

00376
4
2g!



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

División de Estudios de Posgrado

RELACIONES VEGETACION-MEDIO AMBIENTE Y MORFOLOGIA FUNCIONAL
DE *Larrea tridentata* EN EL SUR DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE

T E S I S

Que para obtener el grado Académico de

MAESTRO EN CIENCIAS

(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)

P r e s e n t a :

PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA

Director de Tesis: M. en C. José Alejandro Zavala Hurtado

México, D. F.

1994

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE(*)

INTRODUCCION GENERAL..... 1-6

CAPITULO I

RELACIONES VEGETACION-MEDIO AMBIENTE EN EL SUR DEL DESIERTO
CHIHUAHUENSE..... 1-29

CAPITULO II

FOLIOLE MOVEMENT AND CANOPY ARCHITECTURE OF Larrea tridentata
(DC.) Cov. IN MEXICAN DESERTS..... 83-89

CAPITULO III

MOVIMIENTO FOLIAR EN Larrea tridentata (SESSE & MOC. Ex DC.)
Cov. EN RELACION A LA SEQUIA Y LA EDAD DE LA HOJA..... 15-21

CONCLUSION Y DISCUSION GENERAL..... 1-8

AGRADECIMIENTOS..... I

(*) La numeración de cada uno de los apartados del trabajo es totalmente independiente ya que fué muy complicado conciliar la paginación de los artículos publicados (CAPITULO II y III) con el resto de los apartados.

INTRODUCCION GENERAL

INTRODUCCION GENERAL

El campo de estudio de la Ecología Vegetal que más auge ha cobrado, desde lo planteado por Ernest Haeckel, es el de las relaciones entre las plantas y el ambiente. La manera de abordar estas relaciones involucra enfoques muy diferentes; ecofisiológico, autoecológico, comunitario (sinecológico), fitogeográfico, etc. Es evidente que los diferentes enfoques responden a diferentes preguntas debido a la naturaleza de los planteamientos. Dos de las preguntas más importantes son: 1. ¿cómo influye el ambiente en las comunidades vegetales?, y 2. ¿cómo enfrentan las plantas las particularidades y variaciones de un ambiente específico?.

La primer pregunta intenta elucidar la relación que existe entre la variación espacial en la estructura de la vegetación y las variaciones propias del medioambiente. Por otro lado, la segunda pregunta, desde el enfoque autoecológico o ecofisiológico, pretende averiguar de qué modo los individuos enfrentan al ambiente, esto es, cuáles son las estrategias seguidas por las plantas que les permiten enfrentar y regular las variaciones medio ambientales específicas presentes en su hábitat natural. Las cuestiones anteriores, de por sí interesantes, llaman mucho la atención al ser planteadas para el caso específico de las zonas áridas y semiáridas. El interés radica en estudiar como las plantas de estas zonas enfrentan condiciones extremas como la escasa precipitación y las altas temperaturas diurnas, y que a pesar de esto, por lo menos en México, son regiones que albergan una sorprendente diversidad biológica.

Las zonas áridas se definen como aquellas regiones donde la

evaporación potencial excede por mucho a las precipitación que reciben anualmente (Noy-Meir, 1973), además de recibir una fuerte insolación. Esta difícil condición ambiental, sumada a otras que tienen que ver con aspectos edáficos (salinidad y baja retención de la humedad) y geomorfológicos, hacen que la vegetación de las zonas áridas y sus componentes tengan un aspecto y funcionamiento muy característico. Al igual que la vegetación de otros ecosistemas, la estructura, composición, diversidad, espectro de formas de vida, funcionamiento y comportamiento de los elementos de la flora xerófila ha sido resultado del largo proceso de adaptación y conformación de las comunidades a través del tiempo en un medio altamente selectivo. Las mismas condiciones adversas, en donde el estrés hídrico es lo más relevante, han desencadenado procesos selectivos y adaptativos en las poblaciones de plantas, dando lugar a formas de vida complejas, especializadas y singulares.

El papel sobresaliente que desempeña el agua en la flora de las zonas áridas y semiáridas no implica asumir al desierto como un ecosistema simple (Noy-Meir, 1981), ni mucho menos ignorar el alto grado de variación de los componentes bióticos y abióticos que exhibe a través del tiempo y el espacio (MacMahon, 1981). Muchas características, como son el microrelieve del suelo y la pedregosidad, pueden modificar la disponibilidad del agua para las plantas, ya sea atenuando o acentuando la escasez de la misma. Por otro lado, las zonas áridas se caracterizan por presentar suelos poco desarrollados y deficientes en contenido de minerales. Sin embargo, a pesar de lo afirmado por Noy-Meir

(1981) y MacMahon (1981), hay que reconocer que la gran mayoría de las clasificaciones para las formas de vida vegetales (Solbrig et al., 1977) y de las mismas plantas del desierto (Gupta, 1979) se han enfocado principalmente a las adaptaciones relacionadas con el déficit de agua.

Las plantas perennes nativas de las zonas áridas presentan dinámicas y comportamientos peculiares tendientes a enfrentar la sequía o aridez de diferentes maneras. Todas las plantas xerófitas perennes que mantienen actividad fotosintética durante los períodos de secas (que, en ocasiones, duran años) son consideradas por su estrategias y comportamiento ante el estrés hídrico como persistentes, es decir, aquellas que padecen o soportan la aridez (Gupta, 1979; Noy-Meir, 1973; Ezcurra y Rodrigues, 1986).

El presente trabajo conjunta tres estudios con el objetivo general de responder a la pregunta: ¿cuáles son las relaciones entre las plantas y el ambiente en el sur del Desierto Chihuahuense?. La manera de abordar la pregunta central de este trabajo involucró dos enfoque distintos que se detallan a continuación.

En el primer capítulo se analizan las relaciones que guardan los tipos de vegetación y el medio ambiente en dos municipios al noreste del Estado de Durango. Las variables ambientales consideradas estuvieron, en su gran mayoría, relacionadas con la geomorfología, el suelo y el microrelieve. Para el manejo de la información se utilizaron métodos estadísticos multivariados (ordenación, clasificación y análisis discriminante). La totalidad del trabajo de campo de dicho estudio fué realizado

durante mi estancia en el Programa de Aprovechamiento de Recursos Naturales (PAIR-UNAM). El proyecto formó parte del Diagnóstico Ecológico-Región Durango (Municipios de San Juan de Guadalupe y General Simón Bolívar ubicados dentro de la Comarca Lagunera) del PAIR. El objetivo de este trabajo dentro del contexto del PAIR fue el de reconocer unidades básicas de vegetación-geomorfología con la finalidad de brindar propuestas de manejo de los recursos naturales de la zona.

Como se puede apreciar, el enfoque de este primer capítulo considera la influencia del ambiente sobre la vegetación. Es decir, qué relación guardan los cambios en la composición y distribución de las comunidades xerófilas y las variaciones físicas propias del paisaje. Hasta aquí el primero de los enfoques para tratar de responder la pregunta central. Ahora, ¿en qué consiste el segundo enfoque? y ¿qué implicaciones tiene?. El segundo enfoque consiste en abordar la pregunta central a nivel individual y para una condición ambiental en específico. Específicamente en considerar la respuesta de Larrea tridentata, especie típica de la vegetación del Desierto Chihuahuense, ante el factor limitante por excelencia de las zonas áridas: el agua. La utilización de los dos enfoques nos permitió, por un lado, apreciar la influencia importante que ejercen los rasgos geomorfológicos a nivel de la vegetación, y por otro, el efecto directo que ejerce el agua a nivel del individuo. Además, permitió contrastar el efecto de algunos factores ambientales que tienen mayor influencia a nivel de la comunidad con aquellos que inciden directamente a nivel de individuo.

Los estudios correspondientes al segundo capítulo consistieron en resultados de observaciones y experimentos de campo del movimiento foliar y arquitectura del dosel de Larrea tridentata como adaptaciones importantes para enfrentar la aridez. Dicho estudio fue realizado en la Reserva de la Biosfera de Mapimí en el Estado de Durango. Larrea tridentata es una de las especies de arbustos perennes más representativas del Desierto Chihuahuense y demás desiertos norte y sudamericanos (ver introducción del Capítulo II y III). La asociación Larrea tridentata-Flourensia cernua ocupa la mayor parte de la superficie del Desierto Chihuahuense, desde Chihuahua y Coahuila hasta Hidalgo (Rzedowski, 1978). L. tridentata es un elemento importante en el contexto comunitario, ya que es la especie dominante de los matorrales micrófilos presentes en el Desierto Chihuahuense. Sin embargo, aunque menos relevante, su presencia también resalta en aquellos matorrales espinosos dominados por Prosopis sp., así como en los matorrales crasicauales y rosetófilos que prosperan en laderas de lomeríos, mesas y sierras.

Por último, en el tercer capítulo, se presentan los resultados del movimiento foliar de Larrea tridentata pero ahora considerando su relación con la edad de la hoja y estatus hídrico del suelo, además de la hora del día ya considerada en el capítulo II. Estos resultados se obtuvieron de plantas en condiciones de invernadero.

Literatura citada

Ezcurrea, E. y V. Rodrigues (1986) Rainfall patterns in Gran Desierto, Sonora, México. *J. Arid Environ.* 10:13-28.

- Gupta, R.K. (1979) Integration. In: D.W. Goodall y R.A. Perry (eds.), Arid-land ecosystems: structure, functioning and management Vol. 2. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 573-606.
- MacMahon, J.A. (1981) Introduction. In: D.W. Goodall y R.A. Perry (eds.), Arid-land ecosystems: structure, functioning and management Vol. 2. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 263-269.
- Noy-Meir, I. (1973) Desert ecosystems: environment and producers. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4:25-51.
- Noy-Meir, I. (1981) Understanding arid ecosystems: the challenge. In: D.W. Goodall y R.A. Perry (eds.), Arid-land ecosystems: structure, functioning and management Vol. 2. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 447-449.
- Rzedowski, J. (1978) Vegetación de México. Limusa. México.
- Solbrig, O.T., M.A. Barbour, J. Cross, G. Goldstein, C.H. Lowe, J. Morello y T.W. Yang (1977) The strategies and community patterns of desert plants. In: G.H. Orians & O.T. Solbrig (eds.), Convergent evolution in warm deserts: examination of strategies and patterns in deserts of Argentina and the United States. Dowden, Hutchinsonson & Ross Inc. pp. 67-100.

CAPITULO I

Relaciones vegetación-medio ambiente en el sur del Desierto Chihuahuense

Pedro Luis Valverde Padilla

Departamento de Biología, División CBS, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Apartado Postal 55-535, 09340 México, D.F., México.

Resumen. El objetivo del presente estudio fue el explorar las relaciones entre el medio ambiente físico y los tipos de vegetación de una zona de la porción sur del Desierto Chihuahuense en el estado de Durango, México. El análisis de la información fue a través de dos vías: con los datos de presencia-ausencia (VPA) y cobertura-abundancia (VCA) de las especies presentes en las 44 muestras obtenidas. La información del medio ambiente está integrada por ocho variables categóricas y siete continuas estimadas para cada una de las muestras. Para cada muestra se determinó su identidad florística cualitativamente a partir de su fisonomía y especies dominantes. El análisis de clasificación de las muestras reveló que existen cuatro grupos que, a grandes rasgos, representan a los tipos de vegetación de la zona: matorral crasicauale, matorral rosetófilo, matorral micrófilo y mezquital. Con los análisis de varianza de los puntajes de ordenación por muestras obtenidos mediante Análisis de Componentes Principales (PCA) se encontró que la variación de la vegetación de la zona está fuertemente correlacionada con cinco de las variables categóricas y tres de las variables continuas. Con las variables ambientales señaladas, se realizó el análisis discriminante, extrayéndose tres funciones que separan claramente a los cuatro tipos de vegetación. A partir de las primeras funciones (>80% de la varianza explicada), se elaboró el mapa de territorios de los tipos de vegetación para un espacio bidimensional. Dichos elementos constituirían un aporte importante en la estimación del tipo de vegetación de cierta localidad de la zona de estudio a partir de la información ambiental necesaria para calcular las funciones discriminantes.

Palabras Clave: Comunidades vegetales del desierto; Tipos de vegetación; Variables categóricas; Variables continuas; Ordenación; Análisis de Varianza; Clasificación; Funciones Discriminantes; Desierto Chihuahuense.

Nomenclatura. González Elizondo, González Elizondo y Herrera Arrieta (1991)

Introducción

La heterogeneidad en la distribución de las comunidades vegetales en el espacio está determinada por las grandes discontinuidades del medio ambiente, las cuales son obvias en los cambios de la composición florística de las comunidades (Kershaw, 1973; Zavala-Hurtado, 1986). Esta discontinuidad ambiental produce diferentes patrones de distribución de la vegetación (Kershaw, 1973). En muchos casos, estos patrones de distribución están reflejados en gradientes ambientales evidentes, en donde, a lo largo de los mismos, la presencia e intensidad de los factores físicos varía, actuando de manera más o menos clara sobre la fisonomía y estructura de las comunidades.

El estudio de las relaciones medio ambiente-vegetación ha sido ampliamente abordado en una lista interminable de trabajos para un número no menos grande de ambientes. Sin embargo, para la zona de interés específica de este trabajo, la porción sur del Desierto Chihuahuense (Durango, México), la lista no es tan amplia (Montaña, 1988). Considerando las tres subdivisiones reconocidas para el desierto Chihuahuense, es decir Trans-Pecos, Mapimí y Salado (Morafka, 1977), Montaña (1990) comenta que la mayor parte de la información publicada al respecto es de la Subdivisión Trans-Pecos, mientras que para las otras dos porciones este tipo de estudios está poco representado.

Con respecto a la subdivisión Mapimí, en donde se localiza el área de estudio, se ha encontrado que la variación florística está estrechamente relacionada con un gradiente ambiental

determinado por las geoformas (Montaña, 1988; Montaña y Greig-Smith, 1990).

El presente estudio aborda la discontinuidades en la distribución espacial de las comunidades vegetales (tipos de vegetación) en la porción sur del desierto Chihuahuense en relación con diversos factores del medio ambiente, haciendo hincapié en aquellos referentes a la geomorfología, a través de un enfoque multivariado. El objetivo final del estudio es el de obtener funciones discriminantes, contruidas a partir de las variables ambientales relevantes, que resulten en modelos estimativos del tipo de vegetación presente en una localidad dada de la zona, con base en la información ambiental que la caracteriza. Dichas funciones representarían herramientas ecológicas prácticas aplicables en los campos de la conservación y planeación en el uso de la vegetación.

Area de estudio

El estudio fué realizado en un área de aproximadamente 5 000 km² que comprende dos municipios del noreste de Durango (norte de México), San Juan de Guadalupe y Simón Bolívar, a los 24°20' y 25°12' N, y 102°30' y 103°30' W (Fig. 1) (PAIR, 1990; INEGI, 1981). La altitud varía entre 1300 m y 2500 m. La zona se caracteriza por un clima semicálido con lluvias de verano; la precipitación media anual es de 386.8 mm, concentrados principalmente en los meses de verano (junio a septiembre); la temperatura media anual es de 20.9°C, siendo el mes de junio el más cálido (García, 1973).

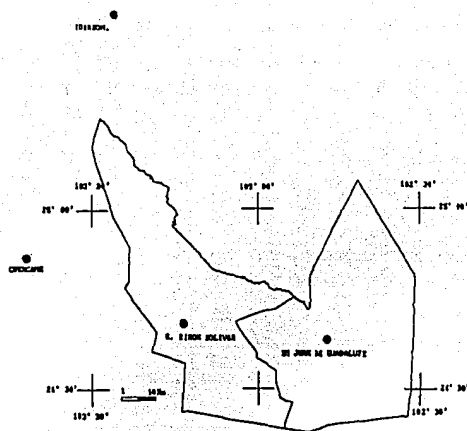


Figura 1. Area de estudio

Dentro de la zona se reconocen siete tipos diferentes de geofomas: 1) valles; 2) planicies con depósitos de aluvión; 3) lomeríos de origen calcáreo; 4) mesetas de origen ígneo; 5) sierras bajas de origen calcáreo; 6) sierras complejas de origen calcáreo; 7) sierras plegadas de origen calcáreo (PAIR, 1991). En la zona se reconocen ampliamente cuatro tipos de vegetación: 1) matorral crasicaule dominado por especies de cactáceas grandes del género Opuntia, principalmente O. leucotricha y O. rastrera; 2) matorral rosetófilo dominado por plantas arrosetadas del género Agave, principalmente A. lechuquilla; 3) matorral micrófilo dominado por arbustos caracterizados por presentar foliolos pequeños dominados por Larrea tridentata, Acacia sp. y Flourensia cernua, entre otras; y 4) mezquital caracterizado por la dominancia del género Prosopis (P. glandulosa) (Rzedowski, 1978).

Métodos

Muestreo de campo

Los puntos de muestreo se eligieron de acuerdo con el método preferencial y estratificado (Matteucci y Colma, 1982) con base en la cartografía de topografía de la zona (PAIR, 1991), esto tuvo la finalidad de abarcar la mayor parte de la heterogeneidad del paisaje y de seleccionar los tipos de hábitat más recurrente en una localidad en particular (Dargie & El Demerdash, 1991).

Las estimaciones de densidad y cobertura de especies vegetales en las unidades de muestreo se realizaron con el método de muestreo a escala logarítmica (log-series survey method) (McAuliffe, 1990a y 1990b). Cada unidad de muestreo tuvo una superficie de 250 m². Para cada una de las muestras de vegetación fué definida su identidad florística (clasificación cualitativa), es decir, a qué tipo de vegetación corresponde, con base en su aspecto fisonómico y especies dominantes.

Se obtuvo un total de 44 muestras conteniendo 130 especies fueron obtenidas. La recolección de datos de campo se realizó durante el segundo semestre de 1990 hasta mediados de 1991.

Conjunto de datos ambientales

Los factores ambientales o de hábitat recabados para cada unidad de muestreo fueron de dos tipos: a) variables categóricas con varios niveles referentes a aspectos geomorfológicos, y b) variables continuas referentes al hábitat y número de especies (Tabla 1).

Tabla 1. Variables ambientales utilizadas para el área de estudio al sur del desierto Chihuahuense.

Variables categóricas	Niveles
(GF) Tipo de geoforma	GF1 Valles GF2 Planicies GF3 Lomeríos GF4 Mesetas GF5 Sierras Bajas GF6 Sierras Complejas GF7 Sierras Plegadas
(RE) microrelieve	RE1 Plano RE2 Casi plano RE3 Levemente ondulado RE4 Ondulado RE5 Fuertemente ondulado RE6 Irregular
(AR) afloramientos rocosos	AR1 Nulos AR2 Escasos AR3 Moderados AR4 Abundantes AR5 Muy abundantes
(PE) pedregosidad	PE1 Sin piedras o muy pocas PE2 Ligeramente pedregoso PE3 Pedregoso PE4 Muy pedregoso PE5 Excesivamente pedregoso
(OS) origen del suelo	OS1 Residual OS2 Aluvial OS3 Coluvial OS4 Aluvial-coluvial
(DE) drenaje externo	DE1 Muy escasamente drenado DE2 Escasamente drenado DE3 Drenado DE4 Muy drenado DE5 Excesivamente drenado
(GE) grado de erosión	GE1 Nula GE2 Leve GE3 Moderada GE4 Fuerte
(TE) tipo de erosión	TE1 Eólica TE2 Hídrica laminar TE3 Hídrica en surco TE4 Hídrica en cárcava

Variables continuas

(PN) pendiente
(VG) porcentaje de superficie del suelo cubierto por vegetación
(HJ) porcentaje de superficie del suelo cubierto por hojarasca
(MF) porcentaje de superficie del suelo cubierto material fino
(GYP) porcentaje de superficie del suelo cubierto por gravas y piedras.
(ROC) porcentaje de superficie del suelo cubierto por rocas
(NS) número de especies presentes.

Análisis de datos florísticos

El análisis de los datos florísticos se realizó a través de dos vías de información: datos de presencia-ausencia (VPA) y datos de cobertura-abundancia (porcentaje total de superficie ocupada por especie, VCA). El objetivo de lo anterior fue comparar la calidad de los dos tipos de información y ver la posibilidad de obtener a partir de ellos un resultado común. Para ambas vías se aplicó un análisis de clasificación por medio del paquete TWINSpan (Hill, 1979), con dos objetivos: 1) comprobar la clasificación cualitativa de las muestras realizada en el campo, y 2) simplificar la información florística y reducirla a unidades o tipos de vegetación más o menos predecibles.

Análisis de las relaciones vegetación-medio ambiente

Para ambas vías (VPA y VCA) se realizó un análisis de componentes principales no centrado con el paquete CANOCO (ter Braak, 1987) con el objetivo de encontrar posibles tendencias de las muestras a lo largo de los ejes de ordenación representando posibles gradientes ambientales.

Los 4 ejes de ordenación por muestras resultantes para cada vía de análisis fueron evaluados como variables de respuesta por medio de análisis de varianza (ANOVA) con el paquete GLIM (Baker & Nelder, 1978), usando las variables ambientales como variables independientes. Esto se hizo con la finalidad de identificar e interpretar los gradientes ambientales implícitos en los ejes de ordenación (componentes principales), seleccionar y simplificar la información ambiental.

Posteriormente, con las unidades o tipos de vegetación obtenidos en la clasificación y la primera selección de los factores ambientales significativos en el ANOVA, se procedió a realizar un análisis discriminante por pasos (SPSS/PC+, Norusis 1988). En esta etapa se realizó la segunda selección de variables. Este análisis se aplicó con el objeto de obtener una interpretación medioambiental de los grupos de clasificación obtenidos para encontrar diferencias entre los factores ambientales medidos dentro de cada uno de los grupos (Ludwig & Reynolds, 1988), en este caso tipos de vegetación. De esta manera fue posible obtener las posibles funciones discriminantes como herramientas de estimación de los tipos de vegetación a partir de la información ambiental necesaria.

Resultados

Clasificación florística

La clasificación de muestras en el programa TWINSpan definió cuatro grupos o tipos de vegetación para ambas vías de análisis (Fig. 2) coincidiendo estrechamente con la clasificación cualitativa realizada en campo. El número de muestras en cada grupo de clasificación fué variable; por tal razón, se calculó el porcentaje de cada tipo de vegetación (es decir, la identidad florística de las muestras determinada en campo) presente en cada uno de los cuatro grupos para de esta manera definir la identidad florística del grupo (Tabla 2). Por lo tanto, el Grupo 1 representa al matorral crasicale cuyas especies indicadoras son Opuntia leucotricha y O. rastrera, asociadas con Bouteloua

gracilis, Dalea sp., Mimosa biuncifera, Acacia constricta, Bursera fagaroides y Phitecelobium sp.. El Grupo 2 representa al matorral rosetófilo cuyas especies indicadoras son Agave lechuguilla y Agave scabra, acompañada de Buddleja marrubiifolia, Agave striata y Leucophylum minus. El Grupo 3 representa al matorral micrófilo dominado por Larrea tridentata, Acacia vernica, Fouquieria splendens, Zinia acerosa, Parthenium incanum, Flourensia cernua y Cordia greggii, acompañadas por Opuntia rufida y O. imbricata. El Grupo 4 representa al mezquital, dominado por Prosopis glandulosa acompañado por Larrea tridentata, Condalia mexicana, Opuntia leptocaulis, Atriplex canescens, Lycium berlandieri y Allionia incarnata, básicamente.

Tabla 2. Matrices de porcentaje de muestras para definir la identidad florística (tipo de vegetación) de los grupos de clasificación. MC=matorral crasicaule, MR=matorral rosetófilo, MM=matorral micrófilo y Mk=mezquital (explicación en texto)

Vía Presencia-Ausencia

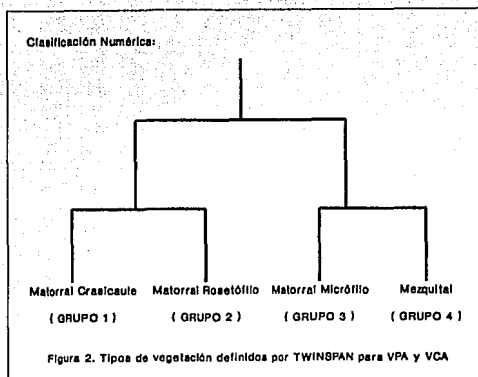
	Porcentajes				Identidad del Grupo
	MC	MR	MM	Mk	
Grupo 1	100	0	0	0	MC
Grupo 2	6	76	18	0	MR
Grupo 3	5	5	80	10	MM
Grupo 4	0	0	0	100	Mk

Vía Cobertura-Abundancia

	Porcentajes				Identidad del Grupo
	MC	MR	MM	Mk	
Grupo 1	71	0	29	0	MC
Grupo 2	0	67	33	0	MR
Grupo 3	8	0	84	8	MM
Grupo 4	0	0	0	100	Mk

Siguiendo la secuencia de los grupos de clasificación definidos por TWINSpan para ambas vías, se aprecia un gradiente de composición florística donde gradualmente cambian las especies dominantes, es decir, de un dominio de craso-rosetófilas hasta un

dominio total de las comunidades de arbustos micrófilos y mezquitales.



Relaciones vegetación-medio ambiente

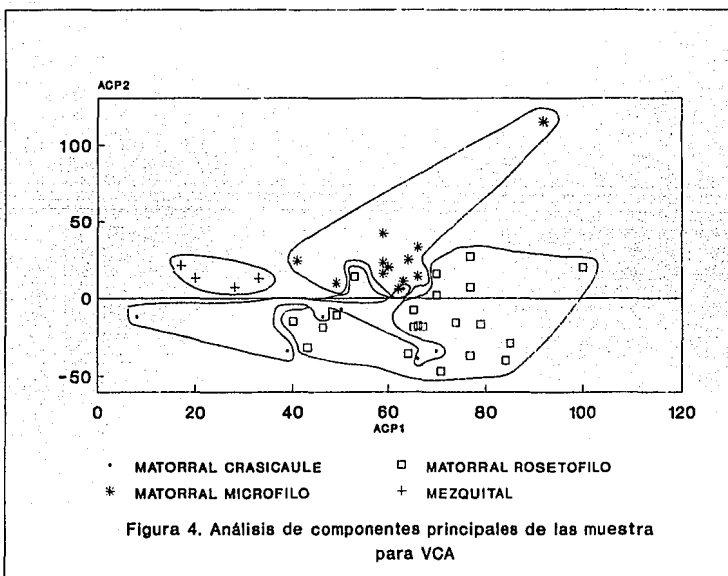
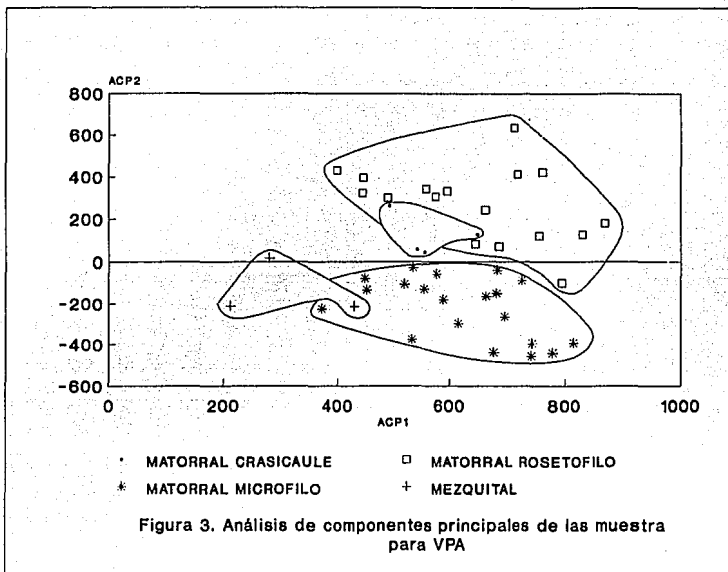
De los cuatro ejes de ordenación (ACP) obtenidos en CANOCO para cada una de las vías de análisis sólo se graficaron los primeros dos componentes principales (ACP1 y ACP2), que explican la mayor parte de la varianza de los datos, para representar la tendencia bidimensional de los tipos de vegetación. Dado que las ordenaciones fueron no centradas, el primer componente principal (ACP1) para ambas vías es claramente asimétrico o unipolar con respecto al resto de los componentes. Esto significa que todas las muestras tienen una proyección positiva en éste y se correlaciona con la frecuencia de las especies (Noy-Meir, 1973). Dagnelie (1960; citado por Noy-Meir, 1973) interpreta al primer eje no centrado como el "factor general", que expresa sólo la abundancia relativa de las especies. De tal manera, el ACP1 es asumido sólo como una representación sintética de la abundancia específica de las muestras.

En el análisis vía presencia-ausencia, la tendencia de las muestras a través del ACP1 (var. exp.= 38%) y ACP2 (var. exp.= 8%) define más claramente los cuatro grupos o tipos de vegetación definidos por TWINSpan (Fig. 3), que en el caso del ACP1 (var. exp.= 39%) y ACP2 (var. exp.=8%) para los datos de cobertura-abundancia (Fig. 4).

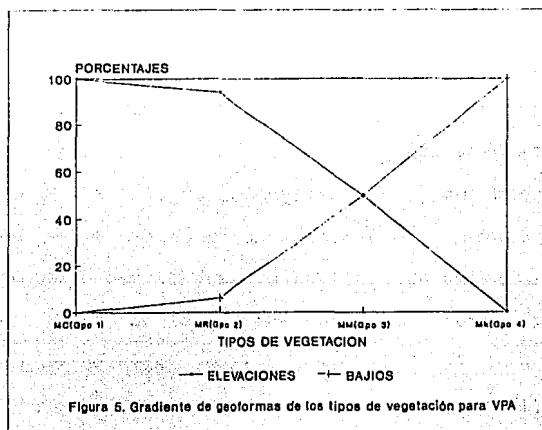
La interpretación ambiental del arreglo de las muestras de vegetación a lo largo de los ejes de ordenación (ACP) fué posible a través del análisis de varianza (ANOVA). Para este caso en particular, se utilizaron los cuatro ACP de ambas vías de análisis con la finalidad de incorporar la mayor parte de la variación de los datos. Los valores de F fueron significativos para un total de ocho variables ambientales (5 categóricas; 3 continuas) evaluadas en alguno de los componentes principales para alguna de ambas vías (Tabla 3). Por no alcanzar valores significativos de F para cualquiera de los ejes de ordenación de cualquiera de ambas vías de información fueron eliminadas las variables: DE, GE, TE, PN, VG, HJ y MF (Tabla 1) en esta primera selección.

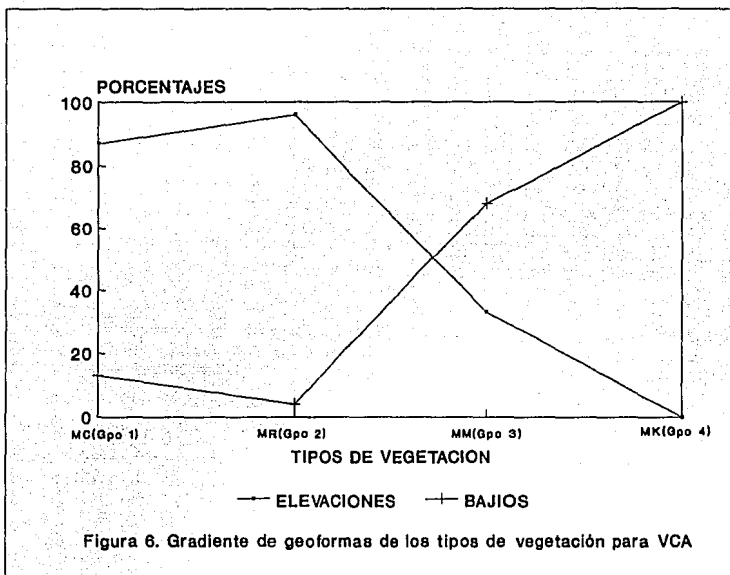
Tabla 3. Variables con valores de F significativos ($p < 0.05$, $r^2 > 0.20$) para alguno de los ejes de ordenación de alguna de las vías de análisis.

Variables Categóricas		VPA			VCA			
		No. de componente						
Tipo de geoforma	(GF)	1	2	3	1	2	3	4
Microrelieve	(RE)	-	2	-	-	-	3	4
Afloramientos rocosos	(AR)	-	-	-	1	-	-	-
Pedregosidad	(PE)	1	-	-	1	2	-	-
Origen del suelo	(OS)	-	-	-	1	2	-	4
Variables Continuas								
% de gravas y piedras	(GYP)	-	-	-	-	2	3	-
% de rocas	(ROC)	-	-	-	-	-	3	-
Número de especies	(NS)	1	-	3	1	-	-	-



Dentro de las variables significativas destaca la variable tipo de geoforma (GF). La evidencia importante en relación con esta variable (GF) es que, bajo el mismo criterio de porcentajes para la asignación de identidad florística a los grupos de clasificación, se estimó el porcentaje de muestras presentes en geoformas de destrucción (elevaciones), es decir, niveles lomeríos (GF3), mesetas (GF4), sierras bajas (GF5), sierras complejas (GF6), y sierras plegadas (GF7), y de formación (bajíos), niveles valles (GF1) y planicies (GF2) para cada grupo de clasificación (Tabla 1). Se encontró que la variación de la vegetación está fuertemente correlacionada con un gradiente ambiental basado en la geoforma (Montaña y Greig-Smith, 1990; Montaña, 1990) para VPA y VCA. Dicho gradiente es claro al observar una tendencia de los matorrales crasicale y rosetófilo a presentarse en las geoformas de elevación hasta estar ausentes en las geoformas de formación, mientras que con el matorral micrófilo y mezquital sucede exactamente lo contrario (Figs. 5 y 6).

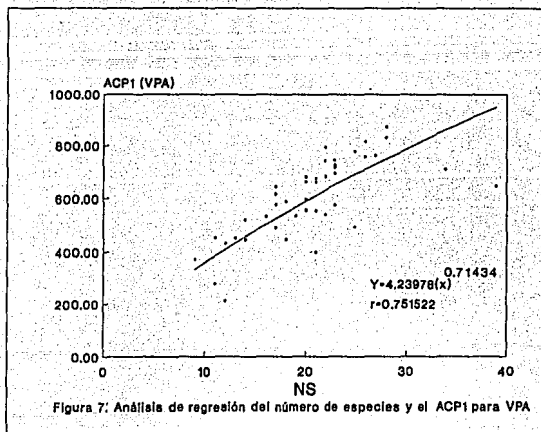
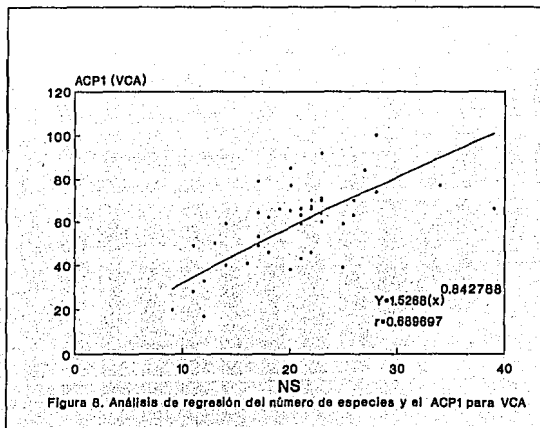




Diversidad

El primer componente (ACP1) para VPA, al igual que el primer componente (ACP1) para VCA, presentaron una alta correlación con la variable NS ($r=0.75$, $P<0.001$ y $r=0.68$, $P<0.001$, respectivamente) (Figs. 7 y 8). Esto equivaldría a afirmar, que dichos ejes representan implícitamente un gradiente de diversidad (Figs. 7 y 8). Considerando que el primer componente para ambas vías de análisis está explicado por siete variables ambientales (Tabla 3), además de número de especies (NS), se interpreta que la diversidad aumenta proporcionalmente con la heterogeneidad del microrelieve (RE), con el aumento en los afloramientos rocosos (AR), con el aumento en la pedregosidad (PE), con la presencia de suelos de origen coluvial (OS3) y residual (OS1) y en las geoformas diferentes de planicies (GF2) y valles (GF1). En otras

palabras, de manera general, la diversidad es mayor en los matorrales crasicaule, rosetófilo y micrófilo que en los mezquitales (Figs. 3 y 4).



Estimación de los tipos de vegetación mediante funciones discriminantes.

Con las ocho variables significativas de acuerdo al ANOVA (Tabla 3) se realizó el análisis discriminante para ambas vías de análisis donde los grupos a discriminar serían los cuatro tipos de vegetación obtenidos en la clasificación numérica.

Se obtuvieron tres funciones discriminantes para cada una de las vías de análisis explicando con ellas el 100% de la variación de los datos con una alta significancia (Tabla 4). Haciendo uso de las primeras 2 funciones discriminantes (varianza explicada > 80%) y los centroides de cada grupo (Tabla 5) es posible representar el arreglo de los tipos de vegetación en un espacio bidimensional para cada vía de análisis (Figs. 9 y 10). Dicha representación bidimensional representaría el 87.99% de la variación total explicada para VPA y 80.92% para VCA. De esta forma, sólo restaría representar esto de manera tridimensional al incluir la tercera función para explicar el resto de la varianza (12.01% y 19.08% para VPA y VCA, respectivamente).

Tabla 4. Atributos estadísticos de las tres funciones discriminantes obtenidas para estimar los tipos de vegetación

Vía presencia-ausencia				
	eigenvalor	%var.	Lambda de Wilks	Sig.
Función 1	8.3782	50.17	.0048	.0000
Función 2	6.3160	37.82	.0455	.0000
Función 3	2.0062	12.01	.3326	.0037

Vía cobertura-abundancia				
	eigenvalor	%var.	Lambda de Wilks	Sig.
Función 1	7.4805	60.62	.0100	.0000
Función 2	2.5056	20.30	.0850	.0000
Función 3	2.3546	19.08	.2981	.0000

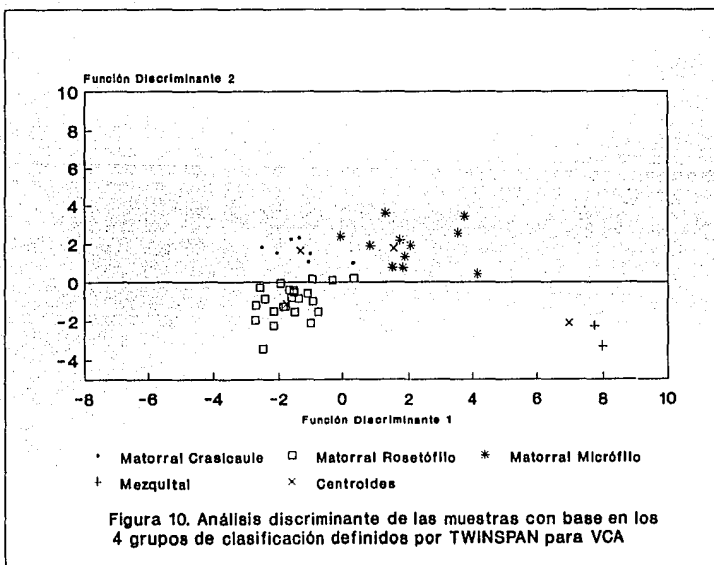
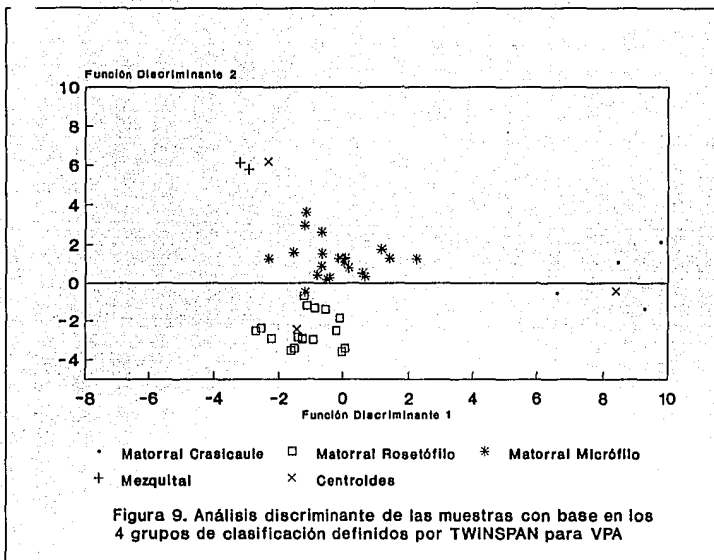


Tabla 5. Centroides para los grupos

Vía presencia-ausencia			
Grupo	FUNC 1	FUNC 2	FUNC 3
1	8.39312	-.48621	1.13792
2	-1.46694	-2.48235	.65119
3	-.07840	1.28239	-1.29025
4	-2.35553	6.16570	3.39434

Vía cobertura-abundancia			
Grupo	FUNC 1	FUNC 2	FUNC 3
1	-1.33482	1.62283	2.87724
2	-1.75642	-1.13715	-.39772
3	1.53225	1.74902	-1.44721
4	6.96038	-2.11697	1.3944

Respecto a la evaluación de la clasificación numérica, 97.73% y 93.18% de los casos para la vía presencia-ausencia y cobertura-abundancia, respectivamente, estuvieron correctamente clasificados. En otro sentido, para las muestras y variables utilizadas, las funciones discriminantes tendrían una exactitud en la predicción de los cuatro tipos de vegetación del 97.73% para los datos de presencia-ausencia y 93.18% para los datos de cobertura-abundancia.

El algoritmo utilizado para extraer las funciones discriminantes fue el de selección de variables paso a paso, por lo que las variables ambientales presentes en las funciones sólo fueron aquellas cuya variación dentro de cada grupo haya sido significativa para la discriminación con respecto al resto de los grupos. Las variables presentes en las funciones de datos de presencia-ausencia (VPA) fueron las ocho seleccionadas en el análisis de varianza (ANOVA) y sólo la variable origen del suelo (OS) fue eliminada para las funciones con datos de cobertura-abundancia (VCA). En el caso específico de las variables

categorías presentes (5 y 4 para presencia-ausencia y cobertura-abundancia, respectivamente) no fueron significativos todos los niveles (Tabla 6). Los valores de los coeficientes discriminantes indican que las variables categóricas, es decir, aquellas que representan a los aspectos geomorfológicos, tienen el mayor peso dentro de las funciones (Tabla 7).

Tabla 6. Niveles de las variables categóricas y variables continuas presentes en las funciones discriminantes ($p > 0.001$)

Vía presencia-ausencia (VPA)

Variables categóricas	Niveles
Tipo de geoforma (GF)	2,5,6,7
Microrelieve (RE)	1,3,5
Afloramientos rocosos (AR)	1,3,4
Pedregosidad (PE)	1,3,5
Origen del suelo (OS)	1,2

Variables continuas

% de superficie del suelo cubierto por gravas y piedras	(GYP)
% de superficie del suelo cubierto por rocas	(ROC)
número de especies	(NS)

Vía cobertura-abundancia (VCA)

Variables categóricas	Niveles
Tipo de geoforma (GF)	1,2,3,5,6
Microrelieve (RE)	1,3
Afloramientos rocosos (AR)	1,4,5
Pedregosidad (PE)	1

Variables continuas

% de superficie del suelo cubierto por gravas y piedras	(GYP)
% de superficie del suelo cubierto por rocas	(ROC)
número de especies	(NS)

A partir del trazo de cada una de las líneas perpendiculares para cada una de las líneas de unión entre los 6 pares de centroides se definieron los territorios de los tipos de vegetación en dos dimensiones, y así permitir estimar la

identidad florística de una nueva localidad (muestra) a partir de su información ambiental (Figs. 11 y 12).

Tabla 7. Coeficientes discriminantes

Vía presencia-ausencia

		FUNC 1	FUNC 2	FUNC 3
planicies	(GF2)	0.86282	3.03152	-0.28721
sierras bajas	(GF5)	3.03551	-0.32772	1.42530
sierras complejas	(GF6)	8.69628	0.74092	2.51350
sierras plegadas	(GF7)	-2.01892	-0.82931	0.80386
microrelieve plano	(RE1)	1.31511	-1.46369	-3.07312
levemente ondulado	(RE3)	1.40907	0.02239	-1.24332
fuertemente ondulado	(RE5)	-4.03492	-5.01674	2.37337
aflor. roc. nulos	(AR1)	-0.55903	3.21294	0.03697
aflor. roc. moderados	(AR3)	1.59959	3.52727	-1.84908
aflor. roc. abundantes	(AR4)	-2.18601	-1.26211	1.16017
sin piedras	(PE1)	0.65612	0.58757	2.96516
pedregoso	(PE3)	0.95785	1.02343	-0.76896
excesivamente pedregoso	(PE5)	2.41821	-0.62739	-0.31824
residual	(OS1)	0.38779	1.60040	0.34379
aluvial	(OS2)	-0.66535	0.99862	2.39759
% de gravas y piedras	(GYP)	-0.06560	-0.00760	0.02107
% de rocas	(ROC)	0.03743	0.02750	-0.01132
número de especies	(NS)	0.15065	-0.08325	0.05096
(constante)		-4.39889	-0.83765	-1.10319

Vía cobertura-abundancia

		FUNC 1	FUNC 2	FUNC 3
valles	(GF1)	3.15040	4.36415	-1.62072
planicies	(GF2)	2.87819	3.67328	1.23124
lomeríos	(GF3)	0.63836	1.54053	-0.57494
levemente ondulado	(RE3)	-0.05859	1.41107	0.65933
microrelieve plano	(RE1)	-0.23778	1.43169	-1.31364
sierras complejas	(GF6)	0.17361	4.20344	4.86664
sierras bajas	(GF5)	-0.49672	0.57591	1.50705
aflor. roc. nulos	(AR1)	2.43003	-0.09993	0.77944
aflor. roc. abundantes	(AR4)	-1.77489	-3.04825	-1.03714
aflor. roc. muy abund.	(AR5)	-2.01188	-2.76423	-0.65199
sin piedras	(PE1)	3.58259	-4.11507	2.92414
% de gravas y piedras	(GYP)	-0.04371	-0.05166	0.02346
% de rocas	(ROC)	0.03960	0.11754	0.11175
número de especies	(NS)	0.28218	0.13090	0.03030
(constante)		-0.95173	-4.33727	-2.84357

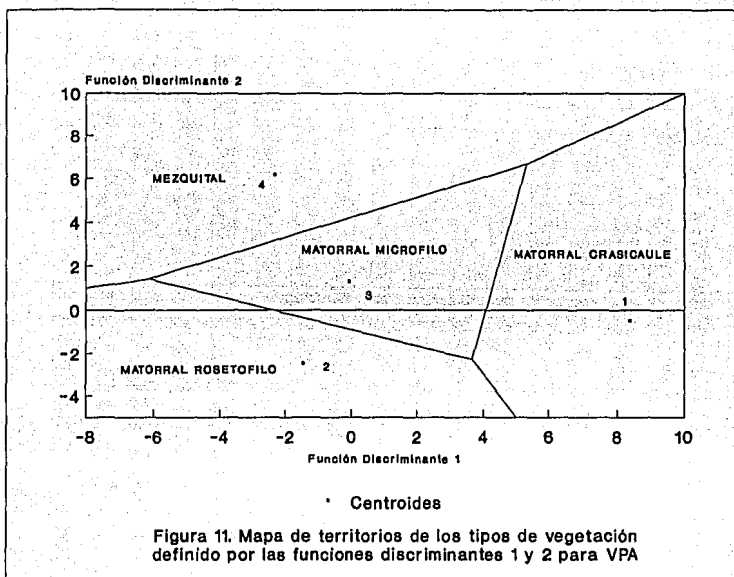


Figura 11. Mapa de territorios de los tipos de vegetación definido por las funciones discriminantes 1 y 2 para VPA

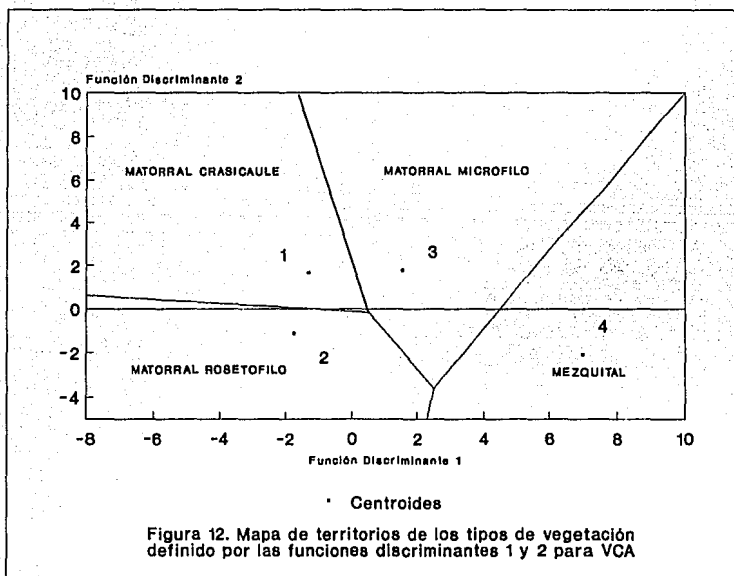


Figura 12. Mapa de territorios de los tipos de vegetación definido por las funciones discriminantes 1 y 2 para VCA

Discusión y Conclusiones

Tipos de vegetación, clasificación numérica y gradiente florístico

La definición de los tipos de vegetación identificados en el campo de manera cualitativa fue apoyada significativamente por la clasificación numérica realizada en TWINSpan. Los cuatro tipos de vegetación definidos presentan un interesante gradiente de variación en la composición florística, recordando que la asignación e identificación de los grupos de clasificación como un determinado tipo de vegetación (identidad florística) fue a partir de la identidad definida en campo de la mayoría de las muestras presentes en dichos grupos. De tal manera, dicho gradiente es claro en la diagonal de la matriz de proporciones para cada vía de análisis (Tabla 2).

Para ambas vías de información, las muestras de matorral crasicaule, con una alta proporción en el Grupo 1, van desapareciendo sucesivamente en los grupos subsecuentes (ver columna 1 de las matrices de porcentaje Tabla 2).

Las muestras de matorral rosetófilo no aparecen en el grupo 1, y sin embargo son dominantes en el Grupo 2, decayendo en el Grupo 3 hasta desaparecer en el Grupo 4 (ver columna 2 de las matrices de porcentaje Tabla 2).

Las muestras de matorral micrófilo, apareciendo desde el Grupo 1 en el caso del análisis vía presencia-ausencia y hasta el Grupo 2 en el caso del análisis vía cobertura-abundancia, dominan ampliamente el Grupo 3 y no aparecen ya en el Grupo 4 (ver columna 3 de las matrices de porcentaje Tabla 2).

Por último, las muestras de mezquital, que aparecen con una pequeña proporción en el Grupo 3, dominan exclusivamente el Grupo 4 (ver columna 4 de las matrices de porcentaje Tabla 2).

Retomando la información referente a las especies indicadoras (ver Clasificación Florística) de cada grupo de clasificación, la secuencia del gradiente puede ser identificada como un eje de variación en la dominancia florística que va de especies crasas, principalmente cactáceas del género Opuntia, continuando con especies craso-rosetófilas, principalmente del género Agave, seguidas de especies de arbustos con hojas micrófilas y finalmente el dominio del mezquite, Prosopis glandulosa.

La vegetación y los factores ambientales más importantes

Los análisis de ordenación a través del análisis de varianza y de análisis discriminante paso a paso revelan que los factores ambientales involucrados con los rasgos geomorfológicos, a excepción de número de especies (NS), resultaron ser los más importantes modeladores de la distribución de los tipos de vegetación en el área estudiada del sur del desierto Chihuahuense. Esto es claro si se pone especial atención en aquellas variables que permanecieron hasta el final del análisis (Tabla 6).

La variable tipo de geoforma (GF) se distingue en importancia de todos los demás factores involucrados. En el análisis de varianza de los ejes de ordenación, la variable GF fue significativa para 7 de los 8 ejes de ordenación ($P < 0.05$) con altos valores de r^2 (de 0.44 a 0.66). Por otro lado, dicha

variable presentó, en proporción, el mayor número de niveles dentro de las funciones discriminantes (Tabla 6) y los coeficientes discriminantes con mayor peso dentro de las funciones (Tabla 7). Esto se debe a que por sí sola representa un gradiente ambiental indirecto a lo largo del cual las condiciones de temperatura, exposición, suelo y sustrato geológico varían.

La gran importancia de la variable GF no demerita la influencia de los demás factores ambientales. Las variaciones en los factores RE (microrelieve del suelo), AR (afloramientos rocosos), PE (pedregosidad), GYP (porcentaje de superficie del suelo cubierto por gravas y piedras) y ROC (porcentaje de superficie del suelo cubierto por rocas) puede determinar el patrón de establecimiento de algunas especies al favorecer la heterogeneidad en la distribución de la humedad y la incidencia de la radiación solar, en otras palabras, determinan la presencia de microhábitats. Por otro lado, el establecimiento de las comunidades vegetales está influida por el material parental que dió origen al suelo (OS). Los mezquitales se presentan en los suelos de origen aluvial poco pedregosos de las planicies. Los matorrales rosetófilos se presentan en los sustratos sedimentarios de origen calcáreo de las laderas de las sierras y lomeríos, generalmente muy pedregosos y con gran cantidad de afloramientos rocosos. Los matorrales crasicales abundan en las mesetas de origen ígneo, sierras bajas y sierras complejas con suelos muy pedregosos. Los matorrales micrófilos se presentan en las laderas bajas y en las planicies donde existe una baja pedregosidad y suelos profundos de origen aluvial.

Tipos de vegetación, factores ambientales y modelos estimativos

Los tipos de vegetación fueron claramente segregados por las tres funciones discriminantes para ambas vías de análisis; sin embargo, las interpretaciones florística y medioambiental son diferentes.

En primer lugar, la primera función de VCA discrimina más eficientemente a los tipos de vegetación en una dimensión que la primera función de VPA debido a que la presencia o no de algunas especies entre los matorrales rosetófilo, micrófilo y mezquital se sobrelapa (Fig. 9), siendo necesario incluir la información de las abundancias y coberturas de las especies compartidas, las cuales sí difieren claramente entre ellos (Fig. 10). Por otro lado, la relación es inversa en el caso del matorral crasicaule, ya que al estar constituido por un grupo pequeño de especies características, es más importante la información de su presencia (Fig. 9) que aquella referente al número en la que se presentan (Fig. 10) ya que la abundancia de las demás especies haría parecer al matorral crasicaule similar al matorral rosetófilo y micrófilo. El caso de la segunda función para ambas vías de análisis resultaría lo contrario, ya que discrimina mejor la segunda función de VPA que la segunda función de VCA. De tal manera se podría pensar que el espacio bidimensional que mejor discrimina a los tipos de vegetación sería el formado por la primera función de VCA (vía cobertura-abundancia) con la segunda función de VPA (vía presencia-ausencia).

En segundo lugar, el peso de los factores ambientales en las funciones es diferente. La separación del mezquital con respecto

a los demás tipos de matorral en la primera función de VCA (Fig. 10) está determinada principalmente por el mayor peso de las variables PE1 (sin piedras o muy pocas), GF1 (valles), GF2 (planicies), y AR1 (afloramientos rocosos nulos) (Tablas 1 y 7). Los otros tres tipos de vegetación se encuentran más cercanos entre sí (Fig. 10) debido a que fueron bajos los coeficientes de los niveles superiores de las variables categóricas tipo de geoforma (GF3 a GF7), microrelieve (RE2 a RE6), afloramientos rocosos (AR2 a AR5), pedregosidad (PE2 a PE5) y de las variables continuas GYP (porcentaje de superficie del suelo cubierto por gravas y piedras) y ROC (porcentaje de superficie del suelo cubierto por rocas) (Tablas 1 y 7), siendo estos factores determinantes en la distribución de los mismos. La segunda función para VCA discrimina mejor a los matorrales rosetófilo, crasicaule y micrófilo (Fig. 10) debido a que las variables GF6, GF3 y RE3 adquieren mayor importancia (Tablas 1 y 7).

La primera función para VPA discrimina mejor al matorral crasicaule (Fig. 9) debido a que los factores con mayor peso fueron GF6 (sierras complejas), GF5 (sierras bajas), PE5 (excesivamente pedregoso) y PE3 (pedregoso) (Tablas 1 y 7). La segunda función de VPA discrimina verticalmente con mayor eficiencia al matorral rosetófilo, micrófilo y mezquital (Fig. 9). En dicha función, los altos pesos de los factores AR1 (afloramientos rocosos nulos) y GF2 (planicies) son característicos de mezquital y matorral micrófilo, y los factores AR3 (afloramientos rocosos moderados) y OS1 (suelo de origen residual) para el matorral rosetófilo (Tablas 1 y 7).

La evidente relación entre los factores ambientales

presentes en las funciones discriminantes y la distribución de la vegetación de la zona discutida anteriormente, permite concluir que dichas funciones son modelos estimativos de los diferentes tipos de vegetación. La suposición anterior es posible si consideramos que:

a) Es relativamente sencillo representar un espacio bidimensional, definido por los factores ambientales presentes en las dos primeras funciones discriminantes, para los cuatro tipos de vegetación de la zona de estudio.

b) Con las primeras dos funciones se explicaría un 87.99% y 80.92% de la varianza total para VPA (vía presencia-ausencia) y VCA (vía cobertura-abundancia) respectivamente.

c) Se calculó el mapa de territorios de los cuatro tipos de vegetación para VPA (Fig. 11) y VCA (Fig. 12) en dicho espacio bidimensional.

Tomando en cuenta los tres puntos arriba mencionados, las funciones discriminantes serían un aporte ecológico práctico. Las funciones representan herramientas sencillas de estimación remota de la vegetación de la zona de estudio a partir de información ambiental, sin embargo, no se descarta la posibilidad de aplicar la misma metodología para cualquier otra región en específico. La viabilidad de incluir funciones discriminantes en Sistemas de Información Geográfica (SIGs) representaría un alternativa en la elaboración de mapas de vegetación a partir de la información obtenida en una breve estancia de campo. Por último, se esperaría que las características de practicidad y facilidad de la metodología para estimar la vegetación aquí presentada, sean

elementos de utilidad en campos como conservación de áreas naturales y planeación en el manejo de la vegetación. Sin embargo, todo lo anterior sólo será posible después de una exhaustiva validación y comprobación en campo.

Referencias

- Baker, R.J. y J.A. Nelder (1978) The GLIM system. Release 3. Numerical Algorithms Group. Oxford.
- Dargie, T.C.D. y M.A. El Demerdash (1991) A quantitative study of vegetation-environment relationships in two Egyptian Deserts. *J. Veg. Sci.* 2:3-10.
- García, E. (1973) Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koeppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- González Elizondo, M., S. González Elizondo y Y. Herrera Arrieta (1991) Listados Florísticos de México. IX Flora de Durango. Instituto de Biología. UNAM. México, D.F.
- Hill, M.O. (1979) TWINSPAN a FORTRAN program for arranging multivariate data in ordered two-way table by classification of individuals and attributes. Cornell University. Ithaca, New York.
- I.N.E.G.I. (1981) Atlas del Medio Físico. Secretaría de Programación y Presupuesto. México D.F.
- Kershaw, K.A. (1973) Quantitative and Dynamic Plant Ecology. Second Edition. Edward Arnold. London.
- Ludwig, J. y J.F. Reynolds (1988) Statistical Ecology. Wiley & Sons. New York.
- Matteucci, S.D. y A. Colma (1986) Metodología para el estudio de la Vegetación. O.E.A. Washington D.C.
- McAuliffe, J.R. (1990a) El método escala logarítmica: Una técnica rápida para la medición de las poblaciones de plantas en los ambientes desérticos. 1er Taller Internacional de Técnicas de Monitoreo en Poblaciones de Cactáceas y Suculentas en Amenazadas. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Saltillo, Coahuila.
- McAuliffe, J.R. (1990b) A rapid survey method for estimation of density and cover in desert plants communities. *J. Veg. Sci.* 1:653-656.
- Montaña, C. (1988) La vegetación y sus relaciones con el ambiente. En: Montaña C. (ed.), Estudio Integrado de los

Recursos Vegetación, Agua y Suelo en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. I Ambientes Natural y Humano. Instituto de Ecología, A.C. México. pp. 199-223.

- Montaña, C. (1990) A floristic-structural gradient related to land forms in southern Chihuahuan Desert. *J. Veg. Sci.* 1:669-674
- Montaña, C. y P. Greig-Smith (1990) Correspondence analysis of species by environmental variables matrices. *J. Veg. Sci.* 1:453-460.
- Morafka, D.J. (1977) A Biogeographical Analysis of the Chihuahuan Desert through its Herpeto Fauna. Junk. The Hague.
- P.A.I.R. (1990) Prediagnóstico Regional. Región Durango. México, D.F. (inédito).
- P.A.I.R. (1991) Diagnóstico Regional. Región Durango. México, D.F. (inédito).
- Norusis, M.J./SPSS Inc. (1988) SPSS/PC +Advanced Statistics V2.0 for the IBM PC/XT/AT/ and PS2. SPSS Inc., Chicago, IL.
- Noy-Meir, I. (1973) Desert ecosystems: environmental and producers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4:25-51.
- Rzedowski, J. (1978) Vegetación de México. Limusa. México
- ter Braak, C.J.F. (1978) CANOCO a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Agricultural Mathematics Group. Wageningen.
- Zavala Hurtado, J.A. (1986) Introducción al Enfoque Multivariado en Estudio de Vegetación. Cuadernos de Divulgación INIREB. No. 26. Jalapa, México.

CAPITULO II

Foliolate movement and canopy architecture of *Larrea tridentata* (DC.) Cov. in Mexican deserts

Exequiel Ezcurra¹, Santiago Arizaga¹, Pedro Luis Valverde², Cristina Mourelle¹, and Arturo Flores-Martínez¹

¹ Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275, 04510 – México, D.F., México

² Departamento de Biología, División CBS, Universidad Autónoma Metropolitana – Iztapalapa, Apartado Postal 55-535, 09340 – México, D.F., México

Received March 10, 1992 / Accepted in revised form July 7, 1992

Summary. The creosote bush (*Larrea tridentata*) is a common desert perennial with bifoliate, amphistomatic, divaricate leaves. The leaves can vertically close their folioles and vary their profile with respect to direct solar radiation. Field data from different Mexican deserts showed a significant correlation between foliole aperture and mean foliole inclination: in plants in which folioles were more open, the foliole surfaces were less vertical. In a series of field experiments in the Chihuahuan Desert, foliole aperture varied significantly with the water-status of the plant and the hour of the day. In moist plants, folioles opened in the early morning and closed in the afternoon. Water-stressed plants showed significantly lower foliole apertures. A simulation of the light interception patterns of the plants showed that foliole closure in water-stressed individuals reduces direct radiation interception by around 24%. Most (64%) of the reduction in interception was due to the vertical inclination of the photosynthetic surfaces induced by foliole closure in the water-stressed plants. The rest (36%) of the reduction in interception was due to differential self-shading between foliole pairs, which was higher in the closed folioles of the water-stressed plants, but operated more towards the early hours of the day.

Key words: *Larrea tridentata* – Mexico – Deserts – Canopy architecture – Foliole movement

Creosote bushes (*Larrea* spp., Zygophyllaceae) form one of the most characteristic genera of desert plants in the American Continent. In a previous paper (Ezcurra et al. 1991) it has been shown that leaf orientation is an important distinctive feature of the four South American *Lar-*

rea species. In North America, the genus *Larrea* is represented by only one species, *L. tridentata*, which is morphologically similar to its South American ancestor, *L. divaricata* (Hunziker et al. 1972, 1977). Both these species present bifoliate, divaricate leaves with no azimuthal preference (Neufeld et al. 1988; Ezcurra et al. 1991). *L. tridentata*, however, shows planar leaf clusters with marked azimuthal orientation (Neufeld et al. 1988), a feature that is not observed in *L. divaricata* (Ezcurra et al. 1991). Additionally, both species present differences in habitat preferences. While *L. divaricata* grows in the less extreme deserts of South America, *L. tridentata* occupies extremely hot, dry deserts in Mexico or dry temperate deserts in the west-central United States (García et al. 1960; Barbour et al. 1974).

Two morphological characteristics seem to bear importance in the distribution of *L. tridentata*. Firstly, Neufeld et al. (1988) have shown that, although *L. tridentata* shows no azimuthal preference for the individual leaves, the leaf clusters do show azimuthal orientation (all *Larrea* species have opposite leaves produced along one single plane and the branches tend to be planar). Plants towards the north of its geographic distribution show southeast-facing leaf clusters, while towards the south of the distribution the leaf clusters show no preferential orientation. The orientation of leaf clusters seems to play a role in self-shading and protection against excessive radiation (Neufeld et al. 1988). Secondly, divaricate leaves can vertically close their folioles and regulate the amount of intercepted radiation (Fig. 1). This characteristic, first noted by Ashby (1932, see also Runyon 1934), has been neglected as an important feature of creosote bushes. In this paper we present observations from different Mexican deserts on the orientation of individual folioles and foliage clusters. We also present results from field experiments in which we evaluated (a) the amount of foliole movement present in creosote bushes, (b) how much of this movement is influenced by the water status of the plant, and (c) the influence of

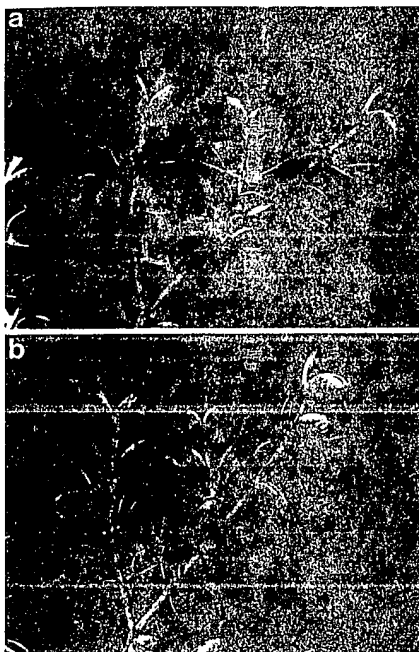


Fig. 1a, b. Foliolate closure in *Larrea tridentata*: (a) a twig at 12.00, and (b) the same twig at 20.00. The younger leaves are more responsive than the older ones which move their folioles less

foliolar movement on the interception of direct solar radiation.

Methods

Field observations

We studied *L. tridentata* in eight desert sites in Mexico (Fig. 2). In each site, two to three plants were selected and the inclination and azimuth of the folioles of 25 randomly selected leaves were measured. Additionally, the angular separation in the dihedral formed by the folioles was measured on another set of 20 randomly selected leaves. In some of the sites, the orientation (inclination and azimuth) of the plane formed by the broadest side of the foliage clusters was also measured, following the method described in Neufeld et al. (1988). To ensure that most of the variation was due to differences between plants and not induced by foliolar movement along the day, all measurements were made between mid-morning to midday. The data were summarized using circular means and standard deviations (Batschelet 1981; Mardia 1972; we previously tested the independence between azimuths and inclinations). Differences between sets of angular values were tested through a X^2 analysis using log-linear models with the *G* statistic (McCullagh and Nelder 1983).

Field experiments

A series of field experiments were done at the Mapimi Biosphere Reserve in Durango, Mexico ($26^{\circ}41'N$ $103^{\circ}45'W$), in one of the most arid parts of the Mexican Chihuahuan Desert (Montaña 1988). Five experiments were performed, between May 15 and May 19, 1991, at the end of the dry season. The details of each experiment are described below (hour readings are given in local solar time).

Foliolar aperture and water potential. On a loamy-gravelly pediment, 11 individuals of *L. tridentata* were sampled along a moisture gradient from the vicinity of a water reservoir to a distance of 50 m along the same contour line. Sampling was done on May 15, between 10.00 and 13.00. In each plant, water potential was measured with a PMS pressure chamber from a randomly selected twig, and foliolar aperture was measured on 10 randomly selected leaves. The aperture angles were regressed against the water potential values.

Daily patterns of foliolar aperture in relation to water potential. Six plants were chosen in the same gradient described above. Three of the plants (which will be referred to as the "moist" treatment) were 2–3 m from the edge of the reservoir and the other three (the "water-stressed" treatment) were 25–30 m away, along the same contour line. In May 16, every two hours from 5.00 to 19.00, plant water potential and foliolar aperture in each of the plants was measured as described in the previous experiment, and total solar radiation was measured with a LICOR pyranometer.

Because the angle between folioles varied always between 0° and 100° , the difference between circular and conventional statistics was negligible. Thus, a nested analysis of variance was used to evaluate the effect of the variables under study (hour of the day, moisture treatment or plant water potential, and individual plants nested within treatments) on foliolar aperture.

Foliolar orientation and light interception. On the same plants of the previous experiment, the inclination and azimuth of the folioles of 10 randomly selected leaves were measured in May 17, every 3 h from 5.00 to 17.00. Total solar radiation was also measured at the same intervals. As in the case of the biogeographic field observations, the data were summarized using circular means and standard deviations, and the differences between angular values were tested through the *G* statistic.

A computer program was used to simulate the direct solar radiation intercepted by unshaded leaves in each treatment. The methodology is explained in detail in Ezcurra et al. (1991), the theory can be seen in Monteith and Unsworth 1990, and in Gates 1980). The simulation was done by feeding the program with different leaf-orientation data at each 3 h interval, as foliolar orientation changes during the day. In the interval between two leaf measurements, the two simulations were linearly interpolated into one curve. This procedure estimated the direct radiation intercepted by the folioles if self-shading did not occur. A second simulation was done with a modified version of the program, in which, for each individual leaf, the shading of the sun-ward foliolar onto the shaded one was calculated. For this purpose, foliolar pairs were idealized as two triangles united along their bases. For each simulation time, each pair of folioles was projected onto a plane normal to the sun rays, and the shadow of one leaf-wing onto the other was computed as the overlap of both projections. This second analysis estimated the amount of radiation intercepted by the leaves when shading between foliolar pairs is taken into account. By comparing the first simulation curves with the second ones, we estimated the amount of direct radiation that is avoided by the plants through self-shading between foliolar pairs. The simulations were run for $26^{\circ}41'N$ (the latitude of the Mapimi Reserve), and for the date of the experiment (May 17). Atmospheric transmittance was taken as 0.75, as this value gave the best fit between the radiation values predicted by the model (diffuse plus direct radiation) and the pyranometric values measured in the field (Fig. 5c). Solar declination for that day was $19^{\circ}19'$, and the solar elevation at noon was $82^{\circ}38'$.

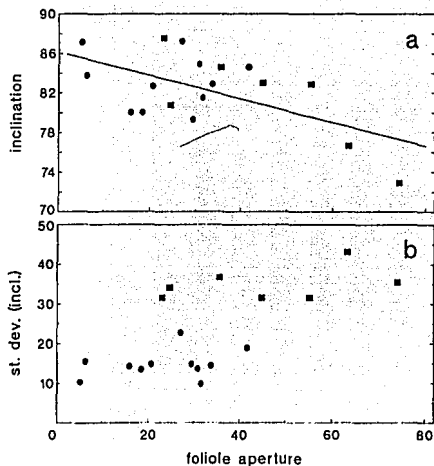
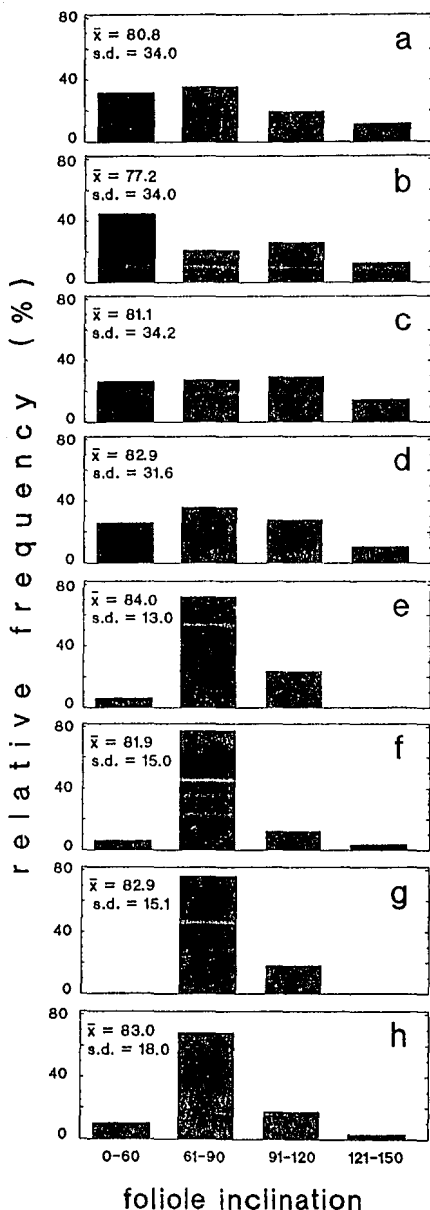


Fig. 3. (a) Correlation between mean foliole aperture and mean foliole inclination for 18 plants measured on the sites described in Fig. 2. ($r=0.59$, $P<0.01$). (b) Relationship between mean foliole aperture and circular standard deviation of foliole inclination for the same 18 plants. In both plots, plants from the Sonoran and Baja Californian coastal deserts are indicated by squares, and plants from the Chihuahuan, Querétaro and Hidalgo upland deserts are indicated by circles. Although there is a significant correlation between standard deviation and aperture ($r=0.67$, $P<0.01$), this correlation disappears when each data set is analyzed separately for each desert.

Foliole aperture in response to artificial watering. On a loamy-clay bajada, 3 km below the pediment where the previous experiments were done, five individual creosote bushes were chosen within a radius of 50 m. The criteria for choosing each plant were (a) isolation to allow the individual watering of the plant, and (b) the existence of a neighbor in the vicinity (< 15 m) in similar conditions of isolation to use as a paired control. In the morning of May 15, each plant was given 0.6 m³ of water, applied within a circle of 2.52 m radius (equivalent to 30 mm of rainfall).

Sampling was done 3 days later, on May 18. Every three hours, from 5.00 to 17.00, plant water potential and foliole aperture in each of the five watered plants and the five controls was measured as described in the previous experiments. An analysis of variance was

Fig. 2a-h. Frequency distribution of foliole inclinations for 18 plants in 8 sites arranged in latitudinal order from North to South. In each plant, the inclination of the folioles of 25 randomly selected leaves was measured, totaling 50 folioles per plant. The location, dates and sample size for the sites are as follows: (a) Pinacate (Sonoran Desert, 32°01'N 113°31'W, 3/30/89, 2 plants). (b) Gran Desierto (Sonoran Desert, 31°44'N 113°50'W, 3/23/89, 2 plants). (c) Quitovac (Sonoran Desert, 31°19'N 112°36'W, 3/31/89, 2 plants). (d) Vizcaíno (Baja California Desert, 27°33'N 113°12'W, 3/28/89, 2 plants). (e) Mapimi-Dunes (Chihuahuan Desert, 26°52'N 103°44'W, 1/29/89, 2 plants). (f) Mapimi-Bajada (Chihuahuan Desert, 26°41'N 103°45'W, 1/28/89, 2 plants). (g) Peña Blanca (Querétaro Desert, 21°02'N 99°49'W, 11/18/88, 3 plants). (h) Ixmiquilpan (Hidalgo Desert, 20°31'N 99°09'W, 1/21/89, 3 plants).

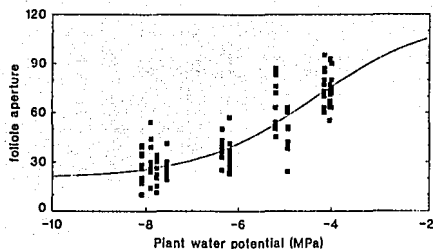


Fig. 4. Relationship between plant water potential and foliole aperture at midday in the Mapimi Reserve. A logistic regression model was used to impose a maximum and a minimum asymptote on foliole aperture. The values for maximum and minimum aperture were obtained, respectively, from well-watered greenhouse plants (mean foliole aperture 120°) and from plants in a nearby bajada, with water potentials below -10 MPa (mean foliole aperture 15°)

used to evaluate the effects on foliole aperture of the hour of the day, the watering treatment, and the fixed differences between individual plants nested within the watering treatment.

Foliole orientation and self-shading. An optical grid was projected onto 11 plants from five different azimuths: E, SE, S, SW and W. This was done by viewing each plant from a fixed sighting device through a $1.2 \text{ cm} \times 1.2 \text{ cm}$ wire-mesh, located 1.6 m away from the plant, and elevated 30° above the horizontal with respect to the center of the plant canopy. The projected grid defined a reticulum of approx. 3 cm by 3 cm on the canopy. Twenty squares of the grid, in two rows of ten and separated one square from each other, were selected. The percentage of the area covered by leaves was visually estimated within each square for each of the five orientations in each plant. The values were arcsine transformed (to improve normality), and the variances of the foliage densities were compared using Bartlett's test (Sokal and Rohlf 1969). Pairwise multiple comparisons between variances of different orientations were done with F tests. Differences in foliage density between orientations were evaluated by means of a Kruskal-Wallis rank test (Hollander and Wolfe 1973). The variance/mean² ratio, an index of foliage clumping (Greig-Smith 1983), was calculated for each orientation. Additionally, the inclination and azimuth of the foliage clusters was also measured in eight randomly selected branches from five plants (40 branches in total). The data were classified into azimuthal categories.

Results

Field observations

At all eight sites, the individual leaves were uniformly distributed in all azimuthal directions. Foliole inclination, however, varied significantly among sites ($G = 49.8$, d.f. = 21, $P < 0.001$). In some sites the folioles were more uniformly vertical (Fig. 2e-h), while in others they were more variable in their inclinations (Fig. 2a-d). No significant association was found between foliole azimuth and inclination.

Foliole aperture varied significantly ($P < 0.01$) between sites and between individual plants nested within sites. Significant correlations were found between foliole

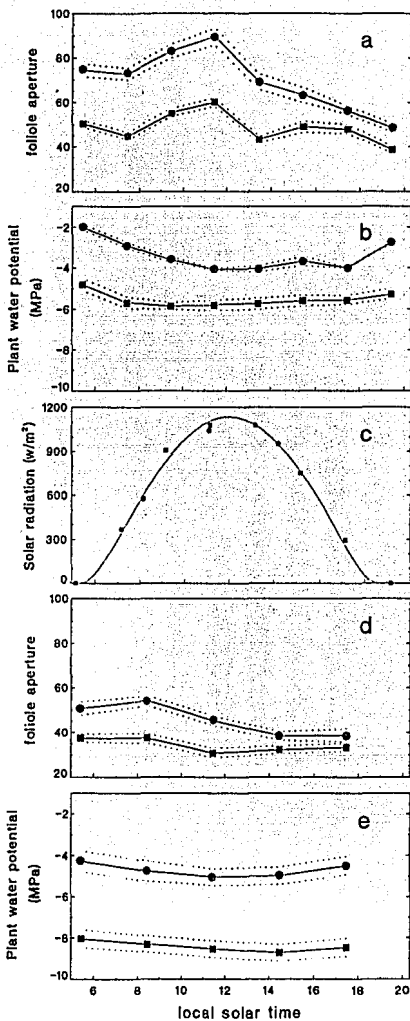


Fig. 5. (a) Daily variation in foliole angles for leaves of *Larrea tridentata* in the field. (b) Daily variation in water potential for plants of *L. tridentata* in the field. In both cases, the curves for plants growing in moist soil are shown by circles, and those for water-stressed plants by squares; standard errors are shown by dotted lines. (c) Daily radiation pattern measured on May 16 (squares) and May 17 (circles). The curve shows the values calculated by the simulation model. (d) Daily variation in foliole angles in experimentally watered (circles) and non-watered plants (squares). (e) Daily variation in water potential in watered and non-watered plants

Table 1. Inclination and azimuth of foliage clusters of *L. tridentata* in different Mexican deserts (n = number of foliage clusters sampled; the location of each site is given in Fig. 2). The Peña Blanca plants, which are within the tropics, showed no significant azimuthal preference in their leaf clusters

Site	n	Incl. (\pm SD)	Azim. (\pm SD)
Pinacate	20	52.1 (\pm 13.4)	146.0 (\pm 34.8)
Quitovac	39	44.9 (\pm 13.9)	169.5 (\pm 24.4)
Vizcalno	25	50.2 (\pm 12.8)	175.8 (\pm 33.0)
Mapimi	31	42.0 (\pm 7.3)	157.4 (\pm 31.1)
Peña Blanca	38	52.0 (\pm 10.5)	38.5 (\pm 118.3)

aperture and inclination (Fig. 3a), and between foliole aperture and the standard deviation of foliole inclination (Fig. 3b), but this second correlation disappeared when the plants from the two deserts were considered separately. That is, in plants in which folioles were more open, the leaf surfaces were less vertical. The plants with more open folioles and with high variability in foliole inclination were located in the Sonoran and Baja California coastal deserts (Fig. 2a-d), while the plants with more closed and uniformly vertical folioles were located in the Chihuahuan, Querétaro and Hidalgo upland deserts (Fig. 2e-h).

Finally, significant azimuthal preferences were found for leaf clusters (Table 1). As reported by Neufeld et al. (1988), we found a biogeographic gradient, with plants in the more northern deserts showing southeast orientations, and plants in the southern, tropical deserts showing no azimuthal preference.

Field experiments

Foliole aperture and water potential. A significant relationship was found between foliole aperture at midday and the water potentials of the plants ($R^2=0.74$, $P<0.001$, Fig. 4). The lower the water potential, the more closed the folioles remained during the day.

Daily patterns of foliole aperture in relation to water potential. A significant relationship was found between foliole aperture and both the hour of the day ($F_{(7,460)}=35.6$, $P<0.0001$) and the moisture treatment ($F_{(1,4)}=18.3$, $P=0.01$). A significant relationship was also found between foliole aperture and water potentials ($F_{(1,354)}=280.9$, $P<0.0001$). The folioles from the moister plants were significantly more open than those from the drier plants. Folioles were already well open at sunrise, and the angles between them kept increasing until noon (Fig. 5a). After 12.00, the folioles started to close, and kept reducing their aperture until sunset. A significant ($F_{(4,7)}=6.8$, $P=0.02$) interaction was found between hour and moisture, water-stressed plants were less responsive in time. Finally, significant differences were found between individual plants ($F_{(14,460)}=17.9$, $P<0.0001$), although these were quantitatively less important than the variation associated with moisture and hour of the day. This indicates that there are individual

differences in the response to moisture: at the same hour, given similar water potentials, some plants will show higher foliole apertures than others.

Plants from the moist treatment showed significantly higher water potentials than plants from the dry treatment ($F_{(1,28)}=1148.4$, $P<0.0001$), and a significantly higher variability in their daily patterns ($F_{(7,28)}=7.9$; $P<0.0001$), a fact that indicates that their stomatal activity is higher than in waterstressed creosote bushes (Fig. 5b).

Foliole orientation and light interception. The plants from the moist treatment showed significant variation in foliole inclination during the day ($P<0.001$). Their mean inclination was $53^\circ 40'$ in the morning, but changed to a steeper inclination ($62^\circ 05'$) in the afternoon. The plants from the dry treatment, however, did not show a significant variation in inclination along the day, and their mean inclination ($73^\circ 20'$) was significantly higher than that of the moister plants ($P<0.0001$). In both treatments the individual leaves were uniformly distributed in all azimuthal directions, and leaf inclination was independent of leaf azimuth. The distributions of foliole inclinations in the moister plants were significantly different ($P<0.001$) from the inclinations found for the Sonoran Desert plants (Fig. 2a-d), both for the morning and the afternoon, and for the pooled data set.

The radiation pattern during both experiments (foliole aperture on May 16 and foliole orientation on May 17) was similar. The predictions of the model for an atmospheric transmittance value of 0.75 explained 99.3% of the measured variation in radiation (Fig. 5c). The simulation of direct solar radiation intercepted by unshaded leaves (Fig. 6a) showed that there is a trend for leaves of the moist treatment to maximize light interception in the morning. The interception curve for water-stressed plants did not show this shift towards the morning, but showed instead a midday decrease. The integral under the curve (i.e. the total radiation intercepted by unshaded leaves) yielded 18.4 MJ/m^2 for leaves from the moist treatment, and 15.8 MJ/m^2 for leaves from the dry plants (a 14% reduction). The differences between the light interception regime of the two treatments was more marked between 10.00 and 12.00, when the dry plants showed a 30% reduction.

The curves obtained in the simulation when self-shading between foliole pairs was taken into account showed a qualitatively similar trend as the first simulation, but lower interception values in general (Fig. 6b). These lower values were due to a considerable reduction in interception by the adaxial sides of the folioles, which were affected by self-shading. Also, the morning differences between treatments became more pronounced, as in the morning the folioles of the water-stressed individuals were more closed and hence more subject to self-shading. The integral under the curves yielded 16.7 MJ/m^2 for leaves from the moist treatment, and 12.8 MJ/m^2 for leaves from the dry plants (a 24% reduction induced by foliole closure and self-shading together).

Finally, by subtracting the curve for water-stressed plants from the curve for moist plants in Fig. 6b, a curve

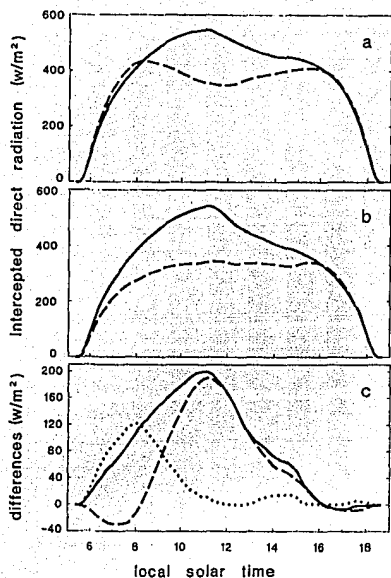


Fig. 6. (a) Computer simulation of direct solar radiation intercepted by unshaded folioles in moist and water-stressed plants. Moist plants are indicated by continuous lines, water-stressed plants by broken lines. (b) Simulation of direct radiation intercepted by folioles in moist and water-stressed plants when self-shading between foliole pairs is taken into account. Symbols as in a. (c) Differences in intercepted direct radiation between moist and water-stressed plants. Symbols are as follows: (—) total differences between both treatments; (---) differences due to foliole inclination; (.....) differences due to self-shading

indicating how much direct radiation is avoided by the water-stressed treatment was calculated (Fig. 6c). Likewise, from the curves in Fig. 6a we estimated how much direct radiation is avoided by the water-stressed treatment when foliole inclination alone is taken into account. The difference between both estimates yielded a third curve that evaluates how much direct radiation is avoided by the stressed plants due to their higher level of self-shading. Integrating the areas under these three curves, we estimated how much radiation is avoided in stressed plants by the two mechanisms: foliole inclination and self-shading. According to the model, at the end of the day the water-stressed plants intercepted 3.9 MJ/m² less than the moist plants; 64% (2.5 MJ/m²) of this reduction in intercepted radiation was due to differences in foliole inclination, and 36% (1.4 MJ/m²) was due to the higher level of self-shading in the water-stressed plants.

Foliole aperture in response to artificial watering. Three days after artificial watering, there was a significant dif-

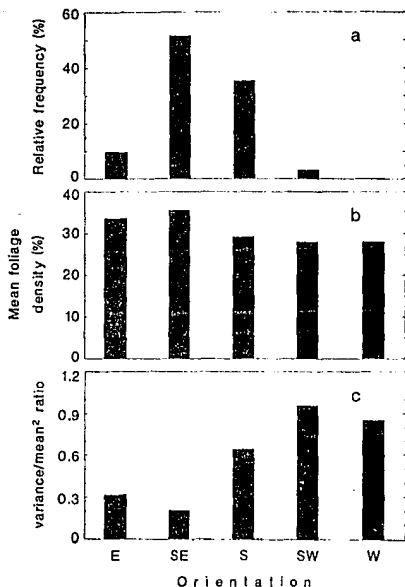


Fig. 7. (a) Azimuthal orientation of leaf clusters ($n = 31$ branches). No branches with N, NE or NW azimuths were found. (b) Mean relative foliage density when the canopy is viewed from different azimuths (the branches were not viewed from the N, NE or NW as the sun at the latitude of Mapimi never shows Northern azimuths). (c) Variance/mean² ratio as a measure of foliage clumping, when the canopy is viewed from different azimuths

ference in foliole aperture ($F_{(1,8)} = 12.9$, $P < 0.01$) and plant water potential ($F_{(1,8)} = 581.8$, $P < 0.0001$) between watered and non-watered plants (Fig. 5d, e). Watering increased water potential by ca. 2 MPa, and increased foliole aperture in the morning by approx. 15°. The differences in foliole aperture between treatments diminished and became non-significant after 14.00. Significant differences in the response of individual plants were also found in this experiment ($F_{(8,482)} = 6.0$, $P < 0.0001$).

Foliole orientation and self-shading. As with the biogeographic data, a significant preference was found for leaf clusters with a SE azimuth ($G = 34.9$, d.f. = 4, $P < 0.001$; Fig. 7a). Likewise, relative foliage density was significantly higher, and the variance of the foliage density was significantly lower (indicating a more regular spatial distribution) when the plants were viewed from the Southeast (Kruskal-Wallis' $H = 15.7$, d.f. = 4, $P < 0.01$ for foliage density, Fig. 7b; Bartlett's $B = 54.7$, d.f. = 4, $P < 0.001$ for foliage variances; the clumping indexes are shown in Fig. 7c). The SE orientation of the planar leaf

clusters and the higher foliage density towards the SE indicate that self-shading and interference between leaves are minimum around mid-morning.

Discussion and conclusions

The biogeographic relationship between foliole aperture and inclination was confirmed by the field experiments, which also showed a close relationship between foliole aperture in the morning and water stress. Vertical folioles in the water-stressed plants alter the interception of direct solar radiation in two ways. On the one hand, vertical folioles reduce light interception at midday (Fig. 6a). On the other, self-shading between foliole pairs is greater when the leaf is closed (Fig. 6b and c). In a completely closed leaf, the adaxial sides of both folioles are facing each other and all of the light interception is done by the abaxial sides, reducing the effective leaf surface by 50%. Both mechanisms operate in a complementary manner: self-shading has more effect in the morning while inclination has more effect towards midday.

A vertical inclination of the photosynthetic tissues will tend to minimize the interception of direct radiation during the hotter hours of the day (Nobel 1982, 1988) and will also allow a more conservative water use (Ehleringer and Werk 1986). *L. tridentata*, like the other Larrea species, is an amphistomatic plant with palisade tissue in both sides of the leaves (Runyon 1934, Pykkö 1966; Ragonese 1960). Thus, foliole closure will still allow photosynthesis to proceed through the abaxial surface during the early hours of the day. When water is available, the folioles open in the morning and intercept additional light until the afternoon, when they close again irrespectively of the water status of the plant. Under these conditions the plant will use more water, as the leaf surface is increased, but it will also intercept more light. Thus, creosote bushes can regulate through foliole movement their water use and light interception strategy.

Although, in general, foliole aperture affects the inclination of the photosynthetic surface, a significant difference existed between the Sonoran tetraploid and the Chihuahuan diploid populations described by Yang (1970) in the variability of their inclinations (Fig. 3b). The Sonoran foliages were always more variable, even when compared to the different moisture treatments at Mapimi. Thus, the higher variability of Sonoran plants cannot be attributed to moisture conditions. Although under adequate moisture conditions the Chihuahuan creosote bushes will tend to reduce their foliole inclination and approximate the observed Sonoran architectures, a certain amount of the observed differences between both deserts seems to be fixed at the ecotypic level.

Creosote bushes in northern Mexico show distinct south-southeastern orientation in their leaf clusters, indicating a trend to minimize self-shading (and hence maximize light interception) in the mornings and midday, particularly during the colder and often moist winter months, when the sun is lower above the horizon. Towards the tropical desert areas, where the sun does not always present southern azimuths, and where winters are

hotter and drier, this orientation is lost. These results are consistent with those reported by Neufeld et al. (1988), who discuss this phenomenon in detail.

Acknowledgments. This study was supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, Mexico). The authors thank Carlos Montaña for logistic support during their two visits to the Mapimi Biosphere Reserve, and for critical discussions of the field experiments. His ideas greatly improved this study.

References

- Ashby E (1932) Transpiratory organs of *Larrea tridentata* and their ecological significance. *Ecology* 13: 182-188
- Barbour MG, Diaz DV, Breidenbach RW (1974) Contributions to the biology of *Larrea* species. *Ecology* 55 (6):1199-1215
- Batschelet E (1981) *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, London & New York
- Ehleringer JR, Werk KS (1986) Modifications of solar-radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the leaf level. In: T.J. Givnish (ed) *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 57-82
- Ezcurra E, Montaña C, Arizaga S (1991) Architecture, light interception, and distribution of *Larrea* species in the Monte Desert, Argentina. *Ecology* 72 (1):23-34
- García E, Soto C, Miranda F (1960) *Larrea* y clima. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México* 31: 133-171
- Gates DM (1980) *Biophysical Ecology*. Springer, New York. 611 p
- Greig-Smith P (1983) *Quantitative plant ecology* (3rd. edition). Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Hollander M, Wolfe DA (1973) *Nonparametric statistical methods*. J. Wiley & Sons, New York
- Hunziker JH, Palacios RA, De Valesi AG, Poggio L (1972) Species disjunctions in *Larrea*: Evidence from morphology, cytogenetics, phenolic compounds, and seed albumins. *Ann. Missouri Bot Gard* 59:224-233
- Hunziker JH, Palacios RA, Poggio L, Naranjo CA, Yang TW (1977) Geographic distribution, morphology, hybridization, cytogenetics and evolution. In: Mabry TJ, Hunziker JH, DiFeo DR (eds) *Creosote Bush, Biology and Chemistry of Larrea in New World Deserts*. US/IBP Synthesis Series No.6. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, pp 10-47
- McCullagh P, Nelder JA (1983) *Generalized Linear Models*. Chapman and Hall, London, U.K.
- Montaña C (ed) (1988) *Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimi*. Publication No. 17. Instituto de Ecología, México
- Monteith JL, Unsworth MH (1990) *Principles of Environmental Physics*. Edward Arnold, London
- Neufeld HS, Meinzer FC, Wisdom CS, Sharifi MR, Rundel PW, Neufeld MS, Goldring Y, Cunningham GL (1988) Canopy architecture of *Larrea tridentata* (DC.) Cov., a desert shrub: Foliage orientation and direct beam radiation interception. *Oecologia* (Be.) 75: 54-60
- Nobel PS (1982) Orientation of terminal cladodes of platyopuntias. *Bot Gaz* 143(2):219-224
- Nobel PS (1988) *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 270
- Pykkö M (1966) The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. *Ann Bot Fen* 3:453-622
- Ragonese AM (1960) Estudio anatómico de las especies argentinas de *Larrea* (Zygophyllaceae). *Revista de Investigaciones Agrícolas* 14(4): 355-370
- Runyon EH (1934) The organization of the creosote bush with respect to drought. *Ecology* 15: 128-138
- Sokal RR, Rohlf FJ (1969) *Biometry*. W.H. Freeman, San Francisco
- Yang TW (1970) Major chromosome series of *Larrea divaricata* in North Am J Ariz Acad Sci 6:41-45

CAPITULO III

MOVIMIENTO FOLIAR EN *LARREA TRIDENTATA* (SESSE & MOC. EX DC.) COV.
EN RELACION CON LA SEQUIA Y LA EDAD DE LA HOJA

PEDRO LUIS VALVERDE

Departamento de Biología, División CBS
Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa
Apartado Postal 55-535
09340 México, D.F., México

SANTIAGO ARIZAGA Y EXEQUIEL EZCURRA

Centro de Ecología
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado Postal 70-275
04510 México, D.F., México

RESUMEN

La gobernadora (*Larrea tridentata*) es una planta perenne común de los desiertos de México con hojas bifoliadas, anfiestomáticas y divaricadas. Las hojas pueden cerrar verticalmente sus folíolos y así variar su perfil con respecto a la radiación solar directa.

Un experimento de invernadero fue hecho para evaluar (a) la cantidad de movimiento foliar presente en las plantas juveniles y (b) la influencia de la sequía y la edad de la hoja en este movimiento.

En el invernadero, la apertura foliar varió significativamente con el estado hídrico del suelo, la hora del día y la edad de la hoja. Los folíolos abrieron en las primeras horas de la mañana y se cerraron al atardecer. Las plantas sometidas a estrés hídrico mostraron aperturas de folíolos significativamente menores que aquellas plantas que no lo estaban. Los folíolos de las hojas jóvenes se mostraron significativamente más cerrados que los de las hojas maduras y viejas.

ABSTRACT

The creosote bush (*Larrea tridentata*) is a common desert perennial shrub with bifoliate, amphistomatic, divaricate leaves. The leaves can vertically close their folioles and vary their profile with respect to direct solar radiation.

A greenhouse experiment was done to evaluate (a) the amount of foliole movement present in creosote saplings and (b) the influence of drought and leaf age on their movement.

In the greenhouse, foliole aperture varied significantly with the water status of soil, the hour of the day and the age of the leaf. Folioles opened in the early morning and closed in the late afternoon. Stressed plants showed foliole apertures significantly lower than those of non-stressed plants. Folioles from young leaves were significantly more closed than those from mature or old leaves.

INTRODUCCION

Las gobernadoras (*Larrea* spp., Zygophyllaceae) forman uno de los géneros más característicos de plantas de los desiertos esclerófilos en el continente americano. En un trabajo reciente (Ezcurra et al., 1991) se ha mostrado que la orientación foliar es una importante característica distintiva de las especies de *Larrea*. En dos de ellas (*L. cuneifolia* y *L. nitida*), las hojas dispuestas verticalmente permiten a las plantas evitar la exposición a la radiación solar directa del mediodía en verano. La orientación azimutal, por otro lado, permite transferir la intercepción de luz máxima a (a) las primeras horas de la mañana y las últimas del atardecer en el caso de *L. cuneifolia*, una especie subtropical de hojas orientadas al este; y a (b) el invierno y la primavera lluviosa en el caso de *L. nitida*, una planta de la Patagonia que presenta hojas erectas con caras que miran al noreste. La preferencia azimutal de cada especie está altamente correlacionada con su distribución geográfica. Un tercer taxon sudamericano, *L. divaricata*, no presenta orientación azimutal y muestra una amplia distribución geográfica.

En Norteamérica, el género *Larrea* está representado por una sola especie, *L. tridentata*, que es morfológicamente similar a su antecesor sudamericano, *L. divaricata* (Hunziker et al., 1972, 1977). Ambas presentan hojas bifoliadas, divaricadas, sin preferencia azimutal (Neufeld et al., 1988, Ezcurra et al., 1991). Comparada con el alto grado de especialización arquitectónica de *L. nitida* y *L. cuneifolia*, *L. tridentata* parece tener la arquitectura de una planta generalista, como su vicariante *L. divaricata* (ver Ezcurra et al., 1991).

Las hojas divaricadas en *Larrea tridentata* (y también en *L. divaricata*) pueden garantizar un cierto grado de plasticidad fenotípica, dado que pueden cerrar verticalmente sus foliolos, y regular así la cantidad de luz que interceptan (Fig. 1). Esta característica, notada por Ashby (1932, ver también Runyon, 1934), ha sido olvidada en la literatura como un rasgo arquitectónico importante de la gobernadora, debido fundamentalmente a que la distribución espacial del follaje es mucho más evidente (ver Neufeld et al., 1988). En un trabajo anterior (Ezcurra et al., 1992), determinamos en condiciones naturales (para diversos desiertos mexicanos) y experimentales, que los foliolos de la gobernadora pueden cerrarse verticalmente y de esta manera regular la intercepción de radiación solar directa. Se encontró que este movimiento foliar está fuertemente relacionado con el estado hídrico de la planta, el potencial de agua del suelo y con la hora del día. En el presente trabajo, mostramos con más detalle los resultados del movimiento foliar en plantas juveniles de gobernadora bajo condiciones de invernadero considerando el efecto de (a) la edad de las hojas y (b) el potencial hídrico del suelo.

METODOS

Se estudiaron cinco plantas de *Larrea tridentata* que se desarrollaron a partir de semillas procedentes de la región semidesértica en el estado de Querétaro (21°02'N, 99°49'O, 1350 m s.n.m., colectadas 11/18/88), en el invernadero del Centro de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México (19°19'N, 99°11'O, 2234 m s.n.m.). Todas las plantas tenían trece meses de edad en el momento del estudio. Las hojas de cada planta se clasificaron en tres categorías de acuerdo con su proximidad al ápice: (a) hojas jóvenes, (b) hojas maduras y (c) hojas viejas. Las hojas jóvenes tenían aproximadamente un mes de edad y se localizaban próximas al ápice, mientras que las viejas tenían trece meses de edad y

(a)



(b)



Fig. 1. Foliolos maduros de *Larrea tridentata*: (a) abiertos en la mañana (12 horas), y (b) cerrados en el atardecer (20 horas)

estaban lejos del ápice. Las hojas maduras ocupaban una posición intermedia a lo largo de los tallos. Se seleccionaron aleatoriamente dos hojas por planta dentro de cada categoría totalizando una muestra de seis hojas por planta. Un total de 30 hojas fueron muestreadas (5 plantas X 3 edades de la hoja X 2 réplicas).

El ángulo entre los folíolos de las 30 hojas seleccionadas fue medido cada hora, de las 7.00 a las 19.00. Las mediciones se realizaron en dos períodos diferentes. La primera serie de mediciones se efectuó el 14 de julio de 1989, cuando todas las plantas estaban sujetas a estrés hídrico al eliminar el riego las dos semanas anteriores. La segunda serie de mediciones se realizó el 14 de agosto, después de un mes de riego adecuado. Adicionalmente, las plantas en esta segunda medición habían sido regadas el día anterior a capacidad de campo del suelo.

Por lo tanto, cada serie de mediciones representa un nivel diferente en la disponibilidad de agua. Debido a la dificultad de desarrollar un gran número de plantas simultáneamente en el invernadero, el tratamiento de estrés hídrico se realizó con las mismas plantas que un mes más tarde fueron sujetas al tratamiento de riego. La cuantificación del potencial agua en el suelo se determinó por psicrometría (Turner, 1981), mediante el microvoltímetro HR-33T y la cámara de muestreo C-52 (Wescor, Inc., Logan, Utha, USA). Esta determinación se realizó a tres profundidades y en dos sitios diferentes en 2 de las 5 macetas utilizadas para estudiar el movimiento foliar.

Debido a que el ángulo entre los folíolos varió en todos los casos entre 0° y 160°, las diferencias entre la estadística circular y la convencional fueron insignificantes (Batschelet, 1981). Dentro del intervalo observado, mayores valores angulares representan necesariamente una mayor separación entre folíolos (para más detalles sobre este aspecto metodológico ver Ezcurra et al., 1992). Así, para simplificar el análisis y la interpretación, se empleó la estadística convencional. Se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) para evaluar el efecto de las tres variables bajo estudio (hora del día, edad de la hoja y estado hídrico) sobre la apertura de los folíolos.

RESULTADOS

El potencial hídrico del suelo después de suspender el riego durante las dos semanas anteriores, mostró valores sumamente bajos (en todos los casos las lecturas fueron menores del valor mínimo detectable por el microvoltímetro que es de -9.6 MPa. En condiciones de campo Ezcurra et al. (1992) han medido en la gobernadora, bajo condiciones de estrés hídrico, un potencial de -8.5 MPa. Esto implica que después de suspender el riego durante dos semanas, la cantidad de agua disponible en el suelo para las plantas juveniles de gobernadora en el experimento de invernadero fue prácticamente nula. Por el contrario, después de regar a saturación el suelo se recargó de agua y el potencial hídrico adquirió un valor de cero MPa., el cual se mantuvo durante una semana.

La apertura foliar varió significativamente con el estado hídrico de la planta, la hora del día y la edad de la hoja (Fig. 2). No se encontraron diferencias significativas entre las plantas individuales. Las plantas sometidas a estrés mostraron aperturas foliares significativamente menores que las de las plantas que no lo fueron. Los folíolos siempre estuvieron abiertos cerca de su máxima apertura desde las 7.00 horas, y se mantuvieron así hasta cerca de las 16.00 horas. Después de las 16.00 horas se cerraron en 2-4 horas (Fig. 2). Finalmente, los folíolos de las hojas jóvenes estuvieron significativamente más cerrados que las hojas maduras y

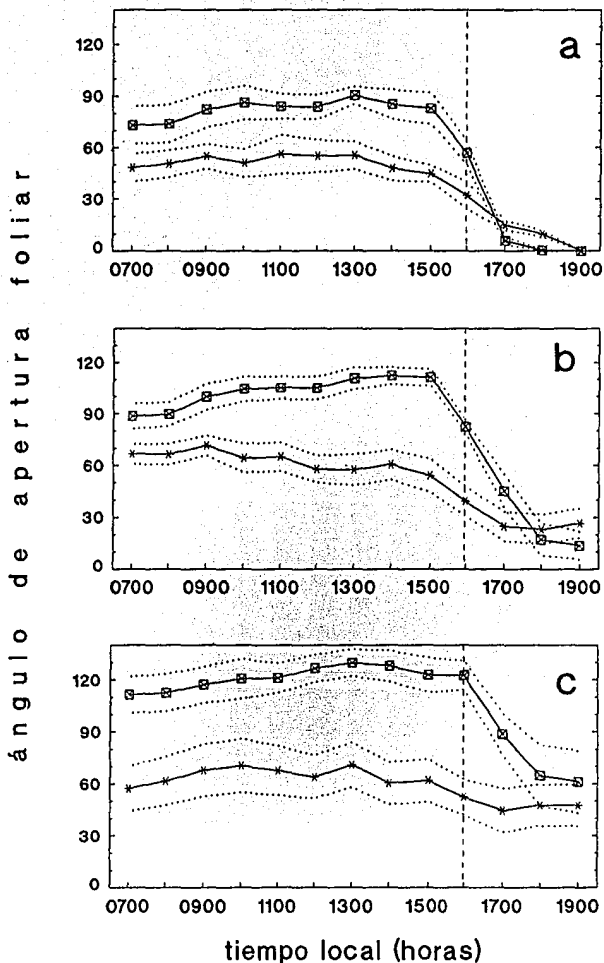


Fig. 2. Marcha horaria de los ángulos foliares de *Larrea tridentata* desarrollada en el invernadero, para (a) hojas jóvenes, (b) hojas maduras y (c) hojas viejas. Las curvas para plantas bien irrigadas se muestran mediante cuadros, y para plantas sometidas a estrés hídrico por asteriscos. Los errores estándar están señalados por líneas punteadas. El ANDEVA de esta gráfica está representado en el Cuadro 1. La incidencia de radiación en el invernadero se inició para julio y agosto a las 0530 y 0540 horas respectivamente, mientras que la ausencia de radiación directa (- -) se presentó a las 1600 y 1554 horas respectivamente.

viejas.

Se encontraron también términos de interacción significativos entre las tres principales variables (Cuadro 1). Las plantas sometidas a estrés fueron más constantes en el tiempo, mientras que los folíolos más afectados fueron más sensibles a los cambios de hora. En las hojas más viejas el estado hídrico afectó al ángulo foliar más que en las hojas jóvenes: las diferencias entre los folíolos irrigados y no irrigados fue mayor para las hojas viejas. Por otro lado, las hojas viejas variaron menos en el tiempo que las hojas jóvenes y maduras, sus aperturas foliares fueron relativamente más constantes a través del día.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Existe una estrecha relación entre la apertura foliar y el estrés hídrico. En general, las plantas sometidas a mayor estrés muestran menor apertura entre folíolos que los individuos no afectados. La apertura foliar varía de una manera diferencial de acuerdo con la edad de las hojas. Las hojas jóvenes, en general, están más cerradas y más erectas que las hojas viejas. De esta manera, la intercepción de luz a mediodía es transferida a las hojas viejas, y la ventaja diferencial de poseer mesófilo erecto se concentra sobre las hojas jóvenes (un modelo detallado de intercepción de luz y una discusión de este problema se presenta en Ezcurreta et al., 1992). Esto es particularmente cierto en plantas no afectadas, en las cuales las hojas viejas

Cuadro 1. Cuadro de ANDEVA, en el que se describe la variación del ángulo foliar en relación al estrés hídrico, hora del día y edad de la hoja (ver también Fig. 2).

Fuente	S.C.	g.l.	C.M.	F	P	r ²
Efectos principales	73815	15	4921.0	166.8	<0.0001	0.87
Estrés hídrico	22952	1	22952.0	778.0	<0.0001	0.27
Edad	14613	2	7306.5	247.7	<0.0001	0.17
Hora	36250	12	3020.8	102.4	<0.0001	0.43
Términos de interacción	10652	38	280.3	9.5	<0.0001	0.13
Estrés hidr. X Edad	2708	2	1354.0	45.9	<0.0001	0.03
Estrés hidr. X Hora	5636	12	469.7	15.9	<0.0001	0.07
Edad X Hora	2308	24	96.2	3.3	<0.0027	0.03
Modelo completo	84467	53	1593.7	54.0	<0.0001	0.99
Error	708	24	29.5			
Total	85175	77	1106.2			

tienen, en promedio, 30° de apertura foliar más que las hojas jóvenes. Las hojas viejas son probablemente más resistentes que las hojas jóvenes a este estrés adicional, dado que están más esclerosadas y, adicionalmente, se encuentran parcialmente sombreadas por las hojas jóvenes de arriba.

Cuando la disponibilidad de agua es alta, los foliolos se abren desde la mañana. Bajo estas condiciones la planta posiblemente usa mucha agua, dado que la exposición a la luz directa fotosintéticamente activa se incrementa, pero puede también interceptar más radiación (Ezcurra et al., 1992). Así, las plantas de esta especie pueden regular, a través del movimiento foliar, el uso del agua y la estrategia de interceptación de luz. El cambio del ángulo del dihedro que forman las hojas divaricadas permite a la gobernadora funcionar tanto como una planta conservadora de agua, o como una planta consumidora, sin perder sus hojas. Esto posiblemente confiere a la especie una gran plasticidad en zonas áridas: una amplia apertura foliar puede permitirle interceptar abundante radiación fotosintéticamente activa durante períodos de alta disponibilidad de agua, mientras que el cierre de los foliolos durante las temporadas calientes y secas le permite disminuir la captación de radiación directa.

RECONOCIMIENTOS

Este proyecto fué apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT, México). El último autor actuó como director del proyecto.

LITERATURA CITADA

- Ashby, E. 1932. Transpiratory organs of *Larrea tridentata* and their ecological significance. *Ecology* 13: 182-188.
- Batschelet, E. 1981. Circular statistics in biology. Academic Press. London. pág. 4.
- Ezcurra, E., C. Montaña y S. Arizaga. 1991. Architecture, light interception, and distribution of *Larrea* species in the Monte Desert, Argentina. *Ecology* 72(1): 23-34.
- Ezcurra, E., S. Arizaga, P. L. Valverde, C. Mourelle y A. Flores-Martínez. 1992. Foliole movement and canopy architecture of *Larrea tridentata* (DC.) Cov. in Mexican deserts. *Oecologia (Berl.)* 92(1): 83-89.
- Hunziker, J. H., R. A. Palacios, A. G. de Valesi y L. Poggio. 1972. Species disjunctions in *Larrea*: evidence from morphology, cytogenetics, phenolic compounds, and seed albumins. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 59: 224-233.
- Hunziker, J. H., R. A. Palacios, L. Poggio, C.A. Naranjo y T. W. Yang. 1977. Geographic distribution, morphology, hybridization, cytogenetics and evolution. In: Marbry, T. J., J. H. Hunziker, D. R. DiFeo (eds.). *Creosote Bush. Biology and Chemistry of Larrea in New World Deserts*. US/IBP Synthesis Series No. 6. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania. pp. 10-47.
- Neufeld, H. S., F. C. Meinzer, C. S. Wisdom, M. R. Sharifii, P. W. Rundel, M. S. Neufeld, Y. Goldring y G. L. Cunningham. 1988. Canopy architecture of *Larrea tridentata* (DC.) Cov., a desert shrub: foliage orientation and direct beam radiation interception. *Oecologia (Berl.)* 75: 54-60.
- Turner, N. C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil* 58: 339-366.
- Runyon, E. H. 1934. The organization of creosote bush with respect to drought. *Ecology* 15: 128-138.

DISCUSION Y CONCLUSION GENERAL

DISCUSION Y CONCLUSION GENERAL

Las zonas áridas: el papel del agua y otros factores físicos

Los dos enfoques seguidos en este estudio aquí brindan dos evidencias distintas para responder la pregunta central del estudio. Como se explicó en su momento, tales enfoques a pesar de sus diferencias son complementarios.

Por un lado, se demuestra que la disposición espacial de los cuatro tipos de matorrales xerófitos de la zona de estudio guarda una estrecha relación con las variaciones geomorfológicas. Para una localidad dada de la zona de estudio, la presencia o ausencia de ciertos grupos de especies está fuertemente correlacionada con rasgos del paisaje como geoforma, pedregosidad, microrelieve y origen del suelo. En este caso, cuando el nivel de aproximación comprende a la vegetación, se encontró que las variables relacionadas con la geomorfología, y no el agua directamente, determinan su composición y arreglo espacial.

Por otro lado, para entender el papel fundamental del agua se profundizó en el movimiento foliar de Larrea tridentata. El movimiento foliar en esta especie representa una estrategia que le permite reducir la pérdida de agua modificando, con esto, la superficie de exposición. Cuando las plantas enfrentan déficit hídrico, el grado de apertura de los folíolos a lo largo del día es menor que en el caso contrario. A lo anterior hay que agregar que esta apertura es todavía menor si se trata de hojas jóvenes. Esto indica que, además de influir en el movimiento foliar de plantas estresadas y no estresadas, el déficit de agua también promueve una dinámica diferencial de apertura dentro de la misma planta. Con relación a la arquitectura del dosel, la orientación

preferencial del mismo, el autosombreo e inclinación son rasgos que le permiten, al igual que el movimiento foliar, reducir la superficie expuesta a la radiación solar. Como se puede apreciar, esto revela con detalle la importancia del agua en las zonas áridas por lo menos a nivel individual para el caso de Larrea tridentata.

Insistiendo en lo dicho por Noy-Meir (1973), el principal atributo de los ecosistemas áridos es una precipitación muy baja que hace al factor agua el control dominante para los procesos biológicos. Los resultados surgidos del estudio en Larrea tridentata coincide con esto; sin embargo, no sugiere que cualquier estudio realizado en dichos habitats sea totalmente dirigido al factor agua o humedad y se ignore a otros factores bióticos y abióticos de relevancia. La estrecha relación entre la vegetación y la geomorfología analizada en el capítulo I lo apoya. Si el problema se simplificara solamente a los aspectos hídricos, por complejos que éstos sean, se puede caer en el espejismo reduccionista de asumir erróneamente al desierto como un ecosistema simple (Noy-Meir, 1981) y menospreciar a todos los demás elementos del ecosistema. Entre otras cosas, las zonas áridas padecen niveles bajos de productividad primaria (Tabla 1) por la poca disponibilidad de nutrientes (principalmente nitrógeno) (Noy-Meir, 1985), erosión muy intensa y bajas cantidades de materia orgánica en el suelo (Gupta, 1979). Lo que quiero decir con esto simplemente es que uno no debe sobrestimar el papel del agua en el desierto.

Como se dijo anteriormente, el agua tiene un papel

preponderante en la dinámica y biología de las zonas áridas, pero es necesario considerar dos cosas. Por un lado, los efectos del déficit hídrico, como variable, pueden ser opacados por otras variables (sombreado, exposición, pedregosidad y mantos freáticos entre otros). Por otro lado, su efecto puede ser intensificado por otros factores como salinidad, orientaciones con alta exposición solar y baja permeabilidad del suelo (Noy-Meir, 1973). En relación a esto, Noy-Meir (1973) menciona que la pérdida de agua en los desiertos depende de otros factores relacionados con la actividad estomática de las plantas como luz, temperatura y humedad del aire.

Tabla 1. Productividad primaria para los ecosistemas terrestres del mundo. A=área (10^6 km^2), PPNA=productividad primaria neta media por área (g m^{-2} o t km^{-2}) y PPNM=productividad primaria neta mundial (10^9 t) (tomado de Begon et al., 1986, basado en Whittaker, 1975).

Ecosistemas	A	PPNA	PPNM
Bosque Tropical Lluvioso	17.0	2200	37.4
Bosque Tropical Estacional	7.5	1600	12.0
Bosque Templado Perenne	5.0	1300	6.5
Bosque Templado Deciduo	7.0	1200	8.4
Bosque Boreal	12.0	800	9.6
Bosques y Matorrales	8.5	700	6.0
Sabana	15.0	900	13.5
Pastizal Templado	9.0	600	5.4
Tundra y alpino	8.0	140	1.1
*Desiertos y semidesiertos	18.0	90	1.6
*Desiertos extremos	24.0	3	0.07
Cultivos	14.0	650	9.1
Pantanos	2.0	2000	4.0

Los desiertos en México: el caso específico del Desierto Chihuahuense

En el presente trabajo brinda evidencias sobre el papel que pueden jugar los factores físicos relacionados con el relieve y

el agua en las zonas áridas del norte de México a dos niveles de estudio muy diferentes. Con esto quiero decir que el papel que desempeña el relieve en el desierto (Capítulo I), puede ser tan importante como el que determina el factor agua (Capítulo II y III).

La particularidad en las relaciones entre la vegetación xerófila y los factores ambientales, específicamente los geomorfológicos y cualidades del suelo, en el sur del Desierto Chihuahuense coinciden con los reportados por otros trabajos (Montaña, 1988, 1990; Montaña y Greig-Smith, 1990). El énfasis en estas variables físicas contrastan con la estrecha relación que existe entre la gobernadora (Larrea tridentata) y el régimen hídrico, tanto en ella como en el suelo. La información de este estudio referente a las diferentes respuestas presentadas por esta típica especie xerófila dan clara referencia al tipo de condiciones que enfrenta este arbusto en el Desierto Chihuahuense (Mapimí) y algunas localidades de otros desiertos mexicanos norteños. En conjunto, estas adaptaciones en el comportamiento representan la estrategia seguida por Larrea tridentata que le permiten, directa o indirectamente, afrontar el estrés hídrico que se presenta en las zonas áridas de México. Específicamente para el movimiento foliar, el trabajo realizado en el invernadero reforzó la información del movimiento foliar en relación con la sequía y edad de la hoja. El movimiento de los folíolos en relación con su edad es diferencial como consecuencia del grado de esclerosamiento y susceptibilidad a la radiación solar.

Tipos de vegetación: ¿discrecionalidad o no de las comunidades?

El uso del concepto de tipos de vegetación (Capítulo I) no

implica de ninguna manera asumir a la comunidad como una unidad discreta con límites claros y evidentes. La idea de tipos de vegetación sólo requiere de identificar, para una localidad dada, la existencia de una asociación o ensamblaje de especies particular hasta cierto punto predecible (Begon et al., 1988). Dichas entidades, de no ser cuando las condiciones varían radicalmente, se arreglan secuencialmente a lo largo de gradientes ambientales donde gradualmente va cambiando la composición y diversidad específica. La utilización de métodos multivariados en el Capítulo I tuvo la finalidad de identificar las asociaciones o ensamblajes de especies presentes (clasificación), las variables ambientales que conforman el gradiente en el cual se arreglan el conjunto de asociaciones, es decir, la vegetación (ordenación) y estimar dichos tipos de vegetación con base en los factores ambientales que caracterizan su localidad (habitat).

Consideraciones finales

Los diferentes enfoques utilizados en este trabajo nos brindan dos visiones complementarias de las relaciones entre las plantas y el ambiente en esta región del desierto Chihuahuense:

1. A nivel de la vegetación: aspectos de la relación entre la vegetación xerófila y su ambiente físico.
2. A nivel de individuo: estrategias morfo-funcionales seguidas por Larrea tridentata para enfrentar las condiciones de aridez.

En el primer caso, la variación en la composición florística de las comunidades vegetales (tipos de vegetación), así como su distribución en el espacio, está fuertemente correlacionada con

la variación en los rasgos físicos del paisaje y que influyen sobre las condiciones hídricas del terreno. Estos rasgos físicos como son geoforma, microrelieve del suelo y pedregosidad son factores que tienen influencia indirecta sobre el factor humedad. Esta influencia, que aparentaría no ser tan clara, se centra principalmente en la variación de la disponibilidad del agua al variar las características del terreno (en el sombreado, retención y exposición del suelo, por ejemplo). Esto es, si el terreno fuera totalmente uniforme, así como la lluvia y las características de suelo, la distribución del agua sería igual de homogénea. En cambio, si el terreno es heterogéneo en su relieve, características y rasgos, la distribución del agua estaría influida por esto de la misma manera, es decir, se distribuiría de manera heterogénea, diferencial e irregular. En este punto en específico queda claro que la disponibilidad del agua, de por sí deficiente, estaría fuertemente supeditada a estos rasgos del paisaje.

En el segundo enfoque, se puntualiza en el factor hídrico como un recurso que influye, claramente, en la forma de vida y función de Larrea tridentata. Esta especie característica de los desiertos del norte de México es un arbusto perenne claramente xeromórfico. La similitud estructural entre las plantas de los ambientes desérticos nos habla de una clara relación con los factores físicos del ambiente, independientemente de la filogenia e interacción con otras especies (Solbrig et al., 1977). Larrea tridentata desarrolló adaptaciones morfológicas y funcionales tendientes a economizar el agua, y por ende, permitirle enfrentar

eficientemente el déficit de este recurso. El déficit hídrico está determinado por varias causas; lo discreto, impredecible e infrecuente de la precipitación (Noy-Meir, 1973), altos niveles de radiación solar (Solbrig et al., 1973) y baja retención del suelo (Gupta, 1979), así como por la rápida pérdida de humedad por evaporación (Noy-Meir, 1979/80) y escurrimiento superficial (Noy-Meir, 1973). Larrea tridentata tendría atributos morfológicos y funcionales que compensarían estas desventajas ambientales reinantes en el desierto, recordando que dicha especie no presenta adaptaciones como succulencia, caducifolidad y espinas, todos ellos rasgos típicos de las especies xeromólicas.

Literatura Citada

- Begon, M, J.L. Harper y C.R. Townsend (1986) Ecology. Individuals, Populations and Communities. Blackwell. Oxford.
- Gupta, R.K. (1979) Integration. In: D.W. Goodall y R.A. Perry (eds.), Arid-land Ecosystems: Structure, Functioning and Management Vol. 2. Cambridge University Press, Cambridge. England. pp. 573-606.
- Montaña, C. (1988) La vegetación y sus relaciones con el ambiente. In: C. Montaña (ed.) Estudio Integrado de los Recursos Vegetales, Suelo y Agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. I Ambiente Natural y Humano. Instituto de Ecología, A.C. México. pp. 199-223.
- Montaña, C. (1990) A floristic-structural gradient related to land forms in the southern Chihuahuan Desert. J. Veg. Sci. 1:669-674.
- Montaña, C. y P. Greig-Smith (1990) Correspondence Analysis of species by environmental variable matrices. J. Veg. Sci. 1:453-460.
- Noy-Meir, I. (1973) Desert ecosystems: environment and producers. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4:25-51.
- Noy-Meir, I. (1979/80) Structure and function of desert ecosystems. Isr. J. Bot. 28:1-19.
- Noy-Meir, I. (1981) Understanding arid ecosystems: the challenge. In: D.W. Goodall y R.A. Perry (eds.), Arid-land Ecosystems: Structure, Functioning and Management Vol. 2. Cambridge

University Press, Cambridge.pp. 447-449.

Noy-Meir, I. (1985) Desert ecosystems: structure and function.In: M. Evenari, I. Noy-Meir y D.W. Goodall (eds.), Hot Deserts and Arid-shrublands Vol.A.Elsevier, Leiden.pp. 93-103.

Solbrig, O.T., M.A. Barbour, J. Cross, G. Goldstein, C.H. Lowe, J. Morello y T.W. Yang (1977) The strategies and community patterns of desert plants.In: G.H. Orians y O.T. Solbrig (eds.), Convergent Evolution in Warm Deserts: Examination of Strategies and Patterns in Deserts of Argentina and the United States.Dowden, Hutchinsonson & Ross.pp. 67-100.

AGRADECIMIENTOS

Quiero manifestar mi más sincero agradecimiento a las siguientes personas:

En especial a tres ilustres ecólogos: Alejandro Zavala Hurtado (director de tesis), Exequiel Ezcurra (comité tutorial) y Carlos Montaña (comité tutorial) por su invaluable ayuda, dedicación, orientación, lucidez y creatividad.

A Irene Pisanty, Fernando Vite, Jorge Meave y Silvia Castillo por los certeros comentarios, propuestas y aportes críticos hechos al presente trabajo, que sin duda lo mejoraron.

A todos los miembros del Programa de Aprovechamiento Integral de Recursos Naturales con especial mención a Julia Carabias, Gilberto Hernández, José Luis Blando, Yup Verhulst, Carlos Ramírez y Carlos Toledo.

A mi gran amiga Yolotl Palacios.

A mis queridos padres, Luis Valverde y Ana María Padilla.

A mis queridos hermanos, Gonzalo, Ana María y José Valverde.

A Amaury Díaz y Santiago Arizaga

A la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa y a la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.

A todas aquellas criaturas de más de cuatro patas que no incomodaron mis estancias en el desierto.

Y a todas aquellas personas que me han apoyado y he omitido más por razones de memoria que mal agradecimiento.