



# ¿Predicen los rasgos funcionales de las hojas la resistencia a la sequía en plantas dominantes del Salar de Atacama, Chile?

Noemí Labra Oróstica

Profesor guía: Dr. Lohengrin Cavieres

Departamento de Botánica

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Universidad de Concepción

Abril, 2023

## HOJA DE FIRMAS

Tesis para optar al título de Bióloga: "*¿Predicen los rasgos funcionales de las hojas la resistencia a la sequía en plantas dominantes del Salar de Atacama, Chile?*"

Abril, 2023

### Profesor guía

---

Dr. Lohengrin Cavieres

### Comisión evaluadora

---

Dra. Patricia Sáez

---

Dra. Luisa Bascuñán

### Decanatura

---

Dr. Víctor Hernández  
(Vicedecano)

---

Dra. Margarita Marchant  
(Decana)

## **Agradecimientos**

Esta etapa de formación no habría sido posible sin el apoyo y contención de un sinnúmero de personas, por lo que no puedo dejar de agradecer en primera instancia a mi profesor guía Lohengrin Cavieres, quién me facilitó las herramientas y oportunidades académicas. Gracias por la paciencia, dedicación, motivación y conocimientos.

A mis compañeras y compañeros de laboratorio ECOBIOSIS, quienes tuvieron siempre la disposición de ayudarme.

A Maritza, Graciela, Claudia, Isabel, Karina y Vinka. Muchas gracias por sus millones palabras de aliento cuando más lo necesitaba, por la motivación y por darme las ganas y motivación de seguir haciendo ciencia. Gracias por la confianza.

A mi mamá, papá, hermano, abuelitas y abuelo. Ustedes han sido siempre el motor que impulsa mis sueños y esperanzas, quienes han estado a mi lado toda mi vida. Gracias por estar siempre en casa esperándome, por acompañarme en todos mis procesos, por cuidarme, por apoyarme. Gracias por ser quienes son y por creer en mí.

A mis compañeros y amigos. Gracias por estar siempre que lo necesité, por las palabras de aliento, por su apoyo, por las horas de estudio y disociación. Mis Magnolios queridos. Javiero, Francisca, Diego, Fernanda, Paci, Andrea, Javi y Paulo. Al Benja e Ignacia. Gracias por compartir conmigo sus diferentes formas de ver la ciencia, la naturaleza y amistad.

A Claudio, quien me contuvo y me dio palabras de aliento constantemente. Gracias por cuidarme, por el apoyo, las risas, el amor, empatía y por ser la persona que confió en mi en todo momento, incluso cuando ni yo lo hacía. Gracias.

Al Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), ACT210038, FONDECYT 1211197 y a la empresa Albemarle por el financiamiento con el que se realizó esta investigación.

A todos ustedes, y a los que me faltó nombrar, infinitas gracias.

## ÍNDICE GENERAL

<b>RESUMEN</b> .....	6
<b>ABSTRACT</b> .....	8
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	10
<b>MATERIALES Y MÉTODO</b> .....	15
Especies de estudio .....	15
Sitio de estudio .....	16
Rasgos funcionales.....	17
Análisis de rasgos .....	17
Análisis de datos.....	20
<b>RESULTADOS</b> .....	22
1. Análisis de componentes principales: rasgos funcionales de la hoja correspondientes al Salar de Atacama (Silolao (SIL) y Tilopozo (TIL)) y Farellones (1200 y 3600 m s.n.m.).....	22
2. Análisis de componentes principales: rasgos funcionales de la hoja correspondientes a especies dominantes del Salar de Atacama.....	25
3. Resistencia a la sequía.....	28
<b>DISCUSIÓN</b> .....	29
<b>CONCLUSIONES</b> .....	32
<b>Anexo 1.</b> Gráficos de barras para promedios de los rasgos foliares evaluados de cada especie de estudio. ....	33
<b>Anexo 2.</b> Gráficos de correlación correspondientes a los ejes del PCA (PC1 y PC2) y parámetros de resistencia a la sequía. ....	37
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	39

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1</b> Resultados coeficiente de correlación Spearman entre los valores promedios de cada especie del PCA y los valores de RII .....	28
--	----

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1</b> <i>Score Plot</i> Análisis de componentes principales de rasgos funcionales de la hoja de especies dominantes de dos zonas y dos sitios de estudios distintos; Farellones (1200 y 3600 m s.n.m.) y Salar de Atacama (Silolao (SIL) y Tilopozo (TIL)). .....	23
<b>Figura 2</b> <i>Biplot</i> Análisis de componentes principales de siete rasgos funcionales de la hoja de especies dominantes de dos zonas y dos sitios de estudios distintos; Farellones (1200 y 3600 m s.n.m.) y Salar de Atacama (Silolao y Tilopozo).. .....	24
<b>Figura 3</b> <i>Score Plot</i> Análisis de componentes principales de rasgos funcionales de la hoja de especies dominantes del Salar de Atacama. ....	26
<b>Figura 4</b> <i>Biplot</i> Análisis de componentes principales para siete especies dominantes del Salar de Atacama y siete rasgos funcionales.....	27

## RESUMEN

Un rasgo funcional es cualquier característica morfológica, fisiológica o fenológica heredable y medible a nivel individual que tiene una influencia potencialmente significativa en el *fitness* de un organismo, y es controlado por variables ambientales. La teoría ecológica de los recursos propone que existe un compromiso mediado por principios de inversión y retorno de recursos que hace que los rasgos se organicen a lo largo de un “espectro económico”.

El espectro económico foliar (LES) es el espectro mejor conocido, el cual se sustenta en que las hojas controlan las pérdidas de agua de una planta, clasificando a las plantas como “conservativas” o “adquisitivas”, lo cual sugiere que la caracterización de los rasgos foliares podría ser un predictor de las estrategias de las plantas frente a diferentes ambientes. Por ejemplo, las características adoptadas por las plantas conservativas concuerdan con las respuestas y adaptaciones de las plantas expuestas a sequía.

Los bofedales y vegas alto-andinas se encuentran vinculados de manera permanente a la presencia de agua. Un ejemplo de estos ecosistemas corresponde a las vegas del Salar de Atacama, que, si bien corresponden a sistemas de tipo vega, se encuentra a 2.300 m s.n.m. Las vegas del Salar corresponden a formaciones vegetales azonales rodeadas por una matriz de costra salina (conformado principalmente por cloruro de sodio) que interactúa con agua dulce, dando lugar a ambientes dominados por especies vegetales herbáceas confinadas a las zonas de surgencia de agua.

En 2021 se realizó un estudio de resistencia a la sequía donde se evaluó el desempeño fotoquímico, fotosíntesis máxima, crecimiento y supervivencia de 7 especies vegetales dominantes del Salar de Atacama: *D. spicata*, *E. pseudoalbibracteata*, *J. balticus*, *P. frigida*, *S. californicus*, *S. andina* y *T. concinna*. Como resultado de este estudio, se pudo establecer el nivel de resistencia de cada especie.

El objetivo del presente estudio fue evaluar si rasgos foliares asociados al espectro económico foliar podrían predecir la capacidad de resistencia a la sequía en especies vegetales dominantes de las vegas del Salar de Atacama, Chile.

Para evaluar esto, se realizaron análisis de componentes principales (PCA), con el fin de posicionar a las especies de estudio dentro de un "espectro económico". A partir del PCA se obtuvieron los valores de eigenvalues, los cuales fueron correlacionados con la clasificación de resistencia a la sequía obtenidos anteriormente. De esto se obtuvo una caracterización más adquisitiva que conservativa de las especies dominantes del Salar de Atacama. Por otro lado, cuando se correlacionó la clasificación de resistencia a la sequía con los eigenvalues del PCA, no se encontró ninguna relación significativa para ninguno de los parámetros. Finalmente, se encontró una respuesta en diferentes sentidos de los rasgos de la hoja para cada especie, por lo que no es posible catalogarlas como "conservativas" o "adquisitivas". En conclusión, el LES funciona dependiendo la escala; cuando evaluamos a nivel de ecosistemas funciona, sin embargo, cuando se evalúa para un ecosistema y estrés específico, no funciona.

Palabras claves: Rasgo funcional, espectro económico foliar (LES), resistencia a la sequía, vegas, Salar de Atacama.



## ABSTRACT

A functional trait is any individually heritable and measurable morphological, physiological, or phenological characteristic that has a potentially significant influence on the fitness of an organism, and is controlled by environmental variables. Ecological resource theory proposes that there is a trade-off mediated by principles of resource investment and return that causes traits to arrange themselves along an "economic spectrum."

The leaf economic spectrum (LES) is the best known spectrum, which is based on the fact that leaves control a plant's water losses, classifying plants as "conservative" or "acquisitive", suggesting that the characterization of leaf traits could be a predictor of plant strategies in different environments. For example, the characteristics adopted by conservative plants are consistent with the responses and adaptations of plants exposed to drought.

The high Andean wetlands and vegas are permanently linked to the presence of water. An example of these ecosystems is the vegas of the Salar de Atacama, which, although they correspond to vega-type systems, are located at 2,300 m above sea level. The vegas of the Salar correspond to azonal plant formations surrounded by a matrix of saline crust (made up mainly of sodium chloride) that interacts with fresh water, giving rise to environments dominated by herbaceous plant species confined to the areas of water emergence.

In 2021, a drought resistance study was conducted to evaluate the photochemical performance, maximum photosynthesis, growth and survival of 7 dominant plant species of the Salar de Atacama: *D. spicata*, *E. pseudoalbibracteata*, *J. balticus*, *P. frigida*, *S. californicus*, *S. andina* and *T. concinna*. As a result of this study, it was possible to establish the level of resistance of each species.

The objective of the present study was to evaluate whether foliar traits associated with the leaf economic spectrum could predict the capacity of drought resistance in dominant plant species of the vegas of the Salar de Atacama, Chile.

To evaluate this, principal component analysis (PCA) was performed to position the study species within an "economic spectrum". From the PCA, eigenvalues were obtained, which were correlated with the drought resistance classification obtained previously. From this, a more acquisitive than conservative characterization of the dominant species of the Salar de Atacama was obtained. On the other hand, when drought resistance classification was correlated with PCA eigenvalues, no significant relationship was found for any of the parameters. Finally, a response in different directions of leaf traits was found for each species, so it is not possible to categorize them as "conservative" or "acquisitive". In conclusion, LES works depending on the scale; when evaluated at the ecosystem level it works, however, when evaluated for a specific ecosystem and stress, it does not work.

Key words: Functional trait, leaf economic spectrum (LES), drought resistance, vega, Salar de Atacama.

## INTRODUCCIÓN

Un rasgo funcional es cualquier característica morfológica, fisiológica o fenológica heredable y medible a nivel individual, desde el nivel celular hasta el organismo completo, que tiene una influencia potencialmente significativa en el *fitness* de un organismo (Reich *et al.* 2003; Violle *et al.* 2007). Por ende, se ha sugerido que el desempeño de las plantas depende de estas características funcionales (Matesanz *et al.* 2010), las que a su vez son controladas por muchas variables ambientales como la radiación, el suministro de agua, la temperatura, la salinidad, los nutrientes y otros (Fonseca *et al.* 2000; Reich *et al.* 2003; Poorter *et al.* 2009).

La teoría ecológica sobre la economía de los recursos (agua y nutrientes) propone que existe un compromiso entre la inversión de los recursos en crecimiento y reproducción versus la inversión en estructuras que permitan la persistencia ante factores adversos (Díaz *et al.* 2004; Wright *et al.* 2004; Reich 2014). Este compromiso mediado por principios de inversión y retorno de recursos hace que los rasgos se organicen a lo largo de un “espectro económico” (Wright *et al.* 2004). El espectro económico foliar (LES) es el espectro mejor conocido, el cual se mantiene a escalas locales y globales, en diferentes biomas y climas (Wright *et al.* 2004). El LES se sustenta en que las hojas controlan las pérdidas de agua de una planta, y están estrechamente relacionadas con la tolerancia a la sequía (Tardieu 2005), por lo que, sus rasgos podrían ser predictores de las estrategias que adoptan las plantas en un escenario de déficit hídrico.

Se han identificado dos grandes categorías de plantas que se diferencian entre sí por rasgos relacionados con estrategia de captura y asignación de recursos; clasificando las especies como plantas “adquisitivas” y plantas “conservativas” (Bucheli 2012; Casanoves *et al.* 2011). Por un lado, las plantas adquisitivas se caracterizan por tener altos valores de área foliar específica (SLA, área foliar/masa foliar) y de contenido de nutrientes foliares (nitrógeno, fósforo), lo que se asocia con elevadas tasas de respiración y de fotosíntesis. De acuerdo con estos rasgos, este tipo de plantas obtienen recursos rápidamente y presentan una alta tasa de

crecimiento. Sin embargo, están generalmente menos protegidas a nivel foliar y, por lo tanto, podrían ser más vulnerables ante un estrés hídrico. En cambio, las plantas conservativas presentan bajos valores de SLA, con hojas más pequeñas, gruesas, duras, de larga vida, de alta densidad, con una mayor concentración de carbono, pero con bajas concentraciones de nutrientes foliares (Wigley *et al.* 2016). Estas especies obtienen los recursos lentamente obteniendo una baja eficiencia fotosintética y bajas tasas de crecimiento (Casanoves *et al.* 2011). Sin embargo, presentan estructuras foliares más resistentes (Wigley *et al.* 2016), lo que sería favorable ante un estrés hídrico. Por lo tanto, los rasgos de las hojas a menudo se consideran parámetros de suma importancia para la tarea de predecir la respuesta de las especies de plantas a su entorno (Loranger & Shipley 2010; Garnier & Navas 2012; Gillison 2013).

Las características adoptadas por las plantas conservativas concuerdan con las respuestas y adaptaciones de las plantas expuestas a sequía. Por ejemplo, la principal respuesta de las plantas ante un déficit hídrico del suelo es el cierre estomático para evitar la pérdida de agua en forma de vapor desde el área foliar existente (Lambers & Oliveira 2019). Además, el déficit hídrico tiene efectos sobre el crecimiento en la biomasa de la planta, entre ellos, la limitación de la expansión foliar (Taiz & Zeiger 2006). Las plantas que tienen un área foliar reducida podrían tener una mayor tolerancia a la sequía, dado que una elevada área específica foliar (SLA) implica una mayor relación superficie-volumen, y, por tanto, una mayor tasa de pérdida de agua. Esta disminución del área foliar, en conjunto con una reducción en la conductancia estomática, pueden limitar tanto la interceptación de la energía solar como la tasa fotosintética (Hsiao 1973; Morgan 1984) y finalmente la producción de materia seca en la planta (LDMC) (Dai *et al.* 1992; Hall & Shultz 1980). La reducción del área foliar conlleva una disminución de la cantidad de estomas (Navea *et al.* 2002), en el contenido de clorofila (Yasar *et al.* 2010) y nitrógeno (N), debido a la disminución del área fotosintetizadora. Es sabido que al menos la mitad de la cantidad de N está involucrada en el proceso de la fotosíntesis (Körner 1999; Evans & Seeman 1989). El N es clave en la síntesis de clorofila, proteínas (Nelson & Cox 2000) y enzimas como la RuBisCO. Por lo que, una

disminución de N desemboca en una disminución de la tasa fotosintética. Sin embargo, el aumento del grosor de la hoja (LT) podría ser un rasgo de gran ayuda para disminuir los daños en el aparato fotosintético. De tal manera en que el aumento del grosor de la cutícula aumenta la resistencia al intercambio gaseoso de la capa límite cercana a la hoja, obteniendo así una disminución de la transpiración y un aumento en la eficiencia del uso del agua (Van Rensbur *et al.* 1993; Grammatikopoulos & Manetas 1994) con el fin de conservar recursos destinados a la productividad de la planta. Rasgos de carácter conservativo tales como un área foliar reducida, baja concentración de nutrientes foliares y un aumento del grosor de la hoja, podrían ser favorablemente adoptados y traspasados de generación en generación por plantas expuestas a periodos de déficit hídrico, con el fin de minimizar los efectos y/o daños en el rendimiento y supervivencia de los organismos vegetales.

En estudios recientes, como el realizado por Maréchaux *et al.* (2019), se ha encontrado una débil correlación entre la resistencia a la sequía y los rasgos considerados dentro del espectro económico foliar en una comunidad forestal tropical, en donde el recurso hídrico no es una limitante para el desempeño de las plantas. Esto sugirió que la integración de los rasgos a través de la función dentro de las comunidades de plantas puede ser más débil de lo que se supone según los espectros de rasgos establecidos globalmente a través de las especies. Cardinale *et al.*, (2009) y Mokany *et al.*, (2016) indicaron que el uso de espectros globales podría dificultar la capacidad del modelo para simular con solidez el funcionamiento de los ecosistemas. Por lo que, queda en duda si las correlaciones de rasgos encontradas a nivel global se mantienen dentro de las comunidades, y si se extienden a los rasgos de tolerancia a la sequía.

Los bofedales y vegas alto-andinas se encuentran vinculados de manera permanente a la presencia de agua, ya sea proveniente de lluvias, o aguas subterráneas, por deshielo de glaciares o fusión de nieve (Squeo *et al.* 2006). La presencia de un acuífero cercano a la superficie del terreno determina la presencia de vegetación azonal hídrica, es decir, vegetación sin un patrón continuo de

distribución, cuya presencia se encuentra asociada a factores locales de sitio, específicamente a la presencia permanente de humedad o anegamiento constante (Ahumada & Faúndez 2007; Teillier *et al.* 2005). Estructuralmente las formaciones de bofedales y vegas alto-andinas se encuentran dominadas principalmente por plantas en forma de cojín y cespitosas herbáceas (Squeo *et al.* 2006), las cuales presentan adaptaciones para subsistir en suelos anegados la mayor parte del año. Por lo tanto, en este tipo de ecosistemas, existe una clara dependencia entre el aporte hídrico y la vegetación azonal hídrica (Ahumada & Faúndez 2009). Este tipo de ecosistemas son muy escasos en la zona norte del país, siendo considerados lugares de alta relevancia por su particular diversidad biológica y por el rol que presentan para los sistemas productivos de las comunidades locales del altiplano andino (Ahumada & Faúndez 2009), ofreciendo agua potable, forraje para el ganado, almacenamiento de carbono y una concentración alta de biodiversidad de animales y plantas en comparación con los ecosistemas zonales que se encuentran en su entorno (Squeo *et al.* 2006).

Uno de estos ecosistemas corresponde al Salar de Atacama, ubicado en la Región de Antofagasta, Chile. El Salar de Atacama corresponde a una cuenca endorreica a una altitud de 2.300 m s.n.m. (Amakáik 2018), caracterizado con un régimen climático con influencias tropicales, con predominio de lluvias estivales (Gajardo 1994) y con una presencia marcada de aridez en ciertos periodos del año (Ahumada & Faúndez 2001). El fondo de la cuenca de Atacama está ocupado por el salar propiamente tal (Alonso & Risacher 1996), formado principalmente por una matriz sólida de cloruro de sodio (Fetter 1994), la cual interactúa con agua dulce produciendo una interfaz salina (Tejeda *et al.* 2003). En los bordes del núcleo salino del salar se ubica una serie de lagunas formadas por el afloramiento del agua subterránea debido a la presencia de la cuña salina y al brusco cambio de pendiente de la superficie del terreno (Muñoz *et al.* 2004). Debido a estos afloramientos en el entorno del núcleo del salar existen zonas húmedas, las cuales forman vegas, lugar en donde se asienta la vegetación azonal, en donde la principal limitación para el crecimiento y el funcionamiento óptimo de las especies vegetales es la disponibilidad de agua.

Anteriormente, se llevó a cabo un estudio de resistencia a la sequía relacionado con el desempeño fotoquímico (fluorescencia de la clorofila a (Fv/Fm) y fotosíntesis máxima (Am<sub>áx</sub>)), crecimiento y supervivencia en 7 especies dominantes del Salar de Atacama: *Distichlis spicata*, *Eleocharis pseudoalbibracteata*, *Juncus balticus*, *Puccinellia frigida*, *Schoenoplectus californicus*, *Sarcocornia andina* y *Triglochin concinna*. De forma decreciente, se determinó que la más resistente al déficit hídrico fue *S. andina*, luego *E. pseudoalbibracteata*, *P. frigida*, *T. concinna*, *S. californicus*, *J. balticus* y la menos resistente fue *D. spicata*. De acuerdo con estos resultados, ¿Es posible predecir estas respuestas a la sequía a partir de rasgos relacionados con el espectro económico foliar de estas especies?

Para abordar la pregunta señalada anteriormente; se postula que las especies más resistentes a la sequía van a presentar características más conservativas que adquisitivas dentro del espectro económico foliar.

El objetivo de este estudio es evaluar si rasgos foliares asociados al espectro económico foliar podrían predecir la capacidad de resistencia a la sequía en especies vegetales dominantes de las vegas del Salar de Atacama, Chile.

## MATERIALES Y MÉTODO

### Especies de estudio

Se trabajó con 7 especies dominantes de las vegas del Salar de Atacama:

*Distichlis spicata* (L.) Greene. (Poaceae). Corresponde a una hierba perenne nativa. En Chile, su distribución abarca desde la Región Arica y Parinacota hasta la Región de Los Lagos. Su rango altitudinal va desde los 5 a los 3800m (Rodríguez *et al.* 2018). Es típica de dunas, salares y marismas. Se trata de un halófito de pequeño tamaño, que no resiste anegamiento prolongado (Ramírez *et al.* 1991).

*Eleocharis pseudoalbibracteata* S. González & Guagl. (Cyperaceae). Corresponde a una hierba perenne nativa. En Chile, su distribución abarca desde la región de Tarapacá hasta la región de Magallanes, con un rango altitudinal desde los 400 a los 4400 m (Rodríguez *et al.* 2018). Bordea cursos de agua, se encuentra en lugares pantanosos o de inundación (Boelcke 1957).

*Juncus balticus* Willd. (Hook.) Snogerup. (Juncaceae). Corresponde a una hierba perenne nativa. En Chile, su distribución abarca desde la Región de Antofagasta hasta la Región de Los Lagos. Su rango altitudinal va desde los 0 a los 4100 m (Rodríguez *et al.* 2018). Es una especie propia de terrenos húmedos (Lázaro 1993), soporta la salinidad, pero no anegamiento (Ramírez *et al.* 1991).

*Puccinellia frigida* (Phil.) I.M. Johnst. (Poaceae). Corresponde a una hierba nativa perenne. En Chile, su distribución abarca de la región de Arica y Parinacota hasta la región de Coquimbo. Su rango altitudinal va desde los 2300 a los 4500 m (Rodríguez *et al.* 2018). Habita principalmente en suelos salobres e inundables (Nicora 1999).

*Schoenoplectus californicus* (C.A. Mey.) Soják. (Cyperaceae). Corresponde a una hierba perenne nativa. En Chile, su distribución abarca desde la Región Arica y Parinacota hasta la Región de Magallanes, incluyendo Isla de Pascua. Su rango altitudinal es de los 0 a los 2000 m (Rodríguez *et al.* 2018). Corresponde a una planta acuática caracterizada por raíces y rizomas sumergidos en gran profundidad



(Pabón *et al.* 2019), con frecuencia es dominante en pastizales sobre suelos salinos (Rzedowski & Rzedowski 2001).

*Sarcocornia andina* (Phil.) Freitag, M.A. Alonso & M.B. Crespo. (Chenopodiaceae). Corresponde a un arbusto nativo. En Chile, se encuentra sólo en la Región de Antofagasta. Su rango altitudinal va desde los 2300 a los 4200 m (Rodríguez *et al.* 2018). Se encuentra asociada estrictamente a la presencia de humedales salinos (Teillier 1998).

*Triglochin concinna* Burt Davy. (Juncaginaceae). Corresponde una hierba perenne nativa. En Chile, su distribución abarca desde la Región de Tarapacá hasta la Región de Magallanes (Rodríguez *et al.* 2018). Muy frecuente en las marismas del centro-sur de Chile, soporta la salinidad y anegamiento prolongado (Ramírez *et al.* 1991).

Todas estas especies corresponden a especies de carácter hidrófilas, las cuales están presentes en vegas del Salar de Atacama debido a la presencia del recurso hídrico en contraste con su entorno.

### Sitio de estudio

El Salar de Atacama corresponde a una cuenca endorreica que se desarrolla en el centro oriente de la Región de Antofagasta a una altitud de 2.300 m s.n.m., y se encuentra flanqueada por la Cordillera de los Andes por el Este, y la Cordillera de Domeyko por el Oeste. La cuenca presenta una superficie de 15.620 km<sup>2</sup>, con su mayor longitud en sentido N-S de 210 km y un ancho máximo de 110 km. El fondo de la cuenca de Atacama está ocupado por el salar propiamente tal, el que posee una superficie de 3.000 km<sup>2</sup> y corresponde al salar más grande de Chile (Alonso & Risacher 1996).

En el lugar de estudio se determinaron dos sitios de muestreo; Tilopozo y Silolao, correspondientes a sectores con la presencia de vegas en el Salar de Atacama. En el sector de Tilopozo se encuentran las especies: *D. spicata*, *E. pseudoalbibracteata*, *J. balticus*, *S. californicus* y *T. concinna*. Mientras que en el

sector de Silolao se encuentran las especies: *D. spicata*, *J. balticus*, *S. californicus*, *T. concinna*, *P. frigida* y *S. andina*.

### Rasgos funcionales

Se realizaron mediciones de 7 rasgos funcionales a nivel de hoja: espesor de la hoja (LT), área foliar (LA), contenido de materia seca (LDMC), área foliar específica (SLA), contenido de clorofila (CHL), contenido de nitrógeno (LNC) y la relación carbono/nitrógeno (C/N). Para la toma de estos rasgos se realizó una campaña de terreno en el sitio de estudio correspondiente a las vegas del Salar de Atacama, específicamente en los sectores de Tilopozo y Silolao, situados en la Región de Antofagasta (II), Chile.

Para la medición de estos rasgos se utilizaron los métodos señalados en el nuevo manual para la medición estandarizada de rasgos funcionales de plantas de todo el mundo de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013).

### Análisis de rasgos

#### 1. Espesor de la hoja (LT)

El equilibrio de los beneficios de la fotosíntesis frente a los costos de C de la respiración y la transpiración predice que el espesor o grosor de las hojas debería ser mayor en hábitats más soleados, secos y menos fértiles, así como en hojas más longevas (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

Para determinar el LT de la hoja, se seleccionaron 6 hojas de diferentes individuos de cada especie y se midió el espesor de la lámina foliar en la base de las hojas, cuidando de no considerar las nervaduras principales de la lámina en la medición. Las mediciones fueron realizadas con la ayuda de un pie de metro digital.

Para la evaluación de los caracteres de LA, LDMC y SLA se seleccionaron 10 individuos por especie, de los cuales se extrajo una rama con hojas sanas y maduras, libres de daños. Una vez colectadas, las ramas fueron mantenidas con papel secante humedecido en la parte del corte de la rama para evitar el

marchitamiento. Posteriormente, se seleccionó una hoja por individuo, evitando considerar hojas del ápice de la rama (hojas inmaduras). En laboratorio, las hojas seleccionadas fueron fotografiadas con un escáner y pesadas con una balanza analítica para determinar el área foliar y peso fresco, respectivamente.

En el caso de *D. spicata* (Poaceae), *P. frígida* (Poaceae), *J. balticus* (Juncaceae) y *S. californicus* (Cyperaceae), las cuales presentan hojas de base envainadora, no se consideró el tamaño de la vaina.

Posteriormente, las muestras de las hojas fueron hidratadas sumergiéndolas en agua destilada por 24 horas, periodo tras el cual fueron nuevamente pesadas para determinar el peso turgente. Finalmente, las muestras de hoja fueron puestas en una estufa de tiro forzado a 70°C, por al menos 15 días. Después de este periodo las muestras fueron pesadas nuevamente para determinar el peso seco.

## 2. Área foliar (LA)

La variación interespecífica en el área foliar se ha relacionado de diversas formas con la variación climática, geológica, la altitud y la latitud. Se ha relacionado que el estrés por calor, frío, sequía, nutrientes y el estrés por alta radiación tienden a seleccionar hojas relativamente pequeñas (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

El área foliar se estimó a través del procesamiento de fotografías de láminas foliares de las diferentes especies colectadas, mediante el software ImageJ (Versión 1.45).

## 3. Contenido de materia seca (LDMC)

Se ha demostrado que el contenido de materia seca de las hojas se correlaciona negativamente con la tasa de crecimiento potencial y positivamente con la vida útil de la hoja. Las hojas con alto contenido de materia seca tienden a ser relativamente más duras, y por lo tanto, son más resistentes a los peligros físicos (por ejemplo, herbivoría, viento, granizo) que las de hojas con bajo contenido de materia seca (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

El contenido de materia seca se determinó mediante la modificación del método propuesto por Garnier *et al.* (2001), y sugerencias de Vaieretti *et al.* (2007). El contenido de materia seca de la hoja se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Contenido de materia} \\ \text{Seca en hoja} = \frac{\text{Peso seco (mg)}}{\text{Peso turgente (g)}}$$

#### 4. Área foliar específica (SLA)

Este rasgo es una estimación de la magnitud o capacidad de la cubierta vegetal para interceptar la radiación fotosintéticamente activa. Por ejemplo, especies en ambientes ricos en recursos de forma permanente o temporal tienden, en promedio, a tener un área foliar específica más alta que aquellas de ambientes pobres en recursos (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

El área foliar específica se determinó a partir de la relación entre el área foliar y el peso seco de hojas o láminas de acuerdo a:

$$\text{Área Foliar Específica} \\ \text{(AFE/SLA)} = \frac{\text{Área de la hoja (mm)}}{\text{Peso seco (mg)}}$$

#### 5. Contenido de clorofila (CHL)

El mantenimiento de la concentración de clorofila en condiciones de estrés contribuye a la estabilidad de su fotosíntesis (Khadem *et al.* 2010), y, por lo tanto, contribuye al rendimiento de la planta (Pandey & Singh 2010).

Para obtener el contenido de clorofila se seleccionó una hoja de 6 individuos distintos y se realizó la medición con un medidor de contenido de clorofila (CCM-300 OPTI-SCIENCES).

#### 6. Contenido de nitrógeno (LNC)

El suministro de N afecta al índice de área foliar, a la duración del área foliar y al contenido de clorofila (Ding *et al.* 2005). Altas tasas de nitrógeno pueden mejorar la tasa de fotosíntesis y la tasa de crecimiento del cultivo, y una menor tasa de fotosíntesis a niveles más bajos de N está relacionada con un menor contenido de clorofila y una menor actividad de RuBisCO (Fredeen *et al.* 1991). Además, el N y el estrés por sequía influyen significativamente en el contenido de clorofila de las hojas (Jones 1980).

Para obtener el contenido de nitrógeno se seleccionó una hoja de 4 individuos distintos, las que fueron enviadas a un laboratorio de isótopos "Laboratory of Biogeochemistry and Applied Stable Isotopes (LABASI)", correspondiente a la Facultad de Ciencias Biológicas, Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile.

#### 7. Relación carbono-nitrógeno (C/N)

Los procesos y flujos de asimilados de N y C dependen del suministro de recursos y de las condiciones del medio ambiente determinando el rendimiento de las plantas. En plantas en sequía se ha encontrado un aumento de la relación C/N, lo que es atribuido a la disminución del contenido de N en las hojas, pues, una tasa de transpiración reducida debido al déficit hídrico reduce la absorción de nutrientes y la eficiencia de su utilización (Saud *et al.* 2014)

#### Análisis de datos

Se realizaron análisis de datos multivariantes, específicamente análisis de componentes principales (PCA) en metaboanalyst.ca. Este análisis se realizó con el fin de ordenar los datos de los valores de los rasgos funcionales de la hoja (variables cuantitativas) y condensarlos en unas pocas variables a través de una identificación de los principales ejes de variación de estos datos. Para el análisis de componentes principales se realizó una transformación logarítmica de los datos para ajustarlos a una distribución normal.

En primera instancia, con el fin de comparar y posicionar a los rasgos de las plantas el Salar de Atacama con los rasgos de otro ecosistema extremo, se realizó un PCA con datos de rasgos foliares (LT, LA, LDMC, SLA, CHL, LNC y C/N) de plantas correspondientes al Salar de Atacama (Silolao (SIL) y Tilopozo (TIL)) y de comunidades de plantas de la zona andina y alto-andina de Chile central: Farellones (1200 y 3600 m s.n.m.).

Posteriormente, se realizó un PCA con datos de rasgos foliares entre las especies de estudio correspondiente a las vegas del Salar de Atacama, del cual para cada especie se obtuvieron los promedios de los valores propios (eigenvalues) en dos ejes (PC1 y PC2). Finalmente, se realizó una prueba de coeficiente de correlación de Spearman con los promedios obtenidos del PCA, tanto para el PC1 como PC2 y la clasificación de la resistencia a la sequía obtenida a partir de distintos parámetros (fluorescencia de la clorofila a, fotosíntesis, crecimiento y supervivencia) evaluados en un trabajo anterior. De esta manera, si los rasgos foliares son buenos indicadores de resistencia a la sequía, se espera que exista una correlación entre los valores de los ejes del PCA con los valores de los parámetros obtenidos anteriormente.

## RESULTADOS

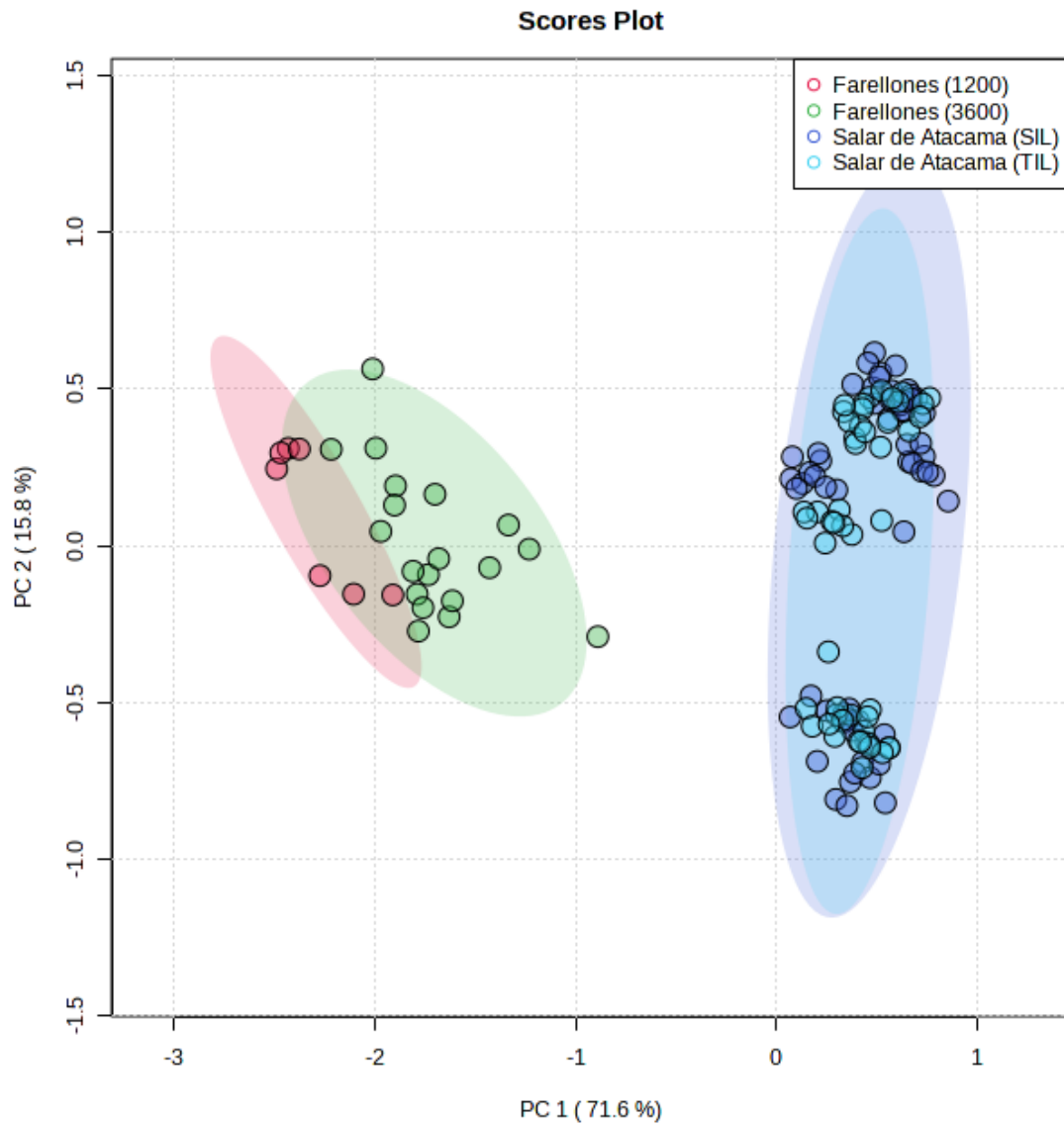
1. Análisis de componentes principales: rasgos funcionales de la hoja correspondientes al Salar de Atacama (Silolao (SIL) y Tilopozo (TIL)) y Farellones (1200 y 3600 m s.n.m.)

En el análisis de componentes principales se observa que el PC1 explicó el 71,6% de la varianza total, mientras que el PC2 el 15,8%, los que en su conjunto explican el 87,4% de la variación observada.

El patrón general del PCA discrimina entre plantas dominantes del Salar de Atacama y las de Farellones ubicándose en posiciones opuestas en el PC1 (Fig. 1).

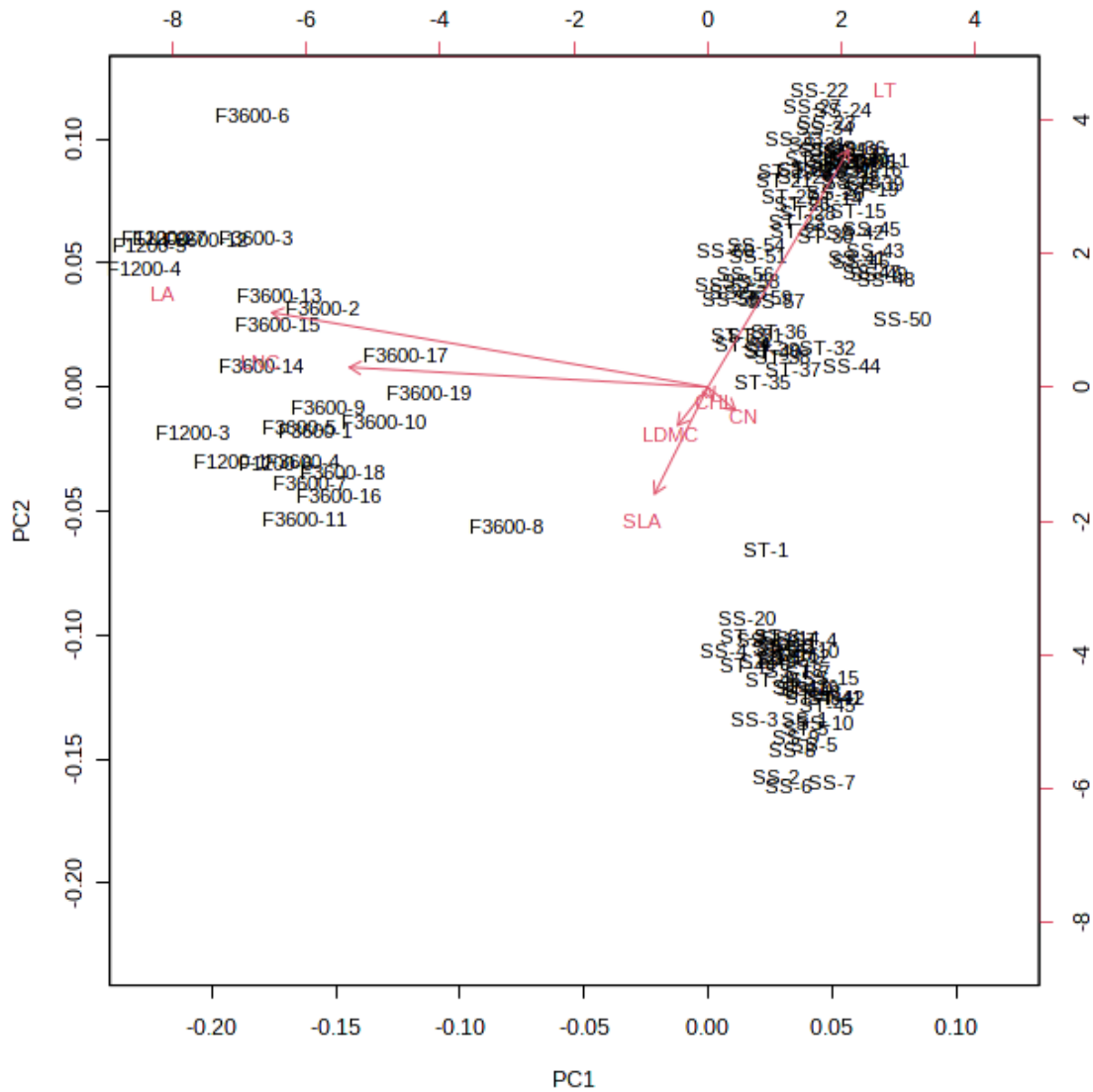
Los rasgos que mayormente explican la variación a lo largo del PC1 son el contenido de nitrógeno foliar (LNC) y el área foliar (LA), mientras que en el PC2 la varianza es explicada principalmente por el grosor de la hoja (LT) y el área específica foliar (SLA). Las plantas del Salar de Atacama presentaron los menores valores de LNC y LA (Fig. 2).

En el caso de la zona del Salar de Atacama, no se observa una distinción de los rasgos funcionales de la hoja entre las especies de los distintos sitios de estudio (Silolao y Tilopozo) (Fig. 1).



**Figura 1** *Score Plot* Análisis de componentes principales de rasgos funcionales de la hoja de especies dominantes de dos zonas y dos sitios de estudios distintos; Farellones (1200 y 3600 m s.n.m.) y Salar de Atacama (Silolao (SIL) y Tilopozo (TIL)).



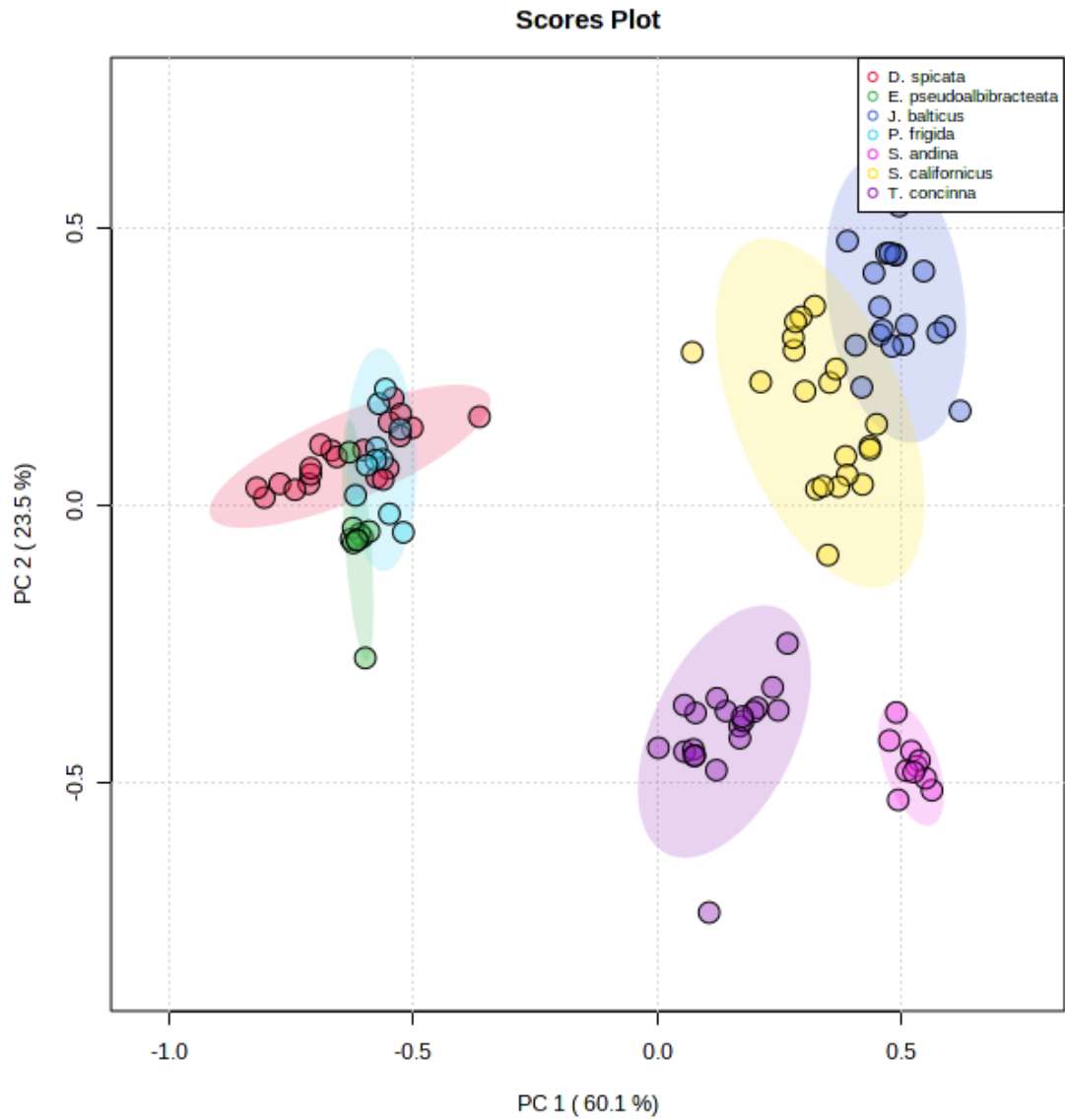


**Figura 2** *Biplot* Análisis de componentes principales de siete rasgos funcionales de la hoja de especies dominantes de dos zonas y dos sitios de estudios distintos; Farellones (1200 y 3600 m s.n.m.) y Salar de Atacama (Silolao y Tilopozo). Acrónimo para las zonas y sitios de estudio: F1200: Farellones (1200 m s.n.m.); F3600: Farellones (3600 m s.n.m.); SS: Salar de Atacama (Silolao); ST: Salar de Atacama (Tilopozo). Acrónimos para rasgos: LT: grosor de la hoja; LA: área foliar; LDMC: contenido de materia seca de la hoja; SLA: área foliar específica; CHL: contenido de clorofila de la hoja; LNC: contenido de nitrógeno foliar; CN: relación carbono/nitrógeno.

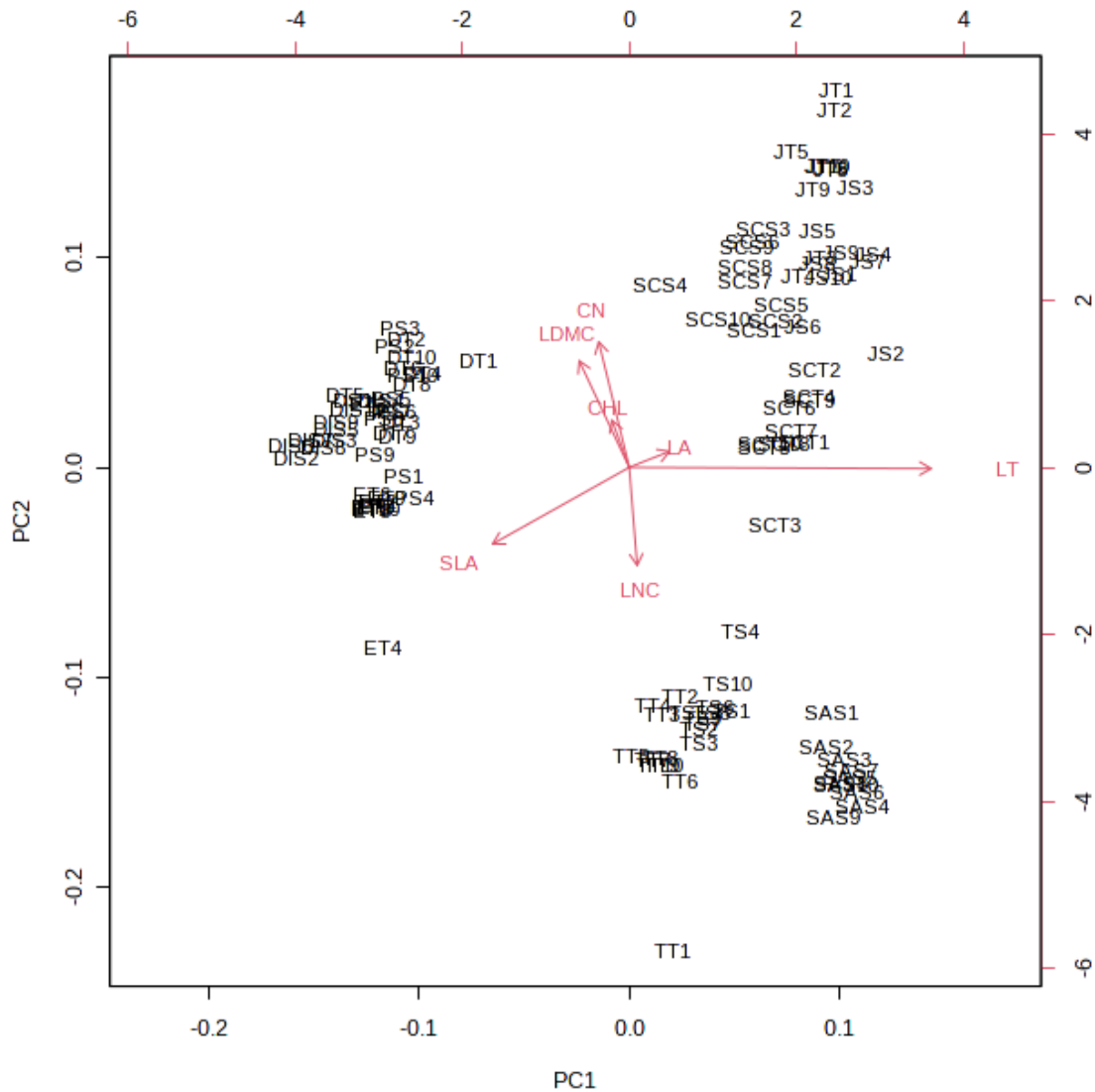
## 2. Análisis de componentes principales: rasgos funcionales de la hoja correspondientes a especies dominantes del Salar de Atacama

En el análisis de componentes principales utilizando sólo las especies del Salar de Atacama, se observa que el PC1 explicó el 60,1% de la varianza total, mientras que el PC2 el 23,5%, obteniendo un total de 83,6% de varianza explicada entre estos dos ejes.

Los rasgos que mayormente explican la variación a lo largo del PC1 es principalmente el grosor de la hoja (LT). *D. spicata*, *E. pseudoalbracteata* y *P. frigida* son las especies con las hojas más delgadas. Los valores que mayormente se relacionan con la variación del eje del PC2 son el contenido de materia seca (LDMC), la relación carbono/nitrógeno (CN) y el contenido de nitrógeno de la hoja (LNC). *T. concinna* y *S. andina* presentan los valores más altos de LNC y los valores más negativos en LDMC, C/N y CHL (Fig. 4).



**Figura 3** *Score Plot* Análisis de componentes principales de rasgos funcionales de la hoja de especies dominantes del Salar de Atacama.



**Figura 4** *Biplot* Análisis de componentes principales para siete especies dominantes del Salar de Atacama y siete rasgos funcionales. Acrónimos para las especies: D: *D. spicata*; E: *E. pseudoalbibrateata*, J: *J. balticus*, P: *P. frigida*; SA: *S. andina*; SC: *S. californicus*; T: *T. concinna*. Acrónimos para rasgos: LT: grosor de la hoja; LA: área foliar; LDMC: contenido de materia seca de la hoja; SLA: área foliar específica; CHL: contenido de clorofila de la hoja; LNC: contenido de nitrógeno foliar; CN: relación carbono/nitrógeno.

### 3. Resistencia a la sequía

A partir de la correlación entre los ejes del PCA y los valores de los parámetros de los que inferimos resistencia a la sequía anteriormente, se obtuvo que no hay una relación significativa para ningún par de variables en la tabla de correlación. Esto es demostrado por los valores del coeficiente de correlación ( $r$ ), los cuales son todos cercanos a 0, mientras que los valores de  $p$ -value son mayores que 0,05 (Tabla 1).

	RII Fluorescencia de la clorofila a (Fv/Fm)		RII Fotosíntesis (A)		RII Crecimiento		Supervivencia (%)	
	$r$	$p$ -value	$r$	$p$ -value	$r$	$p$ -value	$r$	$p$ -value
PC1	0,214	0,602	0,045	0,905	-0,036	0,905	0,091	0,781
PC2	-0,179	0,660	-0,401	0,341	-0,107	0,781	-0,109	0,781

**Tabla 1** Resultados coeficiente de correlación Spearman entre los valores promedios de cada especie del PCA y los valores de RII (Relative interaccion index) de los parámetros considerados anteriormente para evaluar la resistencia a la sequía de cada especie.

## DISCUSIÓN

La diferenciación que se obtuvo entre los rasgos funcionales de la hoja entre dos ecosistemas con climas distintos se debe principalmente a caracteres como el área foliar y contenido de nitrógeno en la hoja, indicando mayores valores de estos rasgos en las plantas del Salar de Atacama. Por lo tanto, de acuerdo con la diferenciación de estos rasgos, las plantas del Salar de Atacama se posicionan con atributos de carácter más conservativas que adquisitivas dentro del espectro económico foliar si lo comparamos con plantas de un ecosistema distinto (Farellones). Esto sugiere que las plantas del Salar de Atacama podrían estar bajo un mayor nivel de estrés hídrico en comparación con las especies de Farellones.

Por un lado, Farellones se encuentra en un ambiente de clima mediterráneo (con veranos muy cálidos y poca lluvia), mientras que el Salar de Atacama existe presencia de agua constante la mayor parte del tiempo debido a cauces, aguas subterráneas y lluvias, principalmente en verano (Squeo *et al.* 2006). Sin embargo, la alta presencia de sal en el ecosistema del Salar de Atacama podría estar limitando la disponibilidad de agua. Por lo tanto, si miramos a escala de ecosistemas, la teoría del espectro económico funciona, lo que es respaldado por la ecología funcional, la cual indica que los rasgos funcionales son indicadores de los mecanismos de respuesta de las especies frente a factores ambientales (Salgado-Negret & Paz 2015).

Cuando observamos el PCA con las especies del Salar de Atacama, se genera la agrupación de las especies en 3 grupos; 1: *P. frigida*, *D. spicata* y *E. pseudoalbibracteata*, 2: *J. balticus* y *S. californicus*, 3: *T. concinna* y *S. andina* (Fig. 3). Esta agrupación es concordante con la similitud morfológica entre las especies de cada grupo designado. Por ejemplo *J. balticus* y *S. californicus* son las especies que indican mayores valores promedios de LDMC y CHL (Fig. 4). Esto tiene sentido, desde el punto de vista en que estas dos especies mencionadas son las que presentan las mayores alturas, lo que se considera como un buen predictor de la biomasa total de las plantas (Chave *et al.* 2005) e influye directamente en la cantidad de C contenida (De Deyn *et al.* 2008; Lavorel & Grigulis 2012) y es

reflejado en los valores obtenidos de contenido de materia seca y los valores de C reflejados en la relación C/N. Sin embargo, aunque parezcan características de especies conservativas, no coinciden con los demás rasgos considerados conservativos. Al analizar rasgo a rasgo en las diferentes especies de estudio es posible observar una descoordinación de los rasgos relacionados con la economía de las hojas, pues, cada especie se comporta de manera distinta (anexo 1). Por ejemplo, *S. andina*, presenta valores altos de LNC, el cual toma sentido con el bajo valor de LDMC y de LT, mostrando rasgos de carácter más adquisitivos que conservativos en comparación con las demás especies de estudio. Sin embargo, a su vez, presenta los valores más bajos de LA y de CHL, lo que contradice la caracterización de esta especie, ya que son valores de rasgos de carácter más conservativo. Por lo tanto, no es posible clasificar a las especies estudiadas como “conservativas” o “adquisitivas”, como lo indica la teoría de la economía de los recursos.

Junto a lo anterior, no existe una diferenciación de los rasgos entre las especies de acuerdo al sitio de estudio. Esto podría estar dado por la presencia de especies en común de los dos sitios de estudio (*D. spicata*, *J. balticus*, *S. californicus* y *T. concinna*), las cuales tendrían una similitud intraespecífica de los rasgos de la hoja. Esta similitud de rasgos estaría explicada debido a que existe una condición ambiental similar en los dos sitios de estudios, pues, una baja diferenciación de los rasgos de respuesta podría darse debido a que las especies están tolerando las mismas condiciones ambientales en donde pueden coexistir (Chase & Leibold 2003). Por lo tanto, los sitios de estudio elegidos en el ecosistema del Salar de Atacama no influyen en la variación de los rasgos funcionales de cada especie.

Finalmente, las correlaciones del eje del PC1 y del PC2 con la clasificación de resistencia a la sequía de las especies de estudio no fueron significativas con ninguno de los parámetros considerados para determinar la resistencia a la sequía (fluorescencia de la clorofila a, fotosíntesis, crecimiento y supervivencia) (anexo 2). De acuerdo con esto, no es posible predecir una resistencia a la sequía a partir de

la evaluación de rasgos foliares considerados en plantas dominantes del Salar de Atacama.

Estos resultados nos indican que los supuestos basados en la teoría del espectro de la economía foliar podrían no ser válido para todos los ecosistemas y para estrés específicos. Esto ha sido discutido con anterioridad por otros investigadores, como por ejemplo Wright y Sutton (2012), quienes indicaron que, dada una baja variabilidad y rangos estrechos de los rasgos en las comunidades locales, las correlaciones entre los rasgos de las hojas podrían ser más débiles. Considerando esto para futuras investigaciones, hay que tomar en cuenta que la economía de las plantas podría no sólo reflejarse a nivel de hoja, por lo que sería útil tomar en consideración una evaluación adicional de rasgos funcionales de diferentes órganos de la planta (hoja, tallo y raíz). Esto debido a que cada órgano de la planta aporta información relevante para comprender el funcionamiento de ésta dentro de su entorno y cómo estas se clasifican a lo largo de los distintos gradientes ambientales (Laughlin 2013). Por ejemplo, específicamente se podría considerar evaluar de forma paralela los rasgos de las hojas y de las raíces, debido a que los rasgos de las raíces pueden tener efectos más directos en el ecosistema (Butterfield & Suding, 2013) y podrían explicar desde otro punto de vista los efectos del ambiente o de algún tipo de estrés que enfrentan las especies vegetales, pudiendo respaldar los rasgos foliares.



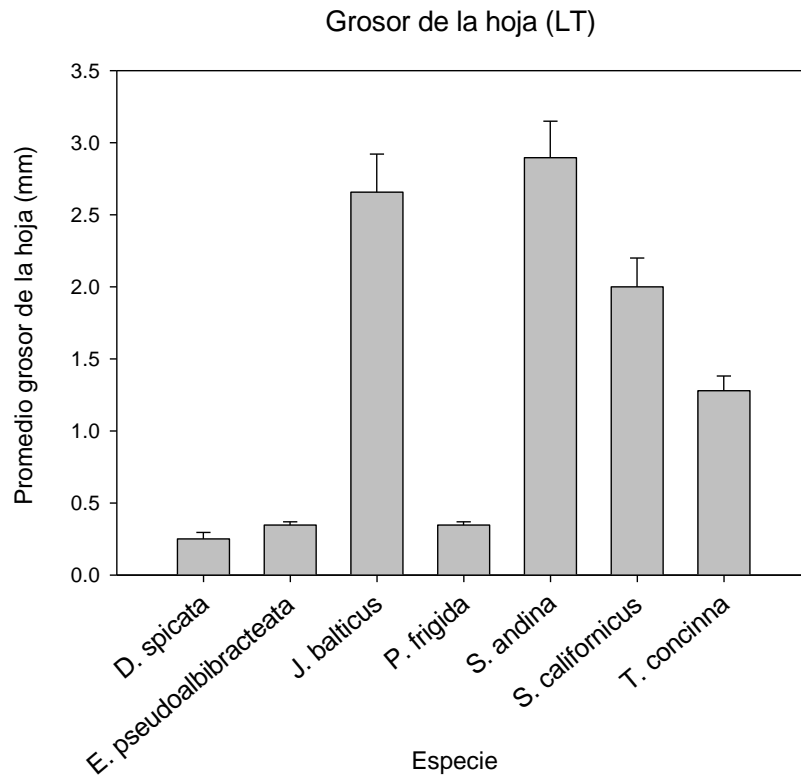
## **CONCLUSIONES**

En este trabajo se evaluó si los rasgos foliares asociados al espectro económico foliar podrían predecir la capacidad de resistencia a la sequía en especies vegetales dominantes de las vegas del Salar de Atacama. De esto se obtuvo que el funcionamiento de la teoría del espectro económico foliar es dependiente de la escala poblacional y ambiental.

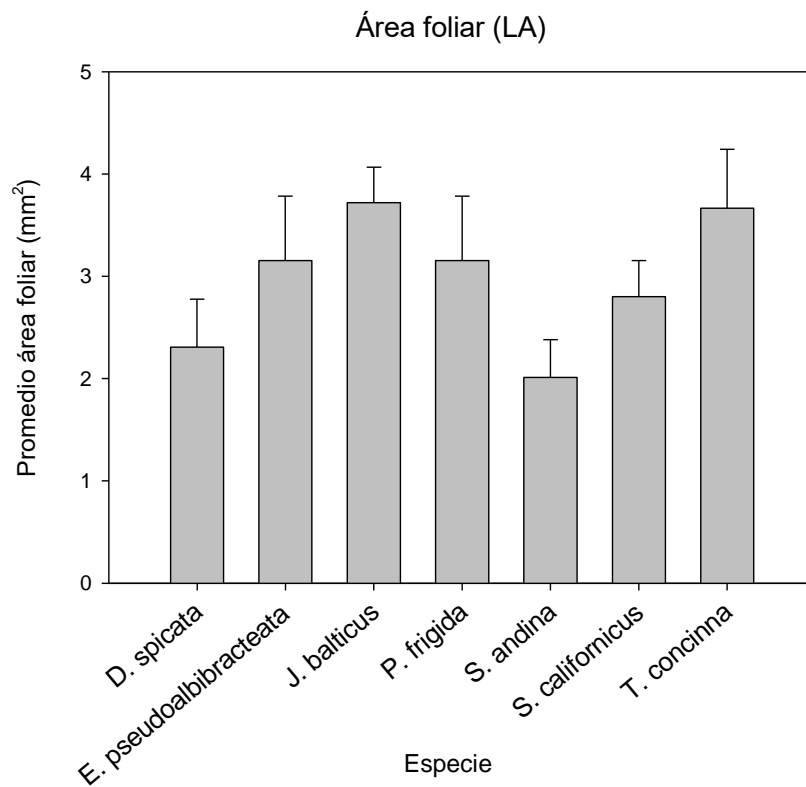
Además, no se encontró una concordancia entre la clasificación de las especies respecto a la resistencia a la sequía y los valores de los rasgos en el análisis de componentes principales. Junto con esto, se observó una descoordinación de los datos de los rasgos de cada una de las especies, por lo que no se pudo catalogar a las especies dominantes del Salar de Atacama como “adquisitivas” o “conservativas”, rechazando la hipótesis. Por lo tanto, los rasgos funcionales de la hoja de especies dominantes del Salar de Atacama no se relacionan con su grado de resistencia a la sequía.

**Anexo 1.** Gráficos de barras para promedios de los rasgos foliares evaluados de cada especie de estudio.

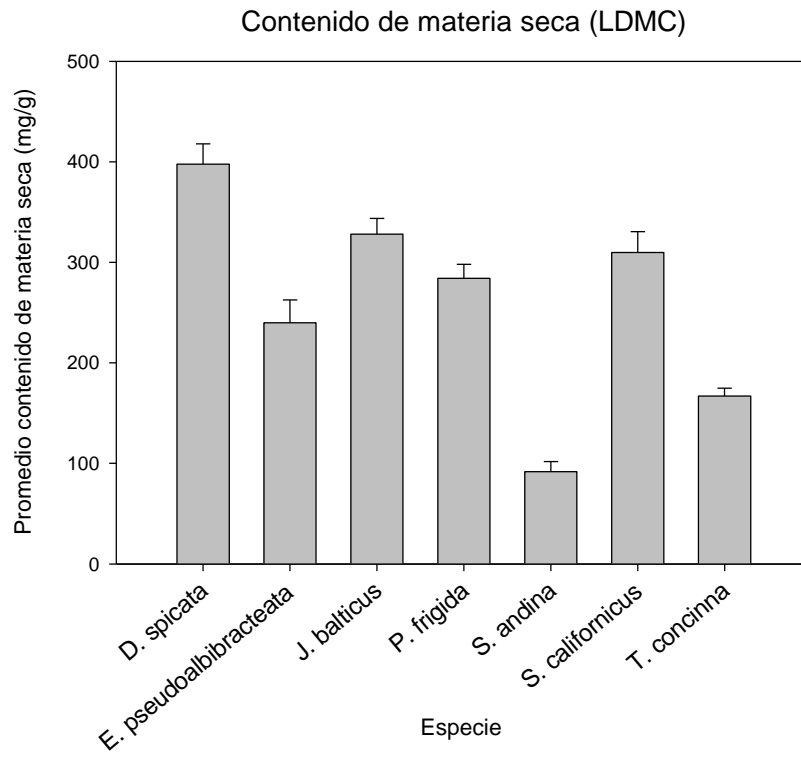
**(A)**



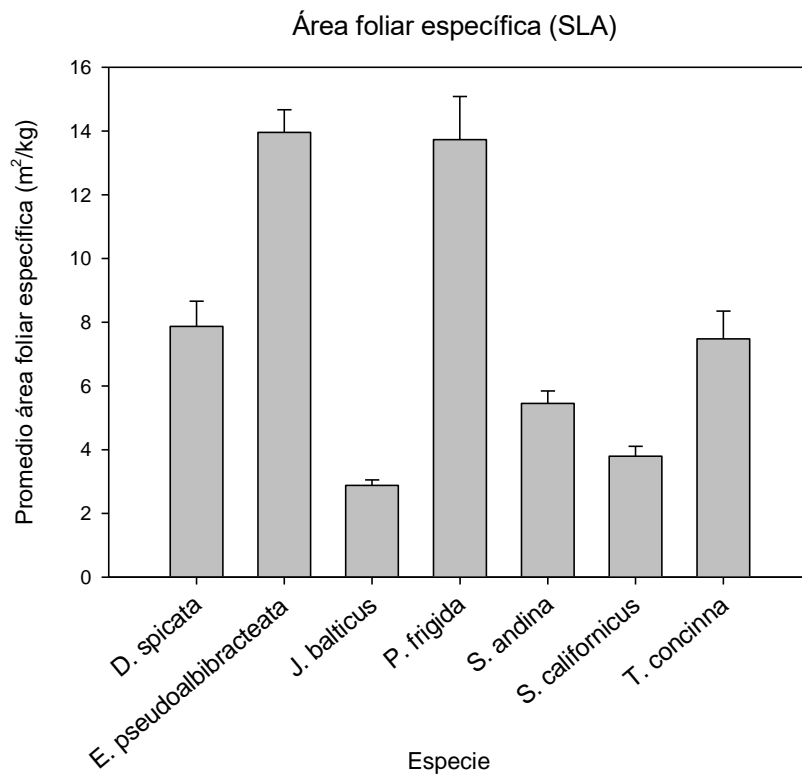
**(B)**



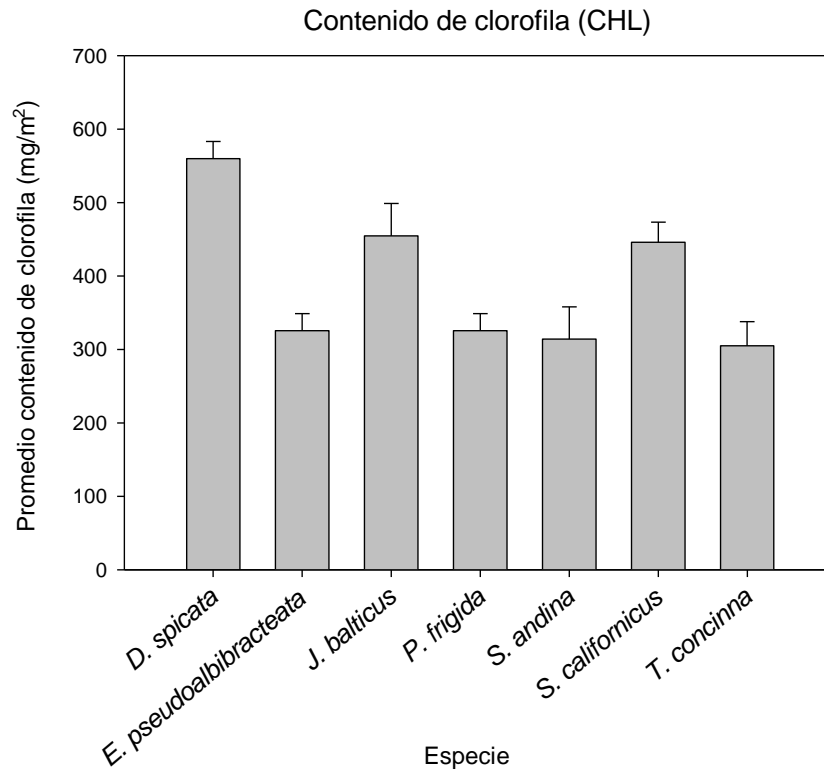
(C)



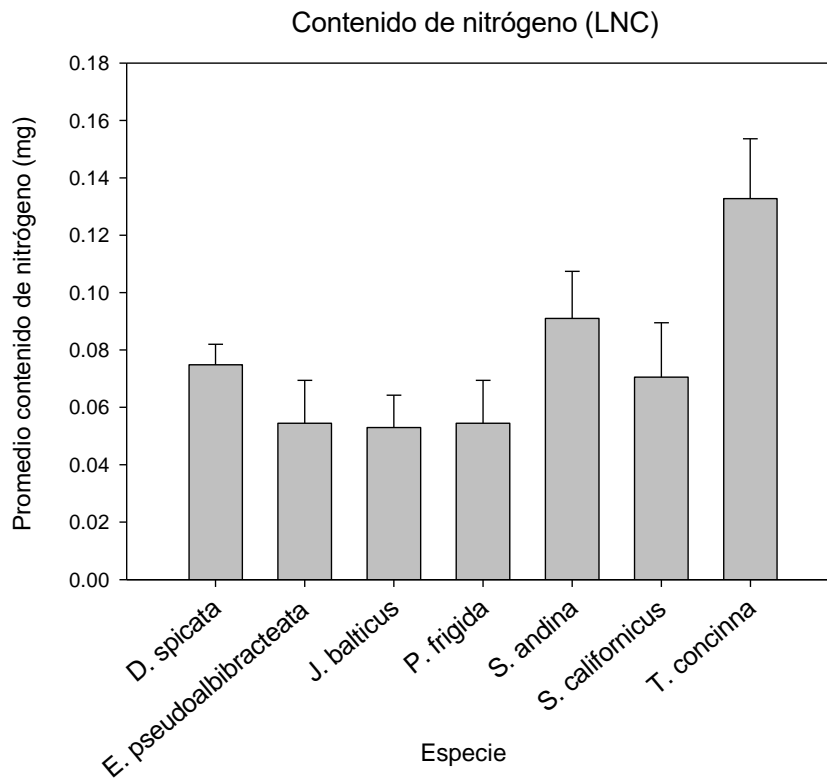
(D)



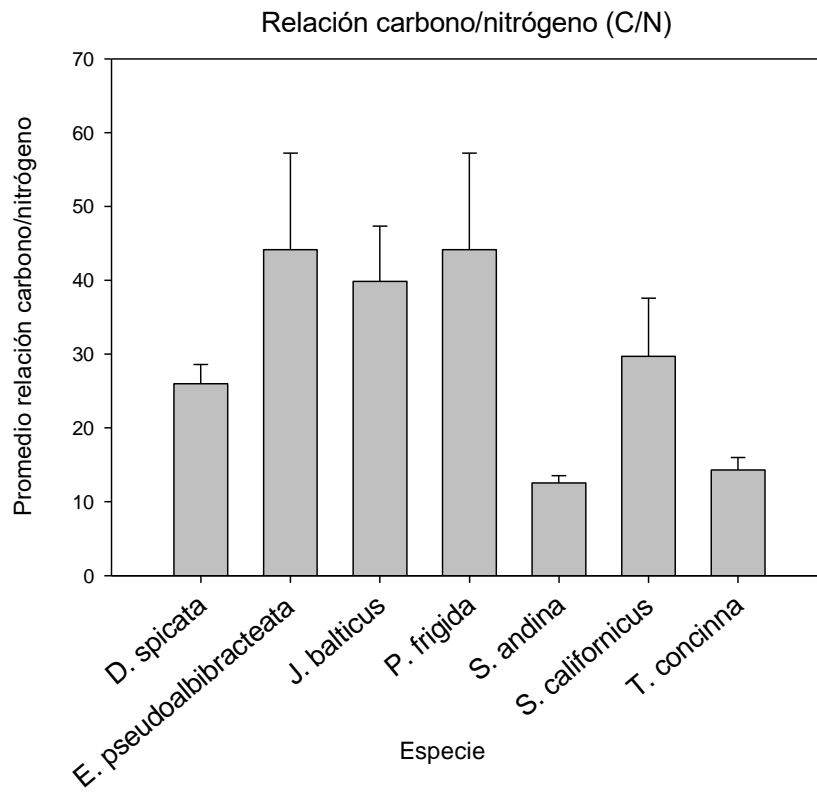
(E)



(F)

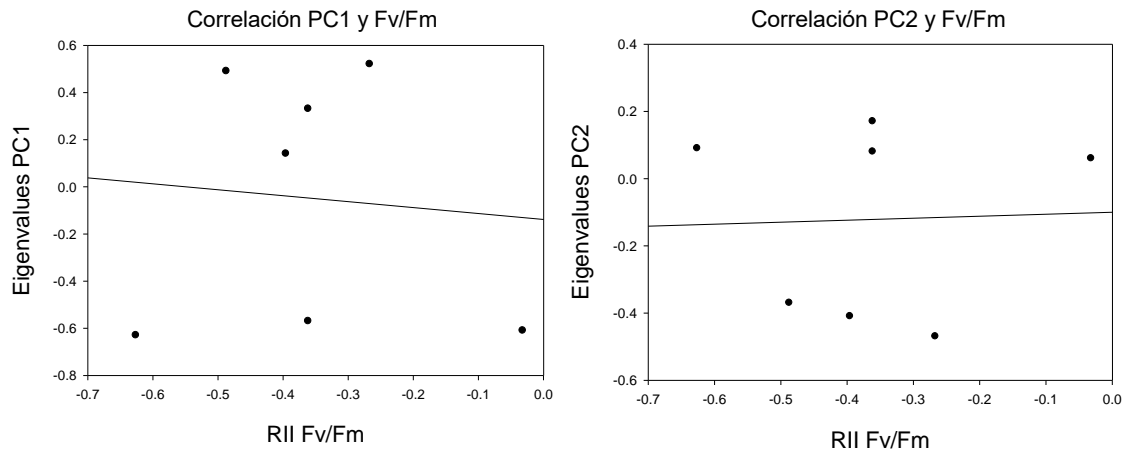


(G)

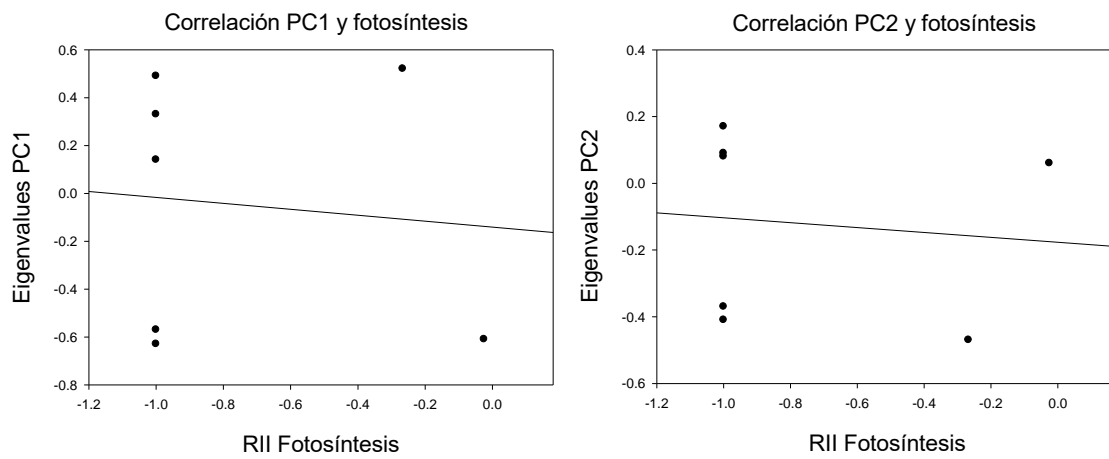


**Anexo 2.** Gráficos de correlación correspondientes a los ejes del PCA (PC1 y PC2) y parámetros de resistencia a la sequía.

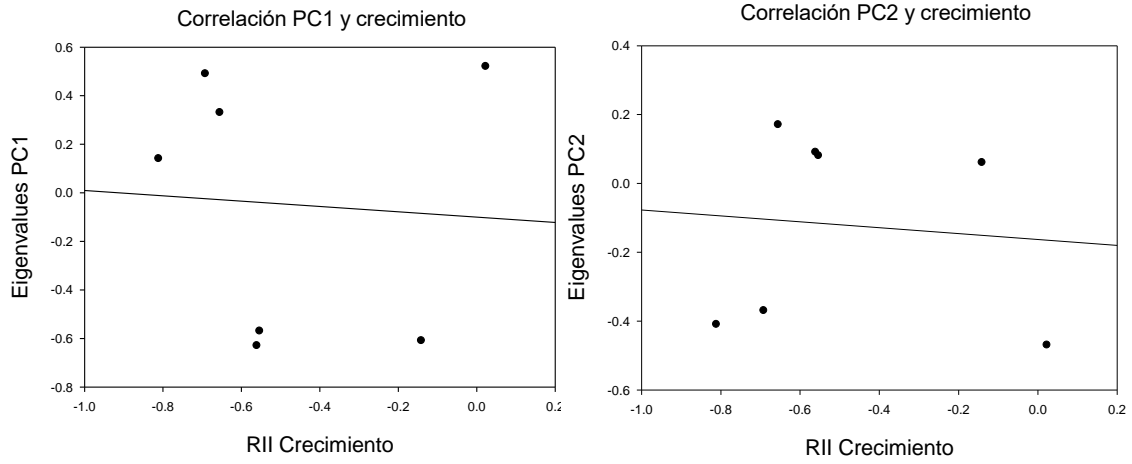
**(A)**



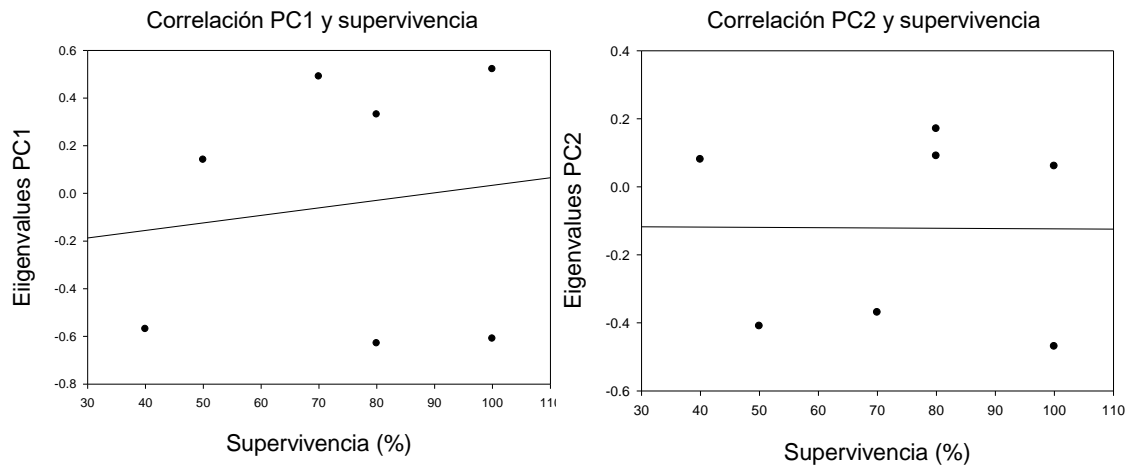
**(B)**



(C)



(D)



## LITERATURA CITADA

AHUMADA, M. & FAÚNDEZ, Y. 2001. Guía Descriptiva de las Praderas Naturales de Chile. DEPROREN, SAG. Ministerio de Agricultura de Chile. Santiago, Chile. 98 pp.

AHUMADA, M. & FAÚNDEZ, Y. 2009. Guía descriptiva de los sistemas vegetacionales azonales hídricos terrestres de la ecorregión altiplánica (SVAHT). Ministerio de Agricultura de Chile, Servicio Agrícola y Ganadero. Santiago, Chile. 118 pp.

ALONSO, H. & RISACHER F. 1996. Geoquímica del Salar de Atacama, parte 1: origen de los componentes y balance salino. Revista Geológica de Chile 23(2): 113-122.

AMAKÁIK. 2018. Proyecto CORFO Estudio de un Modelo Conceptual Ecológico para la cuenca del Salar de Atacama. Informe 2: Definición, selección y justificación de componentes principales y/o variables influyentes a considerar en la formulación del Modelo Conceptual Ecológico de la Cuenca del Salar de Atacama.

BOELCKE, O. 1957. Comunidades herbáceas del norte de la Patagonia y sus relaciones con la ganadería. Revista Invest. Agric. Vol 11: 5-98.

BUCHELI, P. 2012. Evaluación de los rasgos funcionales radiculares de especies arbóreas en sistemas silvopastoriles en relación con el contenido de humedad del suelo en Rivas, Nicaragua (No. Thesis B919). CATIE, Turrialba (Costa Rica).

BUTTERFIELD, B. J. & SUDING, K. N. 2013. Single-trait functional indices outperform multi-trait índices in linking environmental gradients and ecosystem services in a complex landscape. Journal of Ecology. Vol 101: 9-17.

CARDINALE, B. SRIVASTAVA, D. DUFFY, J., WRIGHT, J. DOWNING, A. SANKARAN, M., JOUSEAU, C., CADOTTE, M. CARROLL, I., WEIS, J., HECTOR, A. & LOREAU, M. 2009. Effects of biodiversity on the functioning of ecosystems: A



summary of 164 experimental manipulations of species richness. *Ecology*. Vol 90(3): 854–854.

CASANOVA, F., PLA, L., DI RIENZO, J. & DÍAZ, S. 2011. FDiversity: A software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*. Vol 2: 233–237.

CHASE, J. & LEIBOLD, M. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. *Plant Systematics and Evolution*. Vol 250: 259-262.

CHAVE, J., ANDALO, C., BROWN, S., CAIRNS, M., CHAMBERS, J., FAMUS, D., FÖLSTER, H., FROMARD, F., HIGUCHI, N., KIRA, T., LESCURE, J., NELSON, B., OGAWA, H., PUIG, H., RIÉRA, B. & YAMAKURA, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Ecosystem Ecology* 145:87-99.

DAI, Z., EDWARDS, G. & KU, M. 1992. Control of photosynthesis and stomatal conductance in castor bean by leaf to air vapor pressure deficit. *Plant Physiology*. Vol 99: 1426-1434.

DE DEYN, G., CORNELISSEN, J. & BRADGETT, R. 2008. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*. Vol 11: 516-531.

DÍAZ, S., HODGSON, J., THOMPSON, K., CABIDO, M., CORNELISSEN, J., JALILI, A., MONSERRAT-MARTÍ, G., GRIME, J., ZARRINKAMAR, F., ASRI, Y., BAND, S., BASCONCELO, S., CASTRO, P., FUNES, G., HAMZEHEE, B., KHOSHNEVI, M., PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., PÉREZ-RONTOMÉ, C., SHIRVANY, A. & ZAK, M. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*. Vol 15: 295-304.

DING, L., WANG, K., JIANG, D., BISWAS, H., XU, L. & LI, Y. 2005. Effects of nitrogen deficiency on photosynthetic traits of maize hybrids released in different years. *Annals of Botany*. 9(6), 925-930.

EVANS, J. & SEEMAN, R. 1989. The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: Costs, consequences, and control. *Photosyn Thesis*. 183-205.

FETTER, C. 1994. *Applied hydrogeology*. New York: Robert MacMillan.

FREDEEN, A., GAMON, C. & FIELD, B. 1991. Responses of photosynthesis and carbohydrate partitioning to limitations in nitrogen and water availability in field grown sunflower. *Plant Cell Environment*. Vol 14(5), 963-970.

FONSECA, C., OVERTON, J., COLLINS, B. & WESTOBY, M. 2000. Shifts in trait combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology*. Vol 88: 964–977.

GAJARDO, R. 1994. *La Vegetación Natural de Chile, Clasificación y distribución Geográfica*. Editorial Universitaria. Santiago. Chile. 165 pp.

GARNIER, E., SHIPLEY, B., ROUMET, C. & LAURENT, G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*. Vol 15: 688-695.

GARNIER, E. & NAVAS, M. 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology; concepts, methods, and applications for agroecology. *Agronomy for Sustainable Development*. Vol 32: 365-399.

GILLISON, A. 2013. *Vegetation Ecology*. Second Edition, 347-386.

GRAMMATIKOPOULOS, G. & MANETAS, Y. 1994. Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance. *Canadian Journal of Botany*. Vol 72: 1805-1811.

HALL, A. & SHULTZ, E. 1980. Stomatal response to environment and a possible interrelation between stomatal effect on transpiration and CO<sub>2</sub> assimilation. *Plant Cell Environment*. Vol 3: 467-474.

HSIAO, T. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiology*. Vol 24: 519-570.

JONES, H. 1980. Interaction and integration of adaptive responses to water stress: the implications of an unpredictable environment, New York: In *Adaptation of plant to water and High Temperature stress* (Ed.by N.C Turner & P.J. Kramer). Wiley. 19(3), 353-365.

KHADEM, S., GALAVI, M., RAMRODI, M., MOUSAVI, S., ROUSTA, M. & REZYANI-MOGHADAM, P. 2010. Effect of animal manure and superabsorbent polymer on corn leaf relative water content, cell membrane stability and leaf chlorophyll 705 content under dry condition. *Australian Journal of crop Science*. Vol 4(8), 642-647.

KÖRNER, C. 1999. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Editorial Springer, 360 pp.

LAMBERS, H. & OLIVEIRA, R. 2019. *Plant Physiological Ecology*. Third Edition. Editorial Springer. 736 pp.

LAUGHLIN, D. 2013. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *Journal of Ecology*. Vol 102(1): 186-193.

LAVOREL, S. & GRIGULIS, K. 2012. How fundamental plant functional traits relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology*. Vol 100: 128-140.

LÁZARO, J. 1993. *Flora del valle de Lerma: Juncaceae*. Aportes botánicos de Salta. Ser. Flora 1: N°27.

LORANGER, J. & SHIPLEY, B. 2010. Interspecific covariation between stomatal density and other functional leaf traits in a local flora. *Botany*. Vol 88: 30-38.

MARÉCHAUX, I., SAINT-ANDRÉ, L. BARTLETT, M., SACK, L. & CHAVE, J. 2019. Leaf drought tolerance cannot be inferred from classic leaf traits in a tropical rainforest. *Journal of Ecology*. Vol 108: 1030-1045.

MATESANZ, S., GIANOLI, E. & VALLADARES, F. 2010. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences. The Year in Evolutionary Biology*. Vol 2:35-55.

MOKANY, K., FERRIER, S., CONNOLLY, S., DUNSTAN, P., FULTON, E., HARFOOT, M., HARWOOD, T., RICHARDSON, A., ROXBURGH, S., SHARLEMANN, J., TITTENSOR, D., WESCOTT, S. & WINTLE, B. 2016. Integrating modelling of biodiversity composition and ecosystem function. *Oikos*. Vol 125: 10-19.

MORGAN, J. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiology*. Vol 35: 299-319.

MUÑOZ, P., ORTIZ, C., MARDONEZ, L. & VIDTS, P. 2004. Funcionamiento hidrogeológico del acuífero del núcleo del Salar de Atacama, Chile. *Ingeniería hidráulica en México*. Vol XIX nº3: 69-81.

NAVEA, C., TERRAZAS, T., DELGADO, A. & RAMÍREZ, P. 2002. Foliar response of wild and cultivated *Phaseolus vulgaris* L. to water stress. *Genetic Resources and Crop Evolution*. Vol 49: 125-132.

NELSON, D. & COX, M. 2000. *Lehninger Principios de Bioquímica*. 3a edición. Omega, Barcelona. 1264 pp.

NICORA, E. 1999. Sinopsis de las especies del género *Puccinellia* (Poaceae, Pooideae, Poaeae) de Argentina, Bolivia, Chile y Uruguay. *Darwiniana* 37(3-4): 301-314.

PABÓN, G., RODÉS, R., PÉREZ, L., VÁSQUEZ, L. & ORTEGA, E. Relaciones morfológicas en *Schoenoplectus californicus* (Cyperaceae) en lagos alto-andinos de Ecuador. *Revista del Jardín Botánico Nacional*. Vol 40: 109-119.

PANDEY, R. & SINGH, R. 2010. Genetic studies for biochemical and quantitative characters in grain amaranth (*Amaranthushypochondriacus* L.). *Plant Omics Journal*. Vol 3(4), 129-134.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., DÍAZ, S., GARNIER, E., LAVOREL, S., POORTER, H., JAUREGUIBERRY, P., BRET-HARTE, M., CORNWELL, W., CREINE, J., GURVICH, D., URCELAY, C., VENEKLAAS, E., REICH, P., POORTER, L., WRIGHT, I., RAY, P., ENRICO, L., PAUSAS, J., DE VOS, A., BUCHMANN, N.,

FUNES, G., QUÉRTIER, F., HODGSON, J., THOMPSON, K., MORGAN, H., STEEGE, H., VAN DER HEJIDEN, M., SACK, L. BLONDER, B., POSCHLOD, P., VAIERETTI, M., CONTI, G., STAVES, A., AQUINO, S. & CORNELISSEN, J. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. CSIRO. Vol 61: 167–234.

POORTER, H., NIINEMETS, U., POORTER, L., WRIGHT, I & VILLAR, R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *NewPhytologist*. Vol 182: 565–588.

RAMÍREZ, C., SAN MARTÍN, C., CONTRERAS, D. & SAN MARTIN, J. 1991. Composición química y contenido energético en halófitos de marismas del Centro-Sur de Chile. *Ciencia e investigación Agraria*. Vol 18: 3-11.

REICH, P., WRIGHT, I., CAVENDER-BARES, J., CRAINE, J., OLEKSYN, J., WESTOBY, M. & WALTERS, M. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal Plant Sciences*. Vol 164: 143-164.

REICH, P. 2014. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*. Vol 102: 275-301.

RODRÍGUEZ, R., MARTICORENA, C., ALARCÓN, D., BAEZA, C., CAVIERES, L., FINO, V., FUENTES, N., KIESSLING, A., MIHOC, M., PAUCHARD, A., RUIZ, E., SÁNCHEZ, P. & MARTICORENA, A. 2018. Catálogo de las plantas vasculares de Chile. *Gayana Botanica*. Vol 75(1): 1-430.

RZEDOWSKI, G. & RZEDOWSKI, J. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. 1a. ed. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro (Michoacán), 1406 pp.

SALGRADO-NEGRET, B. & PAZ, H. 2015. La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones: escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. Colombia. 236 pp.

SAUD, S., LI, C., CHEN, Y., ZHANG, L., FAHAD, S., HUSSAIN, S., SADIG, A. & CHEN, Y. 2014. Silicon application increases drought tolerance of Kentucky Bluegrass by improving plant water relations and morphophysiological functions. *The Scientific World Journal*. Vol. 2014. 10pp.

SQUEO, F., WARNER, B., ARAVENA, R. & ESPINOZA, D. 2006. Bofedales: high altitude peatlands of the central Andes. *Revista Chilena de Historia Natural*. Vol 79:245-255.

TAIZ, L. & ZEIGER, E. 2006. *Plant Physiology*. 4th ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 650 pp.

TARDIEU, F. 2005. Plant tolerance to water deficit: physical limits and possibilities for progress tolerance des plantes aux déficits hydriques: limites physiques et possibilités de progrès. Elsevier. Vol 337: 57-67.

TEILLIER, S. 1998. Flora y vegetación alto-andina del área de Collaguasi-Salar de Coposa, Andes del norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. Vol. 71: 313-329.

TEJEDA, I., CIENFUEGOS, R., MUÑOZ, J. & DURÁN, M. 2003. Numerical modeling of saline intrusion in the Salar de Atacama. *Journal of hydrologic engineering of ASCE*. Vol 8, 25-34.

VAIERETTI, M., DIAZ, S., VILE, D. & GARNIER, E. 2007. Two measurement methods of leaf dry matter content produce similar results in a broad range of species. *Annals of botany*. Vol 99: 955-958.

VAN RENSBURG, L. KRUGER, G. & KRUGER, H. 1993. Assessing the drought-resistance adaptive advantage of some anatomical and physiological features in *Nicotiana tabacum*. *Canadian Journal of Botany*. Vol 72:1445-1454.

VIOLLE, C., NAVAS, M, VILE, D., KAZAKOU, E., GORTUNEL, C., HUMMEL, I., GARNIER, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*. Vol 116: 882-892.

WIGLEY, J., SLINGSBY, A., DÍAZ, S., BOND, J., FRITZ, H. & COETSSEE, C. 2016. Leaf traits of African woody savanna species across climate and soil fertility gradients: evidence for conservative versus acquisitive resource use strategies. *Journal of Ecology*. Vol 104: 1357-1369.

WRIGHT, I., REICH, P., WESTOBY, M., ACKERLY, D., BARUCH, Z., BONGERS, F., CAVENDER-BARES, J., CORNELISSEN, J., DIEMER, M., FLEXAS, J., GARNIER., E., GROOM, P., GULIAS, J., HIKOSAKA, K., LAMONT, B., LEE, T., LEE, W., LUSK, C. & VILLAR R. 2004. The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*. Vol 428: 821-827.

WRIGHT, J. & SUTTON-GRIER, A. 2012. Does the leaf economic spectrum hold within local species pools across varying environmental conditions? *Functional Ecology*. Vol 26: 1390-1398.

YASAR, F., UZAL, O & OZPAY, T. 2010. Changes of the lipid peroxidation and chlorophyll amount of green bean genotypes under drought stress. *African Journal of Agricultural Research*. Vol 5: 2705-2709.