulation of biosecurity, in order to prevent some biological risks and thus prevent this species from continuing to be called an invasive tree (Rodríguez et al., 2014). In addition to the mesquite's potential to combat desertification, the species is also a food source for both livestock and residents in rural communities, as well as a source of firewood and charcoal (García et al., 2017); the sustainable control of the species, its biosecurity and the prevention of its irrational exploitation will allow these benefits to be exploited. On the other hand, the exploitation of the products that can be obtained from mesquite such as wood, pods and honey represent the generation of an economic income that also benefits the communities (López-Franco, Goycoolea, Valdez, & Calderón, 2006).

Conclusions

The salinity condition led to a greater decrease in the water and osmotic potentials of *Prosopis laevigata* compared to the drought condition. This species, in both ecosystems, maintained a potential gradient and thereby evidenced the activation of mechanisms of tolerance to these types of stress. Photosynthetic activity did not vary due to salinity and drought conditions; however, the presence of salts caused a decrease in transpiration and, consequently, greater water-use efficiency. This study demonstrated the ability of *P. laevigata* to tolerate stressful salinity and drought conditions in non-agricultural ecosystems in southern Sonora, where the species predominates.

End of English version

References / Referencias

- Asao, S., & Ryan, M. G. (2015). Carbohydrate regulation of photosynthesis and respiration from branch girdling in four species of wet tropical rain forest trees. *Tree Physiology*, 35(6), 608–620. doi: 10.1093/treephys/tpv025
- Ayala-Orozco, B., Gavito, M. E., Mora, F., Siddique, I., Balvanera, P., Jaramillo, V. J., ...Martínez-Meyer, E.

Aporte social de *Prosopis laevigata* y el estudio de las relaciones hídricas

Prosopis laevigata ha formado parte del patrimonio cultural y económico de generaciones, fundamentalmente indígenas, y ha contribuido al incremento de la biodiversidad de especies y a la funcionalidad de los ecosistemas (Miranda & Alejo, 2017). La importancia del estudio realizado en mezquite radica en la necesidad de implementar programas de reforestación rápidos y precisos, basados en evaluaciones de tolerancia a las condiciones de estrés imperantes en la región semiárida de México, particularmente en el sur de Sonora.

Las condiciones de salinidad y sequía modifican el estado hídrico del mezquite, debido al bajo potencial hídrico de los suelos que dificultan la absorción de agua y el metabolismo normal de las plantas. El estudio del régimen hídrico permitirá tomar decisiones multicriterio para regionalizar el establecimiento de la especie y asegurar un buen desarrollo y productividad.

Los árboles de *P. laevigata* son benéficos y, sobre todo, apreciados, ya que requieren bajas inversiones para su establecimiento, mantenimiento y productividad (Gómez, Torres, & Suárez, 2017). No obstante, por mínima que sea la inversión muchas veces excede la capacidad social, financiera, jurídica y ecológica de las poblaciones rurales. Por ello, las autoridades responsables, la población local, los científicos y los técnicos deben tomar en cuenta los aspectos para el tratamiento de la especie y así evitar su desaparición de los ecosistemas por mal uso y manejo, y por cuestiones económicas y financieras de la misma comunidad (Osuna & Meza, 2003). El sistema silvopastoril y la silvicultura requieren mayor atención y regulación sobre bioseguridad, con el fin de prevenir algunos riesgos biológicos y así evitar que a esta especie se le siga llamando árbol invasivo (Rodríguez et al., 2014). Además del potencial del mezquite para combatir la desertificación, la especie ofrece beneficios para la alimentación ganadera y humana en comunidades rurales, y como fuente de leña y carbón (García et al., 2017); el control sostenible de la especie, su bioseguridad y la prevención de su explotación irracional permitirán aprovechar dichos beneficios. Por otra parte, la explotación de los productos que se pueden obtener del mezquite, como la madera, la vaina y la miel, representan la generación de un ingreso económico que también beneficia a las comunidades (López-Franco, Goycoolea, Valdez, & Calderón, 2006).

Conclusiones

La condición de salinidad propició mayor disminución de los potenciales hídrico y osmótico de la especie

- (2018). Resilience of soil properties to land-use change in a tropical dry forest ecosystem. *Land Degradation & Development*, 29(2), 315–325. doi: 10.1002/ldr.2686
- Azcón-Bieto, J., & Talón, M. (2008). *Fundamentos de fisiología vegetal*. España Universitat de Barcelona.
- Barriga, A. M. T., Olguin, R. B., Almanza, J. L., Espinoza, L. C., & Coronado, M. A. G. (2018). Rehabilitación de un suelo salino con yeso agrícola en un cultivo de nogal en el Valle del Yaqui. *Revista Terra Latinoamericana*, 36(1), 85–90. doi: 10.28940/terra.v36i1.310
- Blum, A. (2017). Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant, Cell & Environment*, 40(1), 4–10. doi: 10.1111/pce.12800
- Bockheim, J. G., Gennadiyev, A. N., Hartemink, A. E., & Brevik, E. C. (2014). Soil-forming factors and *Soil Taxonomy*. *Geoderma*, 226, 231–237. doi: 10.1016/j.geoderma.2014.02.016
- Boeri, P., Piñuel, L., Sharry, S. E., & Barrio, D. A. (2017). Caracterización nutricional de la harina integral de algarroba (*Prosopis alpataco*) de la norpatagonia Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 116(1), 129–140. Retrieved from <http://hdl.handle.net/10915/61879>
- Carmona, H. D., Trejo, C. R., Esquivel, A. O., Arreola, Á. J. G., & Flores, H. A. (2007). Evaluación de un método para medir fotosíntesis en mezquite (*Prosopis glandulosa*). *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas*, 6(2), 185–190. Retrieved from <https://www.chapingo.mx/revistas/revistas/articulos/doc/rchszaVI1005.pdf>
- Cary, K. L., & Pittermann, J. (2018). Small trees, big problems: Comparative leaf function under extreme edaphic stress. *American Journal of Botany*, 105(1), 50–59. doi: 10.1002/ajb2.1007
- Cavazos, T., & Arriaga-Ramírez, S. (2012). Downscaled climate change scenarios for Baja California and the North American monsoon during the twenty-first century. *Journal of Climate*, 25, 5904–5915. doi: 10.1175/JCLI-D-11-00425.1
- Chebbi, W., Boulet, G., Le Dantec, V., Chabaane, Z. L., Fanise, P., Mougnot, B., & Ayari, H. (2018). Analysis of evapotranspiration components of a rainfed olive orchard during three contrasting years in a semi-arid climate. *Agricultural and Forest Meteorology*, 256, 159–178. doi: 10.1016/j.agrformet.2018.02.020
- Chhabra, R. (2017). *Soil salinity and water quality*. UK: Routledge.
- Fisher, R. A. (1937). *The design of experiments* (2nd ed.). Edinburgh, London: Oliver and Boyd. Retrieved from <http://krishikosh.egranth.ac.in/bitstream/1/2040342/1/TNV-65.pdf>
- Ford, J. D., Cameron, L., Rubis, J., Maillet, M., Nakashima, D., Willox, A. C., & Pearce, T. (2016). Including indigenous knowledge and experience in IPCC assessment reports. *Nature Climate Change*, 6, 349–353. doi: 10.1038/nclimate2954
- Galindo-Soto, J. E., Vargas-Larreta, B., Hernández, F. J., & Cruz-Cobos, F. (2017). Modelo compatible altura dominante-índice de sitio para mezquite (*Prosopis laevigata* Humb. et Bonpl. ex Willd) del semidesierto de Durango. *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas*, 16(1), 23–31. doi: 10.5154/r.rchsza.2015.10.16
- Garatuza-Payan, J., Argente-Martinez, L., Yopez, E. A., & Arredondo, T. (2018). Initial response of phenology and yield components of wheat (*Triticum durum* L., CIRNO C2008) under experimental warming field conditions in the Yaqui Valley. *PeerJ*, 6, e5064. doi: 10.7717/peerj.5064
- García, C. A. R., Ramírez, J. R., Meza, J. R. M., Pérez-Pimentel, M. E., López, M. Á. L., & García, C. O. (2017). Árboles y arbustos útiles en una comunidad campesina de Jiquipilas, Chiapas. *Lacandonia*, 9(2), 11–16. Retrieved from <https://cuid.unicach.mx/revistas/index.php/lacandonia/article/view/372>
- Gehring, C. A., Sthultz, C. M., Flores-Rentería, L., Whipple, A. V., & Whitham, T. G. (2017). Tree genetics defines fungal partner communities that may confer drought tolerance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(42), 11169–11174. doi: 10.1073/pnas.1704022114
- Gómez, A. H., Torres, C. L. M., & Suárez, P. R. (2017). Transformación conductual promovida por la Gestión Ambiental Comunitaria desde una percepción rural. *Novedades en Población*, 26, 244–254 Retrieved from <http://scielo.sld.cu/pdf/rnp/v13n26/rnp200217.pdf>
- Gosset, E. (1917). Another differences calculus based on standard deviation and confidence interval. *Statistical References*, 26, 66–72.
- Harfouche, A., Meilan, R., & Altman, A. (2014). Molecular and physiological responses to abiotic stress in forest trees and their relevance to tree improvement. *Tree Physiology*, 34(11), 1181–1198. doi: 10.1093/treephys/tpu012
- Hernández-Herrera, J. A., Valenzuela-Núñez, L. M., Flores-Hernández, A., & Ríos-Saucedo, J. C. (2014). Análisis dimensional para determinar volumen y peso de madera de mezquite (*Prosopis* L.). *Madera y Bosques*, 20(3), 155–161. Retrieved from <http://www.scielo.org.mx/pdf/mb/v20n3/v20n3a13.pdf>
- Herrera, M. H., Moreno, A., Villares, A., González, J., & Belmonte, B. (2017). Estudio de la abundancia de

Fin de la versión en español

- polifenoles y flavonoides en plantas del Valle del Yaqui, Sonora. *Revista Entorno Académico*, 19, 12–17. Retrieved from http://www.itesca.edu.mx/publicaciones/entorno/Entorno_Academico_19_Diciembre_2017.pdf
- Jafarnia, S., Akbarinia, M., Hosseinpour, B., Modarres, S. A. M., & Salami, S. A. (2018). Effect of drought stress on some growth, morphological, physiological, and biochemical parameters of two different populations of *Quercus brantii*. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 11(2), 212–220. doi: 10.3832/ifer2496-010
- Killi, D., Bussotti, F., Gottardini, E., Pollastrini, M., Mori, J., Tani, C., & Fini, A. (2018). Photosynthetic and morphological responses of oak species to temperature and [CO₂] increased to levels predicted for 2050. *Urban Forestry & Urban Greening*, 31, 26–37. doi: 10.1016/j.ufug.2018.01.012
- Lares-Orozco, M. F., Robles-Morúa, A., Yopez, E. A., & Handler, R. M. (2016). Global warming potential of intensive wheat production in the Yaqui Valley, Mexico: A resource for the design of localized mitigation strategies. *Journal of Cleaner Production*, 127, 522–532. doi: 10.1016/j.jclepro.2016.03.128
- López-Franco, Y. L., Goycoolea, F. M., Valdez, M. A., & Calderón, B. A. M. (2006). Goma de mezquite: una alternativa de uso industrial. *Interciencia*, 31(3), 183–189. Retrieved from https://www.researchgate.net/publication/46416868_Goma_de_Mezquite_una_Alternativa_de_Uso_Industrial
- Lovelock, C. E., Krauss, K. W., Osland, M. J., Reef, R., & Ball, M. C. (2016). The physiology of mangrove trees with changing climate. In G. Goldstein, & L. Santiago (Eds.), *Tropical tree physiology* (vol. 6, pp. 149–179). Springer, Cham. doi: 10.1007/978-3-319-27422-5_7
- Manjarrez, J. C. Z. (2017). Un edén tropical. El Jardín Botánico de Culiacán. *Gaceta de Museos*, 40, 20–23. Retrieved from http://www.academia.edu/31129886/Un_Ed%C3%A9n_Tropical_El_Jard%C3%ADn_Bot%C3%A1nico_de_Culiac%C3%A1n
- Martín, R. M. H., Flores, I. F. A., Moreno, M. S., Retes, L. R., & Amarillas, R. R. (2016). Impacto económico asociado con la cosecha de semilla de zamota y mezquite en la región central de Sonora, México. *Revista Mexicana de Agronegocios*, 20(38), 217–228. Retrieved from <http://www.redalyc.org/pdf/141/14146082009.pdf>
- Miranda, Z. G. A., & Alejo, L. S. J. (2017). Contribuciones del conocimiento tradicional a la sustentabilidad: los sabios-educadores del “Parque Ejdal Ecoturístico Totolapan”, México. *El Periplo Sustentable*, 33, 690–722. Retrieved from <https://rperiplo.uaemex.mx/article/view/9040>
- Miyazawa, Y., Dudley, B. D., Hughes, R. F., Vandemark, J., Cordell, S., Nullet, M. A., & Giambelluca, T. W. (2016). Non-native tree in a dry coastal area in Hawai'i has high transpiration but restricts water use despite phreatophytic trait. *Ecology*, 97(7), 1166–1176. doi: 10.1002/eco.1715
- O'Brien, M. J., Engelbrecht, B. M., Joswig, J., Pereyra, G., Schuldt, B., Jansen, S., ...Macinnis-Ng, C. (2017). A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones. *Journal of Applied Ecology*, 54(6), 1669–1686. doi: 10.1111/1365-2664.12874
- Osuna, L. E., & Meza, S. R. (2003). *Alternativas para la explotación sostenible del mezquital de Baja California Sur*. Baja California Sur, México: INIFAP.
- Red de Estaciones Meteorológicas Automáticas de Sonora (REMÁS). (2018). Retrieved May 12, 2018, from <http://www.siafeson.com/remas/index.php>
- Rodríguez, S. E. N., Rojo, M. G. E., Ramírez, V. B., Martínez, R. R., Cong, H. M. D. L. C., Medina, T. S. M., & Piña, R. H. H. (2014). Análisis técnico del árbol del mezquite (*Prosopis laevigata* Humb. & Bonpl. ex Willd.) en México. *Ra Ximhai*, 10(3), 173–193. Retrieved from <http://www.redalyc.org/html/461/46131111013>
- Rosabal, A. L., Martínez, G. L., Reyes, G. Y., Dell'Amico, R. J., & Núñez, V. M. (2014). Aspectos fisiológicos, bioquímicos y expresión de genes en condiciones de déficit hídrico. Influencia en el proceso de germinación. *Cultivos Tropicales*, 35(3), 24–35. Retrieved from <http://scielo.sld.cu/pdf/ctr/v35n3/ctr03314.pdf>
- Sachan, S., & Jain, A. (2017). Mortality of tropical forest tree seedlings under water and salt stress conditions. *Journal of Plant Stress Physiology*, 2, 36–40. doi: 10.19071/jpsp.2016.v2.3081
- Sadras, V. O., Villalobos, F. J., Orgaz, F., & Fereres, E. (2016). Effects of water stress on crop production. In F. J. Villalobos & E. Fereres (Eds.), *Principles of agronomy for sustainable agriculture* (pp. 189–204). USA: Springer International Publishing. doi: 10.1007/978-3-319-46116-8_14
- Santos, V. A. H. F. D., Ferreira, M. J., Rodrigues, J. V. F. C., Garcia, M. N., Ceron, J. V. B., Nelson, B. W., & Saleska, S. R. (2018). Causes of reduced leaf-level photosynthesis during strong El Niño drought in a Central Amazon forest. *Global Change Biology*, 24(9), 4266–4279. doi: 10.1111/gcb.14293
- Saradadevi, R., Bramley, H., Palta, J. A., Edwards, E., & Siddique, K. H. (2016). Root biomass in the upper layer of the soil profile is related to the stomatal response of wheat as the soil dries. *Functional Plant Biology*, 43(1), 62–74. doi: 10.1071/FP15216
- Saxena, D. C., Prasad, S. S., Parashar, R., & Rath, I. (2016). Phenotypic characterization of specific adaptive physiological traits for heat tolerance in wheat. *Indian Journal of Plant Physiology*, 21(3), 318–322. doi: 10.1007/s40502-016-0241-4
- Scafaro, A. P., Xiang, S., Long, B. M., Bahar, N. H., Weerasinghe, L. K., Creek, D., & Atkin, O. K. (2017). Strong thermal acclimation of photosynthesis in tropical and temperate wet-forest tree species: the importance of altered Rubisco content. *Global Change Biology*, 23(7), 2783–2800. doi: 10.1111/gcb.13566
- Scholander, P. F., Bradstreet, E. D., Hemmingsen, E. A., & Hammel, H. T. (1965). Sap pressure in vascular plants: negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*, 148(3668), 339–346. doi: 10.1126/science.148.3668.339

- Secretaría de Economía (2016). NMX-AA-132-SCFI-2016. Muestreo de suelos para la identificación y la cuantificación de metales y metaloides, y manejo de la muestra, 2016. México. Retrieved from <http://www.economia-nmx.gob.mx/normas/nmx/2010/nmx-aa-132-scfi-2016.pdf>
- StatSoft Inc. (2010). STATISTICA, version 10.1 para Windows. Author: Tulsa, OK, EUA.
- Tasmina, T., Khan, A. R., Karim, A., Akter, N., & Islam, R. (2017). Physiological changes of wheat varieties under water deficit condition. *Bangladesh Agronomy Journal*, 19(2), 105–114. doi: 10.3329/baj.v19i2.31859
- Tsai, C. J., Harding, S. A., & Cooke, J. E. (2018). Branching out: A new era of investigating physiological processes in forest trees using genomic tools. *Tree Physiology*, 38(3), 303–310. doi: 10.1093/treephys/tpy026
- Tukey, J. W. (1960). A survey of sampling from contaminated distributions. In I. Olkin (Ed.), *Contributions to probability and statistics: Essays in honor to Harold Hotelling*. Redwood City: Stanford University Press.
- Weiwei, L. U., Xinxiao, Y. U., Guodong, J. I. A., Hanzhi, L. I. & Ziqiang, L. I. U. (2018). Responses of intrinsic water-use efficiency and tree growth to climate change in semi-arid areas of North China. *Scientific Reports*, 8, 308. doi: 10.1038/s41598-017-18694-z
- Zhu, S. D., Chen, Y. J., Ye, Q., He, P. C., Liu, H., Li, R. H., ... Cao, K. F. (2018). Leaf turgor loss point is correlated with drought tolerance and leaf carbon economics traits. *Tree Physiology*, 38(5), 658–663. doi: 10.1093/treephys/tpy013