CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLOGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

ASPECTOS FUNCIONALES Y BIOGEOGRÁFICOS EN DESIERTOS CÁLIDOS DE AMÉRICA: DESIERTO SONORENSE (México) Y DESIERTO DEL MONTE (Argentina)

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, manejo y preservación de los recursos naturales
(Orientación en Ecología)

P r e s e n t a

María Cristina Perea Gamboa

La Paz, Baja California Sur, México. Diciembre de 2005

CONFORMACIÓN DE COMITÉS

Comité Tutorial y de Revisión:

Dr. Exequiel Ezcurra - Director de Tesis
Museo de Historia Natural de San Diego – California - EE.UU

Dr. José Luis León de la Luz - Co- Director de Tesis
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste – B.C.S. - México

Dr. Sergio Hernández Vázquez
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste – México

Dr. José Delgadillo
Universidad Autónoma de Baja California – Ensenada - México

Dr. Víctor Barradas
Universidad Autónoma de México – Distrito Federal - México

Jurado de Examen de Grado:

Dr. Exequiel Ezcurra
Museo de Historia Natural de San Diego – California - EE.UU

Dr. José Luis León de la Luz
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste – B.C.S. - México

Dr. Sergio Hernández Vázquez
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste – México

Dr. José Delgadillo
Universidad Autónoma de Baja California – Ensenada - México

Dra. Sara Díaz (Suplente)
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste – B.C.S. – México

Dra. Aurora Breceda Solís (Suplente)
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste – B.C.S. - México

Dedicatorias

A LA MEMORIA DE MI PADRE, *JULIO RAÚL* , QUIÉN NOS HA DADO TODO Y MÁS

A LAS DOS MUJERES QUE MARCARON MI CAMINO Y QUE SON MI EJEMPLO Y MI GUIA, MI MADRE, *RAFAELA* Y MI HERMANA, *MARGARITA*

A MIS HERMANOS, *JORGE*, *RAFAEL*, *BENJAMÍN* Y *DIEGO*, DE QUIENES APRENDI QUE EL AMOR SE EXPRESA DE MANERAS MUY DIFERENTES

A MIS QUERIDOS SOBRINOS, ESAS PERSONITAS QUE LLENARON DE ALEGRIA NUESTRAS VIDAS

A MIS AMIGOS, LOS ÁNGELES QUE DIOS PUSO EN MI CAMINO

Agradecimientos

Al Departamento de Postgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste por la valiosa ayuda que me brindaron para poder realizar mis estudios de doctorado

A la Universidad Nacional de Tucumán, Argentina, por la beca otorgada a través del Rectorado para cubrir parte de mis estudios de doctorado en México

Al Dr. Exequiel Ezcurra por aceptar dirigir esta tesis, por el cariño, apoyo y paciencia con que trata a sus estudiantes, los que de alguna manera intentamos investigar y hacer "ciencia"

Al Dr. José Luis León de la Luz por aceptar ser co-tutor de este trabajo, por aquellos comienzos duros y por esta culminación de aceptación y reconocimiento

A los miembros del comité revisor, Dr. Sergio Hernández, Dr. Delgadillo y Dr. Barradas, por los comentarios y sus oportunas observaciones

A la Dra. Sara Díaz por la buena disposición en todo momento y por su apoyo

Al Instituto Nacional de Ecología de México (INE – SEMARNAT), por los subsidios otorgados al proyecto "Estudio morfoecológico de la vegetación de El Comitán, Baja California Sur, como modelo funcional de la supervivencia de las plantas en zonas áridas de México", lo cual cubrió parte de la presente investigación

A la Directora del postgrado Dra. Thelma Castellanos Cervantes, por su dedicación en subsanar ciertos inconvenientes para la presentación de esta tesis, y por su calidez humana

A las Licenciadas Osvelia Ibarra y Leticia Rubio, como también a la Sra Beatriz Gálvez por su cordial atención, y la ayuda que me brindaron en todo momento

A la Maestra Diana Fischer, por todo el apoyo y el cariño con que me trato

Al Maestro José Juan Navarro, mi querido amigo "Juan", por estar siempre en los momentos que lo necesite, por su ayuda y por sus consejos

A los Técnicos Don Miguel, Franco y Reymundo, por acompañarme en las tareas de campo, por sus consejos permanentes y por el cariño con que siempre me trataron

Al Laboratorio de Histología e Histoquímica del CIBNOR, a cargo de la Maestra Carmen Rodríguez, y el Técnico en A. Eulalia Meza, por experimentar conmigo las técnicas de cortes y tinciones con material vegetal, por su constante apoyo y el trato amable, también mi agradecimiento a Gabriela y Vanessa

Al Dr Travis Columbus de Rancho Santa Ana Botanical Garden (EE.UU), por permitirme el uso del Laboratorio de Anatomía Vegetal y por su ayuda en la realización de los cortes anatómicos, también un agradecimiento a Douglas y a la Dra. Rosa Cerros

Al Dr Jon Rebman, curador del herbario del Museo de Historia Natural de San Diego (EE.UU), por permitirme revisar las colecciones y por la información bibliográfica que me ofreció. También un agradecimiento a la Sra Patrica Beller por su importante colaboración

A la familia del Dr. Exequiel Ezcurra, por recibirme en su casa de San Diego, y por el cariño con que me trataron

Al Laboratorio de Fisiotécnia Vegetal del CIBNOR, a cargo del Técnico Lidia Hirales y la Maestra Carmen Mercado, por su importante ayuda en la determinación del Área Foliar Específica y en el uso de la cámara de Sholander

Al Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica del CIBNOR, a la Bióloga Rocío Coria Benet, al Ing. Joaquín Rivera y la M. en C. Patricia González Zamoral, por la ayuda brindada en la elaboración del mapa de asociaciones vegetales, también al Geólogo Gonzalo Arredondo por su colaboración en el trabajo de campo

A los Sres. Horacio Sandoval y Manuel Melero del Laboratorio de Cómputos de postgrado del CIBNOR, por el constante asesoramiento

A la Dra. Yolanda Maya Delgado por ayudarme a interpretar los perfiles de suelos

Al Dr. Enrique Bojorques por su colaboración en la realización de los análisis estadísticos

A la Lic. Ana Talamantes por su cordialidad y excelente disposición en todo momento

A la Dra. Juana López (unidad Guaymas), quién fue la primera persona que me oriento y acompaño cuando llegué a La Paz

A mi querida amiga Sofía Ramos "sofi...sofi", por todo el amor que siempre me brindo, por estar siempre conmigo

A mi querida amiga Izmene Rojas "izme", por todos aquellos momentos compartidos, por lo que paso y por lo que quedo

A mi querida amiga Raquel Bolaños "colibrí", por los momentos compartidos y por nuestras aventuras en la península

A los otros amigos mexicanos que me adoptaron desde un principio y me hicieron muy feliz: Reyna Rubi "flaquita", Isabel Castro "isa", Mercedes "meche", Adriana, Ángel y Maritza, Laura y Ángel, Laura Rivera, Arturo y Soledad, Víctor Ortiz "vicolín", Amauri Cordero, Carlos Félix, La Sra Laurita, Norma Ochoa Alvarez, Roxana Inohuye Rivera, Anahid, Anita, Mayra, Chaito, Blanca y Alfonso, Christian y Karina, Javier Caraveo Patiño, Israel, Bruno, Clarita Esquivel Huesca, Bibi y Carlos, Alejandra Cabrera "vecina", Mauricio Hoyos Padilla "hermanito", Gabriel Meza León "gabo", Oscar Estrada "tigger", José Luis Sandoval, Belén .... y a los que no recuerdo en este momento.....Muchas Gracias!

A la familia Ramos Galván, mi familia adoptiva, Sofía, Abel y Sofi, quienes me dieron todo el cariño y me trataron como una hija y una hermana....Gracias!

A mi querido amigo Roberto Martínez "honduras", que me enseño a ver las cosas de una manera "bonita" sin tanto rencor y dolor.....Gracias amiguito sarcocaule!

A Ramoncita y Lencha, que me dieron mucha alegría y tranquilidad el tiempo que compartí con ellas

A la familia de Víctor Ortiz Ávila, quienes me recibieron en su casa de Puebla y me brindaron lo mejor, a quienes les guardo un profundo agradecimiento y cariño

Al Dr. Alfredo Grau, de la Universidad Nacional de Tucumán, Argentina, quién me brindo su apoyo en todo momento para lograr continuar y culminar con mis estudios de postgrado

A la Dra. María Magdalena Schiavone, Secretaria Académica en la Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina, por su valiosa ayuda

Al Dr. Martín Aguiar, por el apoyo que me brindo en la pasantía que realicé bajo su dirección en el IFEVA, Universidad de Buenos Aires

A la Lic. María Francisca Parrado de la Fundación Miguel Lillo, Argentina, por su ayuda en la realización e interpretación de los cortes anatómicos, por su excelente disposición y por ser mi querida amiga "luli"

A la Lic. Teresa Perera "tery" mi querida amiga y hermana, siempre juntas en las buenas y en las malas, conservando siempre el amor que nos une..... y a mi querido sobrino, Mauricio "el pollo"

A la Lic. Julieta Carrizo, por su constante apoyo y ayuda, por estar siempre presente.... y por compartir conmigo los momentos felices

A la Lic. Sarita Isasmendi "sariceli", por su generosidad y por ser una amiga del alma

Al Lic. Alberto Slanis "albertico", por sus locuras que siempre me hacen reír y olvidar ciertas cositas de la vida

A mis queridas amigas de Argentina: Adriana Hladki, Beatriz Biasuso, Silvia Martínez De Marco, Zulema Fasolo, Alejandra Würschmidt, Alejandra Kortsarz, Graciela Esteban, Beatriz Soria y Leticia López García, por estar siempre presente a lo largo de este doctorado, enviándome mensajes, saludos, alentándome a seguir....Muchas Gracias!

A mi familia, por apoyar en todo momento mis decisiones, por esperarme y por recibirme siempre con todo el amor

Finalmente y ante su grandeza..... agradezco a la Virgen de Guadalupe por permitirme conocer este maravilloso país y la bondad de su gente!

RESUMEN

En el presente trabajo se realizo un estudio funcional de la vegetación de ambientes áridos bajo dos niveles de análisis; uno relacionado a la respuesta general de la comunidad vegetal, el otro dirigido a identificar aspectos particulares en el funcionamiento de las especies que crecen bajo condiciones ambientales particulares. Para lograr estos objetivos se dividió el trabajo en dos partes. La primera abarcó el estudio morfológico funcional del Matorral Sarcocaule en la península de Baja California, el cual fue realizado para identificar los TFs (tipos funcionales) en esa comunidad vegetal. Se trabajó en tres unidades fisiográficas diferentes dentro de la ecoregión del Matorral Sarcocaule: el Matorral abierto, el Matorral cerrado y el Matorral en montículos donde se registraron 41 especies perennes mismas que fueron caracterizadas a partir de 122 atributos morfológicos – funcionales correspondientes a partes vegetativas (tallo y hoja), partes reproductivas (flor y fruto) y etapas funcionales (fenología, polinización y dispersión). Se identificaron cuatro grupos morfológicos para el área de estudio: (a).- plantas crasicaules, y cactus suculentos, (b).- especies sarcocaules, (c).- árboles leñosos y (d).- arbustos leñosos. Los resultados indican que la clasificación de Shreve (1951) sobre las comunidades desérticas basadas en la morfología externa de las plantas es estadísticamente robusta y refleja la existencia de un patrón en su constitución. La segunda parte abarcó el estudio comparativo a nivel morfológico y anatómico foliar de cuatro especies leñosas que crecen en localidades de desiertos cálidos Americanos: dos en el desierto Sonorense en México casi al nivel del mar y dos en el desierto del Monte en Argentina, en un sector de valles intermontanos. Fueron consideradas las situaciones de especies con distribución disyunta, o sea, aquellos taxas cuyas áreas de distribución se encuentran separadas por grandes distancias; y la situación de equivalentes ecológicos, o sea, diferentes especies que presentan similitudes estructurales y funcionales dado la semejanza en los nichos que ocupan. El objetivo del estudio fue conocer el área de distribución de éstas especies en los dos ambientes de desierto y encontrar diferencias y semejanzas en rasgos funcionales, morfológicos y anatómicos que adaptativamente representarían ventajas de estas especies en sus respectivas localidades. Se observó una tendencia, en la misma especie, a presentar órganos de mayor tamaño en las plantas que crecen en el desierto Sonorense, mientras que mayores espesores de tejidos foliares se registraron en las especies del desierto del Monte. Para los casos estudiados, el desierto Sonorense presentaría mayor disponibilidad de agua, mientras que el desierto del Monte en el sector de valles intermontanos ofrecería altas tasas de insolación. Se concluye que la "plasticidad fenotípica" identificada para las especies con distribución disyunta puede ser interpretada como una respuesta funcional que otorga a éstas especies capacidad de adaptación a diferentes micro-ambientes, ampliando gradualmente sus áreas de distribución, permitiendo incluso la dominancia fisonómica de estas especies en el hábitat respectivo. Para los equivalentes ecológicos, la convergencia anatómica observada, relacionada con la constitución "céntrica" del mesófilo clorofiliano, resultan en ajustes funcionales que tenderían a favorecer a las especies en un ambiente particular.

Palabras Claves: tipos funcionales, matorral sarcocaule, clasificación de Shreve, Baja California, áreas disyuntas, equivalentes ecológicos, desierto Sonorense, desierto del Monte

ABSTRACT

In this work a functional study of desert vegetation was done under two levels of analysis, one relative to the general behavior of the vegetation communities and the other directed to identify particular aspects in the function of the species that grow under certain environmental conditions. To accomplish this purpose, the work was divided in two parts. The first part contains the functional morphology study of the sarcocaulescent scrub in the Baja California peninsula, which was done to identify the functional plant types. The work was done in three different physiographic units within the sarcocaulescent scrub ecological areas: open scrub, clustered scrub, and closed scrub. We found 41 perennial species which were characterized using 122 morphology-functional characteristics, corresponding to parts of the plant (stem and leaf), reproductive parts (flower and fruit), and functional phases (phenology, pollination, and dispersion). Our analysis allowed the clear identification of four morphological groups in our study area: (a) crasicaulescent plants and succulent cacti, (b) sarcocaulescent species, (c) woody trees, and (d) woody shrubs. Our results indicate that Forrest's classification of desert communities based on the external morphology of the plants is statistically robust and reflects a significant underlying pattern. The second part includes a comparative study of the morphology and leaf anatomy of four woody species growing in two warm deserts in America: two species in the Sonoran Desert in Mexico, near sea level, and another two species in an intermountain valley in Argentina. The situation of species with disjunct distribution was considered. That is, those taxa, whose areas of distribution are separated by great distances and the situation of ecological equivalents, which are different species that display functional and structural likelihood due to similarities in their niches. The object of the study was to know the area of distribution of these species in both desert environments and find differences and similarities in functional, morphological and anatomic traits that would represent adaptive advantages of these species. A tendency was observed, in the same species to present greater organs in the species that grow in the Sonoran desert. Whereas greater thicknesses of leaves are found mainly in the species of the Monte desert. For the species studied, the Sonoran desert would have greater soil water availability, and those from the Monte, in the intermountain valleys, would endure more sun radiation. We conclude that the "phenotypic plasticity" identified for the species with disjunct distribution can be interpreted like a functional response that gives these species capacity of adaptation to different environments, gradually increasing their distribution areas and physiognomy dominance of these species in their respective habitat. For the ecological equivalents, the anatomic convergence observed, relative to "centric" arrangement in the mesophylls, is in functional adjustments that would tend to favor the species in particular environments.

Key Word: functional types, sarcocaulescent scrub, Shreve's classification, Baja California, disjunction area, ecological equivalent, Sonoran desert, Monte desert

CONTENIDO

Resumen I

Abstract II

Dedicatoria III

Agradecimientos IV

Contenido V

1.- Introducción general 1

2.- Antecedentes 3

2.1.- Aspectos funcionales 3

2.2.- Aspectos biogeográficos 5

2.2.1.- Distribuciones disyuntas 8

2.2.2.- Equivalentes ecológicos 9

3.- Hipótesis 9

4.- Objetivos 10

4.1.- Objetivo general 10

4.2.- Objetivos particulares 10

5.- Zona de estudio 12

5.1.- Aspectos funcionales en una comunidad desértica: El Matorral Sarcocaule (MS) de Baja California Sur – México 12

5.2.- Aspectos funcionales y biogeográficos de especies que crecen en dos áreas de desiertos Americanos: desierto Sonorense (México) y el desierto del Monte (Argentina) 13

6.- Primera Parte: Morfología funcional del Matorral Sarcocaule cercano a La Paz, Baja California Sur, México 15

6.1.- Resumen 15

6.2.- Introducción 18

6.3.- Material y método 21

6.3.1.- Área de estudio 21

6.3.2.- Metodología 22

6.3.3.- Análisis de los Datos 24

6.4.- Resultados 26

6.4.1.- Unidades de vegetación 26

6.4.2.- Distribución de especies 27

6.4.3.- Atributos morfológicos y funcionales de las especies 29

6.4.4.- Distribución de los atributos morfológicos entre los sitios 32

6.5.- Discusión y conclusiones 36

7.- Segunda Parte: Relaciones funcionales y biogeográficas de cuatro especies leñosas que crecen en regiones desérticas de América: el Desierto Sonorense (México) y el Desierto del Monte (Argentina) 40

7.1.- Resumen 40

7.2.- Introducción 43

7.3.- Materiales y métodos 46

7.3.1.- Caracterización de las áreas de estudio..... 46

7.3.2.- Selección de las especies 47

7.3.2.1.- Especies en áreas disyuntas 47

7.3.2.2.- Equivalentes ecológicos 48

7.3.3.- Descripción de las especies seleccionadas 48

7.3.3.1.- Especies en áreas disyuntas 48

7.3.3.2.- Equivalentes ecológicos 49

7.3.4.- Distribución biogeográfica 50

7.3.5.- Muestreo morfológico y anatómico 51

7.3.6.- Análisis estadístico 52

7.4.- Resultados 53

7.4.1.- Análisis biogeográfico 53

7.4.2.- Descripciones histológicas 57

7.4.3.- Análisis de datos morfológicos 60

7.4.4.- Análisis de datos anatómicos 62

7.5.- Discusión y conclusiones 65

8.- Discusión y conclusiones generales 70

9.- Bibliografía 74

10.- Anexo I, II, III, IV y V

11.- Anexo VI: Publicaciones

Perea, C.; E. Ezcurra y J.L. León de la Luz. 2005. Functional morphology of a sarcocaulescent desert scrub in the bay of La Paz, Baja California Sur, Mexico. Journal of Arid Environments 62:413-426.

Perea, C.; E. Ezcurra y J. L. León de la Luz. 2005. Relaciones funcionales y biogeográficas de cuatro especies leñosas que crecen en regiones desérticas de América: el Desierto Sonorense (México) y el Desierto del Monte (Argentina). Enviado a la revista Proceeding of the San Diego Natural History Museum. California. EE.UU.

LISTA DE PUBLICACIONES

Perea, C.; E. Ezcurra y J. L. León de la Luz. 2005. Functional morphology of a sarcocaulescent desert scrub in the bay of La Paz, Baja California Sur, Mexico. Journal of Arid Environments 62:413-426.

Perea, C.; E. Ezcurra y J. L. León de la Luz. 2005. Relaciones funcionales y biogeográficas de cuatro especies leñosas que crecen en regiones desérticas de América: el Desierto Sonorense (México) y el Desierto del Monte (Argentina). Enviado a la revista Proceeding of the San Diego Natural History Museum. California. EE.UU.

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1. Área de estudio:
El Comitán – La Paz (Baja California Sur – México) 13

Fig. 2. Áreas de estudio:
La Paz (Baja California Sur – México) y Amaicha del Valle (Tucumán – Argentina) 14

Fig. 3. Ubicación de las Asociaciones Vegetales en el Matorral Sarcocaule, El Comitán, B.C.S. 23

Fig. 4. Matriz especies x sitios:
a.- Posición de los tres Matorrales: MSa, MSm y MSc, eje 1:2 27

b.- Especies características de cada Matorral, eje 1:2 28

Fig. 5. Matriz atributos morfológicos x especies:
a.- eje 1, separa cactus del resto, eje 2, separa árboles y arbustos leñosos del resto, b.- eje 3, separa sarcocaules y sarcófilos del resto 31

Fig. 6. Matriz atributos morfológicos x sitios: separa los tres tipos de Mastorrales: MSa, MSm y MSc, eje 1:2 33

Fig. 7. Área de Distribución de especies para el desierto Sonorense:
A.- *Parkinsonia praecox* subsp *praecox*
B.- *Capparis atamisquea*
C.- *Caesalpinia placida* 54

Fig. 8. Área de Distribución de especies para el desierto del Monte:
A.- *Capparis atamisquea*
B.- *Parkinsonia praecox* subsp *praecox*
C.- *Bulnesia schickendantzii* 56

Fig. 9. Cortes transversales de hojas y folíolos:
***Parkinsonia praecox* subsp *praecox*, *Capparis atamisquea*, *Bulnesia schickendantzii* y *Caesalpinia placida*..... 59**

LISTA DE CUADROS

Cuadro I. Potenciales Hídricos Foliares (Ψ) de 11 especies arbustivas y arbóreas del Matorral Sarcocaule (-bars) 34

Cuadro II. Área Foliar Específica (gr/cm^2): Tipos de Hojas: HSI: simple, HCO: Compuesta 35

Cuadro III. Comparación de características ambientales entre las localidades de estudio en Baja California Sur (México) y el Noroeste de Argentina 46

Cuadro IV. Comparación de características anatómicas en folíolos de *P. praecox* subsp *praecox* (20x) 57

Cuadro V. Comparación de características anatómicas en hojas de *C. atamisquea* (20x) 57

Cuadro VI. Comparación de características anatómicas en folíolos de *B. schickendantzii y C. placida* (20x) 58

Cuadro VII. Datos morfológicos: HL: hoja largo, HA: hoja ancho, FL: flor largo, FrL: fruto largo, FrA: fruto ancho, SL: semilla largo, SA: semilla ancho Cada valor es la media de 30 individuos ± SE 60

Cuadro VIII. Datos anatómicos: C.S.: cutícula superior; C.I.: cutícula inferior; EpS.: epidermis superior; EpI.: epidermis inferior; EmS.: empalizada superior; EmI.: empalizada inferior; T.E.: tejido esponjoso general; T.A.: tejido acuifero; EsL.: tejido esponjoso laminar; EsC.: tejido esponjoso central; NV: no visible; NP: no posee; ND: no diferenciado Cada valor es la media de 5 individuos ± SE 62

Cuadro IX. Comparación de Potenciales Hídricos Foliares (-bars) Cada valor es la media de tres réplicas ± SD 63

Cuadro X. Comparación de caracteres morfo-anatómicos entre las especies seleccionadas 68

GRÁFICO

Gráfico 1. Diagramas ombrotérmicos para las localidades de La Paz (B.C.S. – México) y Amaicha del Valle (Tucumán – Argentina) 46

LISTA DE ABREVIATURAS

TFs = Tipos Funcionales

MSC = Matorral Sarcocaule

MSCa = Matorral Sarcocaule abierto

MSCm = Matorral Sarcocaule en montículos

MSCc = Matorral Sarcocaule cerrado

AFE = Área Foliar Específica

A.P.N.= Administración de Parques Nacionales – Argentina

1.- INTRODUCCIÓN GENERAL

El término *desierto*, en un sentido amplio, incluye a todas aquellas áreas de la superficie de la tierra cuya actividad biológica está severamente limitada por la disponibilidad de agua (Goodall, 1976). Para los *desiertos cálidos* la aridez es un fenómeno básicamente climático, donde el aporte vía precipitación es sensiblemente menor a la evapotranspiración potencial. Estos desiertos ocurren entre los paralelos de 20º y 40º a ambos lados del ecuador, ocupando aproximadamente un cuarto de la superficie del planeta (Mc Ginnies, 1979; Evenari, 1985; Shmida, 1984; Espinosa y Llorente, 1993).

La vegetación de los desiertos cálidos del mundo presentan fisonomías similares en su vegetación lo cual ha sido interpretado como respuestas selectivas convergentes a presiones ambientales semejantes (Sarmiento, 1972). La existencia de convergencias biológicas entre áreas geográficamente no relacionadas, sugiere que fuerzas semejantes han actuando en ambos sitios, donde la flora y fauna han acumulando selectivamente modificaciones de caracteres con valor adaptativo, de utilidad para incrementar sus posibilidades de supervivencia y dejar descendencia viable (Kramer, 1983, Tilman 1988).

En la actualidad, las aptitudes funcionales y las relaciones de distribución de especies en los diferentes ecosistemas del planeta resultan temas de interés ante el proceso del cambio climático global. Para los desiertos cálidos éste conocimiento es además prioritario dada la marcada fragilidad de éstos ambientes y la creciente incorporación de zonas degradadas

producto de la desertización. La presente tesis se realizó bajo este contexto siendo el objetivo interpretar, por un lado, las respuestas funcionales de una comunidad vegetal perteneciente a un ambiente desértico, y por otro, determinar semejanzas y diferencias en el comportamiento morfo-anatómico entre especies que habitan áreas desérticas distantes.

La investigación comprende dos partes: en la primera se presenta la caracterización funcional de una comunidad vegetal típica del extremo sur de la península de Baja California, México, designada como "Matorral Sarcocaule", donde a partir de un grupo de especies dominantes se definen sus características y tendencias morfológico-funcionales. En la segunda, se complementa la condición morfo-funcional con las relaciones biogeográficas entre especies que crecen en dos áreas de desiertos cálidos de América ampliamente separadas, el desierto Sonorense en México y el Monte en Argentina, donde se identifican respuestas a nivel morfo-anatómico en especies con distribución disyunta y en denominados "equivalentes ecológicos", cuya interpretación se clarifica a partir de los patrones de distribución biogeográfica determinados para dichas especies.

2.- ANTECEDENTES

2.1.- ASPECTOS FUNCIONALES

Los estudios sobre los aspectos funcionales de la vegetación no son recientes, fueron tratados indirectamente en las descripciones botánicas realizadas ya en el siglo XIX, tal el caso de Humboldt (1805), De Candolle (1820), citados en Llorente Bousquets y Morrone (2001), quienes con base en las diferentes condiciones de la vegetación y su relación con el ambiente caracterizaron las grandes regiones geográficas del mundo. Otros que también utilizaron los aspectos funcionales de la vegetación para sus estudios fueron Meyen (1836), Grisebach (1872), Drude (1890) y Shimper (1898), todos mencionados en la recopilación de Knight y Loucks, 1969. En 1934, Raunkiaer establece el concepto de *formas de vida,* las cuales fueron identificadas y clasificadas de acuerdo a la posición de las yemas de renuevo en la planta durante la estación desfavorable, esta conceptualización representa la primera clasificación funcional con la que se inicia una etapa de estudios dirigidos a interpretar las relaciones entre la vegetación y el ambiente que la rodea.

Estudios más recientes tratan el tema funcional directamente haciendo referencia a los *aspectos funcionales* (Knight y Loucks, 1969), o bien a los *guilds* o *gremios funcionales* (Root, 1967), a los *grupos funcionales* (Cummins, 1974; Körner, 1993), o los *síndromes adaptativos* (Sarmiento, 1972; Stebbins, 1974; Herrera *et al.*, 1984) como también a las ampliamente conocidas *estrategias adaptativas* establecidas por Grime (1988). En los últimos años se comenzó a manejar una manera nueva de interpretar las respuestas

funcionales de la vegetación, se trata de los *tipos funcionales* (TFs), los que fueron definidos como aquellos componentes bióticos de los ecosistemas que presentan la misma función o un grupo de funciones en el ecosistema. Sala *et al.* (1997) lo definen como "unidades" que agrupan varias especies bajo un comportamiento común. Smith *et al.* (1997) mencionan que la dinámica de un ecosistema puede ser captada a través de un grupo reducido de TFs, los que tienen la particularidad de estar estrechamente relacionados al ambiente o ecosistema en el cual se encuentran. La clasificación funcional asume que hay una estructura inherente en el mundo vegetal y que los TFs son una revelación de ella (Gitay y Noble, 1997).

La creciente pérdida de especies en los diferentes ecosistemas amenaza la estabilidad de los mismos (Tilman y Knops, 1996; Tilman *et al.*, 1997), ante ésta situación el estudio de los TFs puede representar una herramienta para la rápida caracterización de los ambientes, ya que permite reducir la complejidad y agrupar características de un conjunto de especies, facilitando la toma de decisión relacionadas a protección, conservación y uso de las especies. La identificación de los TFs aporta información sobre diferentes aspectos ecológicos de acuerdo al objetivo y escala del estudio, así, son utilizados en la predicción de respuestas de la vegetación a cambios climáticos y biogeoquímicos a nivel continental y global (Chapin III *et al.*, 1997), también para comparar floras y comunidades con pocas semejanzas taxonómicas o filogenéticas, para obtener información básica en caso de floras amenazadas y poco conocidas (Díaz y Cabido, 1997; Lavorel *et al.*, 1999), en la identificación de respuestas a distintos regímenes locales de pastoreo y rotación (Diaz *et al.*, 1992), en la caracterización del comportamiento de distintos tipos de metabolismos

fotosintéticos en gradientes climáticos regionales (Cabido *et al.*, 1997), entre otras aplicaciones.

La identificación de los TFs en la vegetación se realiza a través de rasgos, caracteres o atributos (*traits*) de las plantas que pueden ser utilizados para ubicar a las especies en grupos cuyos miembros responden de modo similar o son igualmente sensibles a cambios ambientales o a una perturbación (Szaro, 1986). El estudio de los TFs conduce a una clasificación no filogenética la cual agrupa a los organismos que responden de igual modo a un conjunto de factores ambientales.

2.2.- ASPECTOS BIOGEOGRÁFICOS

La biogeografía es la disciplina que estudia la distribución de los seres vivos, tanto en el tiempo como en el espacio, considerando también los procesos que dieron lugar a dicha distribución. Dentro de la biogeografía histórica contemporánea existen tres enfoques para explicar esta distribución: el dispersionismo, la panbiogeografía y la biogeografía cladística. La biogeografía dispersionista, se apoya en las ideas de Darwin y Wallace de mediados del siglo XIX (Crisci y Morrone, 1992; Crisci *et al*., 2000), esta trabaja con taxones individuales, a partir del concepto de que los organismos se dispersan libremente. La panbiogeografía, la cual fue propuesta originalmente por León Croizat (1958), establece que existen patrones de distribución compartidos por muchas especies pertenecientes a grupos taxonómicos diferentes entre si. Esta concordancia de los patrones indica que un mismo acontecimiento geológico o paleoclimático del pasado afectó al biota de una región en general, dividiéndolas en fragmentos (Craw *et al.*, 1999). Al resultado de ese fenómeno

se le llama vicarianza, el profundizar en su estudio implica del conocimiento preciso de la filogenia de los grupos en estudio. A partir de la combinación de la panbiogeografía con la sistemática filogenética de Willi Hennig (1966, citado en Llorente Bousquets y Morrone (2001), surge la biogeografía cladística en la década de los setenta (Espinosa y Llorente, 1993; Morrone *et al.*, 1996). Estos son los enfoques que se tienen hasta el momento para explicar las relaciones de distribución de las especies en los diferentes ecosistemas del planeta.

En el caso de los desiertos cálidos de América del Norte, Sudamérica y Sudáfrica se presentan marcadas influencias en su composición de la flora tropical; esto es, que en su vegetación actual algunos representantes pertenecen a linajes francamente de origen tropical, mismo que se han adaptado progresivamente a la aridez en estos ambientes (Axelrod, 1979; Shmida, 1985; Metcalfe, 1987). Fósiles de flora y fauna indican que al final del Cretácico en el norte y sur América las condiciones fueron menos áridas que en la actualidad, estando cubiertas por bosques tropicales húmedos y templados (Barghoorn, 1951). Dada la posición equidistante al norte y sur del ecuador, las regiones áridas de América presentaron condiciones paralelas en el clima durante el Terciario, durante la gestación de las grandes floras mundiales.

Axelrod (1979) ha propuesto que el desierto Sonorense del NW de México y SW de EE.UU, como ahora se le concibe, existe a partir del Pleistoceno, señalando que su vegetación ha evolucionado a partir de enclaves de clima semiárido que perduraron desde el Mioceno temprano o tal vez desde el Eoceno tardío. Una evolución similar presentó la

vegetación semidesértica del Monte en Argentina, derivando desde elementos de floras más tropicales y mésicas que en los últimos tiempos se extendieron en sur América desde Venezuela hasta el centro de la Patagonia. La flora del desierto Sonorense fue igualmente derivada de un tipo más tropical, la flora ancestral Madro-Terciaria, la cual se extendía a través de lo que es hoy América Central desde Panamá hasta el sur de EE.UU. (Briones, 1994). En cada una de estas dos floras hubo elementos mejor adaptados a las condiciones de sequía desde las cuales muchos de los representantes en la vegetación actual del Monte y Sonora han derivado.

De acuerdo a Vuilleumier (1971), el desierto del Monte es muy joven como región árida, con un clima seco continuo esta región conformó sus comunidades vegetales a partir de elementos originados en el Chaco, provincia fitogeográfica semiárida adyacente al Monte. Lo mismo sucedió con el desierto Sonorense y Chihuahuense los cuales recibieron elementos de su región vecina, Sinaloa, de ambiente mas bien tropical-seco. El Monte se formó durante los últimos eventos tectónicos de las Sierras Pampeanas, en el Pleistoceno. Los elementos tropicales semiáridos de la flora terciaria son el eslabón entre el Monte y los semidesiertos de Norteamérica.

Las floras del Monte y del desierto Sonorense, separadas en la actualidad por unos 5,000 km de selva y bosques intertropicales (Morello, 1958), son más complejas que en el pasado, con muchos elementos endémicos y formas de vida particulares. Para Rzedowski (1991 ab), las regiones áridas fueron territorio de origen y desarrollo de un gran número de plantas, donde el endemismo no solo atañe a grupos taxonómicos sino también a formas biológicas.

A nivel comparativo, la magnitud del endemismo se emplea como indicador del grado de "singularidad" de una determinada flora (Major, 1991), condición que se manifiesta marcadamente en los desiertos cálidos americanos.

2.2.1.- DISTRIBUCIONES DISYUNTAS

El término se aplica a poblaciones de especies estrechamente relacionadas filogenéticamente, que a través de algún evento o proceso se encuentran separadas por barreras geográficas que impiden el libre flujo genético. En tal sentido, se encuentran en proceso de especiación alopátrica. Se interpretan a las áreas disyuntas como el resultado del fraccionamiento de un área inicialmente continua, o bien de migraciones masivas a larga distancia por etapas a partir de un área común (Lacoste y Salanon, 1973). La disyunción entre la flora desértica de norte y sur de América es usualmente interpretada como consecuencia de la dispersión a distancia de las especies (Raven, 1963; Rzedowski, 1973; Solbrig, 1972 a, b), también se argumenta la existencia de una conexión entre norte y sur América en tiempos pasados (Axelrod, 1979), o bien la evolución convergente a partir de ancestros tropicales (Sarmiento, 1972; Orians *et al.*, 1977). Actualmente se enfatiza la inconsistencia de la dispersión a distancia favoreciendo la conexión entre las dos Américas, misma que parece ser geológicamente reciente, apenas hacia finales del Terciario. Trabajos paleobotánicos y paleogeográficos de Axelrod (1941, 1948, 1950), Chaney (1944), Briones (1994) y Rzedowski (1973), permiten interpretar el origen y evolución de éstas áreas disyuntas, revelando la presencia de un vínculo entre los dos sectores desérticos de América.

2.2.2.- EQUIVALENTES ECOLÓGICOS

Se denomina equivalentes ecológicos a aquellos organismos u especies que no se encuentran estrechamente emparentadas, pero que presentan nichos ecológicos similares en distintas comunidades biológicas. Algunos autores han notado que las diferentes especies de animales y plantas cumplen distintas funciones en el complejo ecológico y que el mismo nicho funcional puede estar ocupado por especies con estrecha relación taxonómica o incluso por especies con escasa relación filogenética, en diferentes regiones geográficas (Pianka, 1982). En la vegetación, esta concordancia funcional se manifiesta en una marcada similitud fisonómica de las especies, a pesar de pertenecer a grupos taxonómicos diferentes. Las formas de vida reflejan las condiciones del medio, y en condiciones similares se presentan formas de plantas similares por evolución convergente (Krebs, 1985). En el caso de los desiertos cálidos de norte y sur América, su historia geológica y la actual posición equidistante del ecuador, ha ocasionado el desarrollo de marcadas similitudes climáticas y condiciones de hábitat semejantes para los organismos que los habitan, permitiendo la ocurrencia de significativos casos de equivalencia ecológica entre sus especies.

3.- HIPÓTESIS

- La vegetación del Matorral Sarcocaule de Baja California Sur, sugiere la existencia de TFs heterogéneos, relacionados principalmente con las formas de vida adaptadas a la condición transicional de este matorral, ya que comparte características de ambientes tropicales secos y desérticos.

- Las especies *Parkinsonia praecox* y *Capparis atamisquea* con poblaciones disyuntas en el desierto Sonorense (México) y en el Monte (Argentina), pueden habitar nichos variados gracias a su capacidad de adaptar sus estrategias funcionales a nivel fisonómico, morfológico y anatómico
- Las especies seleccionadas como equivalentes ecológicos: *Caesalpinia placida* presente en el Desierto Sonorense y *Bulnesia schickendantzii* en el Desierto del Monte, comparten respuestas funcionales específicas a las condiciones ambientales en las que habitan.

4.- OBJETIVOS

4.1.- OBJETIVO GENERAL

Caracterizar funcionalmente una comunidad vegetal a través de especies dominantes o representativas del ambiente desértico a partir de la identificación de los Tipos Funcionales (TFs), a la vez definir el comportamiento funcional a través de comparaciones morfo-anatómicas con especies que presentan diferentes situaciones biogeográficas en desiertos cálidos Americanos: dos especies con distribución disyunta y dos equivalentes ecológicos entre el desierto Sonorense (México) y el Monte (Argentina).

4.2.- OBJETIVOS PARTICULARES

- Diseñar una metodología que permita considerar el mayor número de características exomorfológicas para identificar los Tipos Funcionales en la vegetación del Matorral Sarcocaule de Baja California Sur

- A partir del conjunto de características exomorfológicas consideradas, determinar las de mayor significancia para el estudio de los TFs.
- Determinar el papel que cumplen los TFs identificados en la organización funcional del Matorral Sarcocaule de B.C.S.
- Caracterizar las estrategias funcionales a nivel morfo-anatómico y su relación con la distribución fitogeográfica de *Parkinsonia praecox* y *Capparis atamisquea* en sus poblaciones disyuntas y de los equivalentes ecológicos *Caesalpinia placida* y *Bulnesia schickendantzii.*
- Determinar las semejanzas y diferencias en la constitución morfo-anatómica de éstas especies e identificar su relación con el ambiente donde crecen.
- Discutir las características morfo-anatómicas identificadas en relación con el valor adaptativo para las especies estudiadas.

5.- ZONA DE ESTUDIO

5.1.- Aspectos Funcionales en una comunidad desértica: El Matorral Sarcocaule (MSC) de Baja California Sur - México

El área del MSC seleccionada para este estudio se ubica en el borde de la Bahía de La Paz (24° 05' N y 110° 21' W). Forma parte de la Reserva Experimental del CIBNOR (Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste), en la localidad de El Comitán (Figura 1). El MSC es un tipo de vegetación típica del extremo sur de la península de Baja California (León de la Luz *et al.*, 2000). Se encuentra en los limites de comunidades vegetales bien diferenciadas, comparte atributos de la vegetación propiamente desértica (el matorral xerófilo) y de bosques secos tropicales, tanto en su fisonomía como en su composición florística (Shreve, 1937; Shreve y Wiggins, 1964; Wiggins, 1980; Rzedowski, 1978). El clima que posee es del tipo BW(h')hw(e), es decir, muy árido, seco, cálido con precipitación invernal inferior a 10% del total anual, el invierno es fresco, pero no se registran heladas. Las temperaturas promedio extremas son de 18º y 30º (enero y agosto). El régimen de lluvias para este sector de la península, es de tipo "monzónico", con un promedio anual de 180 mm. La temporada de huracanes se presenta de septiembre a octubre.

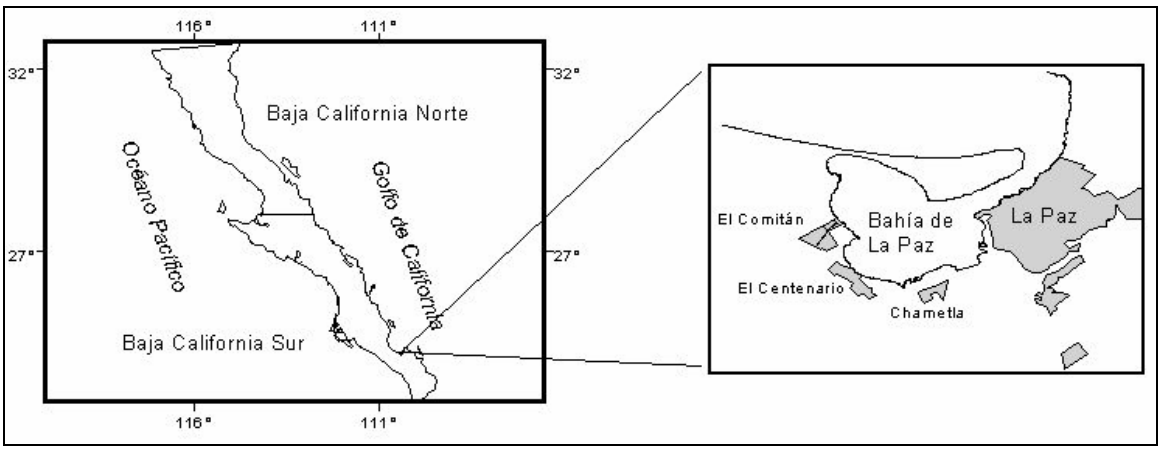

Figura 1.- Área de estudio: El Comitán – La Paz (Baja California Sur – México)

5.2.- Aspectos Funcionales y Biogeográficos de especies que crecen en dos áreas de desiertos Americanos: el desierto Sonorense (México) y el desierto del Monte (Argentina)

En Argentina el desierto del Monte se extiende desde los 24° hasta los 44° de latitud sur (Morello, 1958), siendo una de las grandes regiones semiáridas del país. El área seleccionada para el estudio se ubica en el noroeste de Argentina, provincia de Tucumán, en la localidad de Amaicha del Valle aproximadamente a los 26º 30’ S. En este sector, el desierto del Monte representa un desierto de origen orográfico a una altura (1700 a 1900 m s.n.m.). El clima corresponde al tipo BS (estepario, desértico frío, con veranos cálidos e inviernos secos y fríos). El promedio anual de precipitaciones es de 200 mm. En este ambiente de montaña, la orientación y disposición de los cordones montañosos condicionan la entrada de determinados vientos, los que modifican la temperatura y humedad en los valles, también son importantes los vientos térmicos locales, fríos y descendentes por la tarde y noche y cálidos ascendentes al mediodía (Sesma *et al.*, 1998). La vegetación semidesértica se caracteriza por el predominio de arbustos bajos achaparrados, cactáceas

cilindrocaules, columnares y rastreras, árboles en el fondo de valle y cauces de bajadas y gran variedad de anuales y efímeras de verano e invierno ((Morello, 1958; Cabrera, 1971; Vervoorst, 1979) (Figura 2).

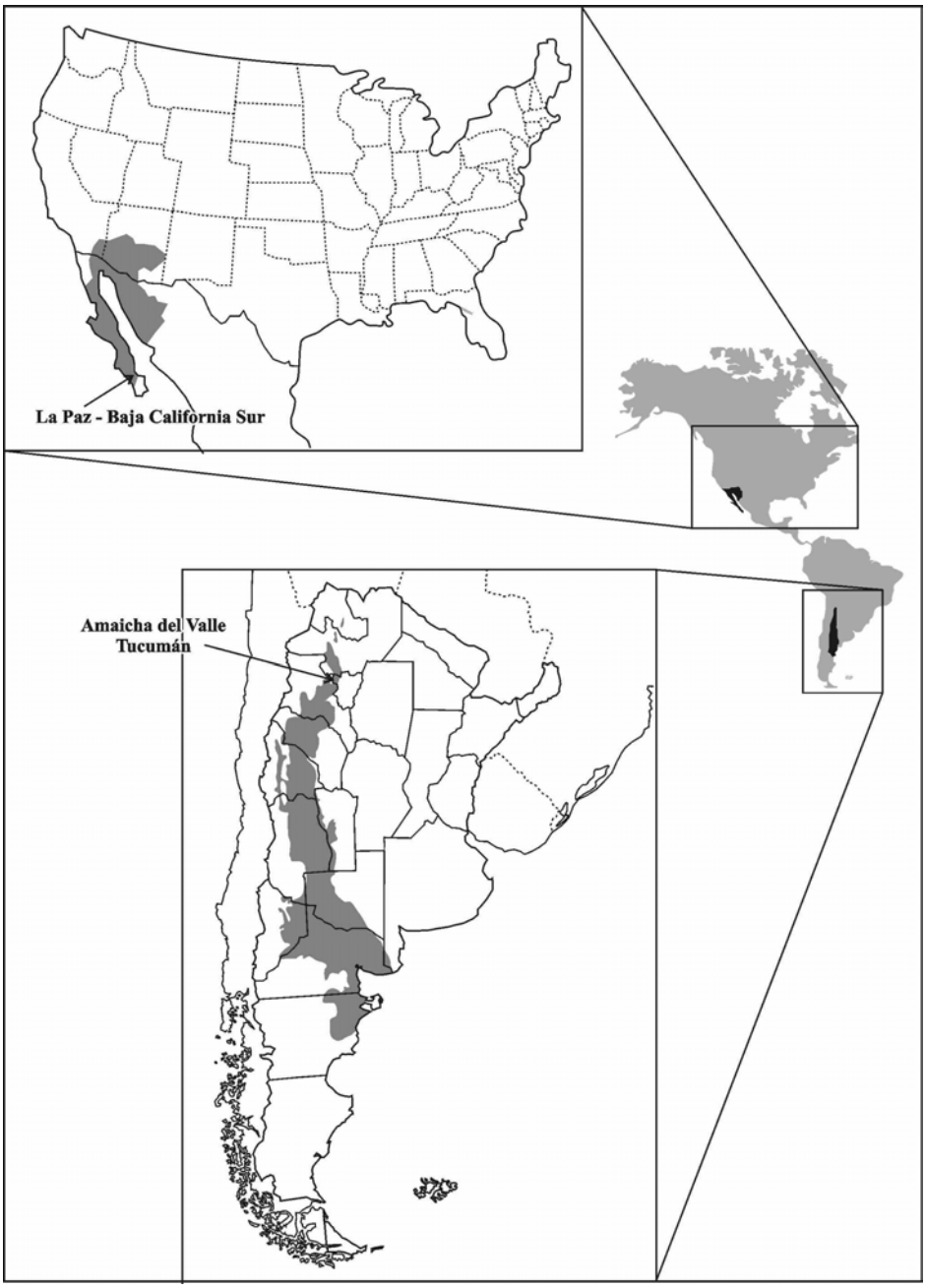

Figura 2.- Áreas de estudio: La Paz -Baja California Sur, México y Amaicha del Valle - Tucumán, Argentina (Tomado de: Shreve & Wiggins, 1964; A.P.N., 1999)

6.- PRIMERA PARTE

Morfología Funcional del Matorral Sarcocaule cercano a La Paz, Baja California Sur, México

6.1.- Resumen

El estudio morfológico funcional en la eco-región del MSC en la península de Baja California fue realizado con el objeto de identificar TFs en esa comunidad vegetal. Se realizó un muestreo previo de la vegetación, consistente en 11 cuadrantes en tres unidades fisiográficas diferentes: el Matorral Sarcocaule abierto (MSCa), el Matorral Sarcocaule en montículos (MSCm) y el Matorral Sarcocaule cerrado (MSCc). En total se registraron 41 especies perennes las cuales fueron caracterizadas a partir de 122 atributos morfológicos – funcionales, correspondientes a partes vegetativas (tallo y hoja), partes reproductivas (flor y fruto) y etapas funcionales (fenología, polinización y dispersión). Se utilizó el Análisis de Componentes Principales (ACP) para determinar las relaciones entre atributos morfológicos y especies, entre especies y sitios, y entre atributos morfológicos y sitios. La morfología del tallo estuvo altamente asociada con grupos de plantas y también con comunidades específicas, constituyendo síndromes reconocibles en la morfología del tallo. Se identificó también que los atributos correspondientes a la flor y el fruto están altamente correlacionados con la morfología del tallo. El análisis realizado identificó claramente cuatro grupos morfológicos en el área de estudio: (a) plantas crasicaules y cactus suculentos, (b) especies sarcocaules, (c) árboles leñosos y (d) arbustos leñosos. Los cactus y las plantas sarcocaules dominan el MSCa, los arbustos leñosos dominan el MSCm, y los

árboles leñosos junto con las formas de vida mencionadas anteriormente, forman el MSCc. Estos resultados indican que la clasificación de Shreve (1951) sobre las comunidades desérticas basado en la morfología externa de las plantas es estadísticamente robusta y refleja la existencia de un patrón en su constitución.

Palabras Claves: tipos funcionales, comunidades desérticas, matorral sarcocaule, clasificación de Shreve, Desierto de Sonora

Abstract

A functional morphology study of a sarcocaulescent scrub in the Baja California peninsula was performed with the goal of identifying plant functional types. We sampled 11 quadrats in three distinct physiographic units within the sarcocaulescent scrub ecoregion: the open scrub, the clustered scrub, and the closed scrub. We found 41 perennial species which we characterized using 122 morphology-functional characteristics, corresponding to vegetative parts (stem and leaf), reproductive parts (flower and fruit), and functional phases (phenology, pollination, and dispersion). We used Principal Components Analysis (PCA) to analyze the relationship between morphological attributes and species, between species and sites, and between morphological attributes and sites. Stem morphology was highly associated with groups of plant species and also with specific communities, forming recognizable stem-morphology syndromes. We also found that flower and fruit attributes are highly correlated with stem morphology. Our analysis allowed the clear identification of four morphological groups in our study area: (a) crasicaulescent plants and succulent cacti, (b) sarcocaulescent species, (c) woody trees, and (d) woody shrubs. Cacti and

sarcocaulescent plants dominate in the open scrub, woody shrubs dominate in the mounds of the clustered scrub, and woody trees, together with all the previous life forms, form the more mesic closed scrub. Our results indicate that Forrest Shreve's classification of desert communities based on the external morphology of the plants is statistically robust and reflects a significant underlying pattern.

Key words: functional types, desert communities, sarcocaulescent scrub, Shreve's classification, Sonoran Desert

6.2.- INTRODUCCIÓN

En los últimos años, se ha tratado de complementar los estudios florísticos con los aspectos funcionales de las especies, lo que representa un nuevo enfoque para caracterizar a las comunidades vegetales. Noss (1990), menciona los tres atributos que caracterizan a una comunidad: composición, estructura y función, donde la condición funcional representa un nivel de mayor complejidad. Para determinarlo, se requiere de la participación de los otros atributos, así como del conocimiento de las variables del ambiente.

En la década de los años 80, se comenzó a manejar una nueva manera de interpretar las respuestas de la vegetación al medio a través de los "Tipos Funcionales" (TFs). Estos fueron definidos como aquellas manifestaciones con valor adaptativo comunes en un grupo de individuos de la misma o diferente especie. Sala *et al.* (1997) lo consideran como "unidades" que agrupan varias especies bajo una expresión común. Smith *et al.* (1997) establecen que la diversidad taxonómica de una comunidad puede ser capturada a través de un número reducido de TFs, mismos que se encuentran estrechamente relacionados como una respuesta al ambiente.

El estudio de los TFs puede ayudar a definir gradientes ambientales, ecológicos, morfológicos–funcionales, o bien las transiciones en las formaciones vegetales y las tendencias evolutivas que se manifiestan desde el conjunto de variables estudiadas. Este enfoque aporta un marco general al estudio de las especies a nivel de comunidades. Trabajos de este tipo han sido realizados por Herrera (1984) en el Matorral Mediterráneo

de España, Bullock (1985) en los Bosques Tropicales Deciduos de México, Montalvo *et al.* (1991) en los Pastizales Mediterráneos de España, Sarmiento (1992) en las Sabanas de Venezuela, Paruelo y Lauenroth (1996) en pastizales y matorrales de norte y sur América, Díaz *et al.* (1998) en la vegetación del centro-oeste de Argentina, e Infante Mata (2001) en las Dunas Costeras del sur de México.

Otra aplicación de los TFs es captar el funcionamiento del ecosistema en términos de flujos de energía y nutrientes, respuestas a disturbios, y otros, definiendo su condición actual y el grado de resiliencia que el ecosistema estudiado puede tener frente a determinadas situaciones y la vulnerabilidad del mismo. Trabajos de este tipo incluyen a Paruelo *et al.* (1997) en matorrales y pastizales de EE.UU., Aguiar y Sala (1998), en la estepa Patagónica y Lavorel *et al.* (1999), para pastizales Mediterráneos en Portugal.

Un tipo de vegetación interesante de estudiar desde el punto de vista funcional es la presente en el sur de la península de Baja California, la que se encuentra compuesta en su mayor parte por matorrales del tipo desértico pertenecientes a la provincia biogeográfica del Desierto Sonorense. La historia geológica, topografía, disposición de tierra y la influencia marina, la posición latitudinal, y el relativo aislamiento geográfico peninsular, han derivado en una variedad de ambientes, asociaciones florísticas, tipos de vegetación y un gran número de endemismos (Shreve, 1937; Shreve y Wiggins, 1964; Wiggins, 1980; Rzedowski, 1991; Brown, 1994). El sector sur de la península concentra diferentes formaciones vegetales a lo largo de gradientes latitudinales y altitudinales, en donde el elemento tropical-seco es prevalente. En este sector se expresa el mejor tipo de una

vegetación denominada Matorral Sarcocaule (MSC), el cual ha sido concebido como resultado de la transición entre el ambiente tropical-seco y el desértico propiamente (León de la Luz *et al.*, 2000). El término "sarcocaule" fue acuñado por Shreve y Wiggins (1964), para indicar a la dominancia fisonómica de la vegetación, caracterizada por la presencia de tallos semi-suculentos, de ramaje tortuoso, y con características secundarias de corteza exfoliante y carencia de espinas en muchas de las especies dominantes fisonómicas.

El presente trabajo cubre los aspectos funcionales de una localidad representativa de este matorral. Se aborda el tema con la determinación de los TFs, a partir de un grupo de atributos morfológicos de la vegetación. Para tal fin, se elaboró una metodología dirigida a identificar los principales TFs, éstos constituirán una importante herramienta en la interpretación de las tendencias funcionales para el MSC.

A manera de hipótesis, se esperaría encontrar rasgos funcionales que apoyen la condición de vegetación transicional entre ambientes del trópico-seco y el francamente desértico, como los obtenidos desde los análisis florísticos y estructurales (Shreve, 1934; Rzedowski, 1978; León de la Luz *et al.*, 2000). En esta primera etapa se trata de identificar los TFs y sus relaciones con las condiciones ambientales bajo las cuales se manifiestan.

6.3.- MATERIALES Y MÉTODOS

6.3.1.- AREA DE ESTUDIO

Se encuentra en el borde de la Bahía de La Paz (24° 05' N y 110° 21' W), forma parte de la Reserva Experimental del CIBNOR, en la localidad de El Comitán. Se ubica en una amplia planicie aluvial con pendiente suave (2º a 4º) que finalmente descarga su drenaje hacia la Bahía de La Paz. La planicie se encuentra reticulada por cauces aluviales con valles erosivos en sentido NW–SW. Hacia los costados de los cauces con menor profundidad existen áreas de inundación incipientes. Debido a la pendiente, la erosión fluvial representa un agente importante en la dinámica del ambiente, contribuyendo a determinar distribuciones dispersas y agregadas de la vegetación.

El sistema radicular de muchas arbustivas y arbóreas cumplen la función de retener el suelo próximo a sus troncos, ejerciendo cierta resistencia a la erosión laminar o fluvial. De esta manera se presenta una erosión diferencial del suelo, más lenta en zonas con vegetación y más activa en los sectores desprovistos de ella, lo cual genera la formación del montículo de arena, suelo y ramaje, cuyas dimensiones están comprendidas entre 1.5 a 3 m de diámetro y 20 cm a 70 cm de alto, separados por distancias de 50 cm a 1.5 m, aproximadamente. Las condiciones microambientales en este montículo favorecen el resguardo y actividad de la fauna (roedores, reptiles, invertebrados, microorganismos) lo cual contribuye a mejorar la calidad del suelo. Estos montículos representan islas de fertilidad que facilitan la permanencia de las especies y el establecimiento de nuevas plántulas, razón por lo que estas superficies juegan un importante papel en la dinámica de este matorral.

6.3.2.- METODOLOGÍA

Se muestrearon 11 sitios en el predio de estudio. *A priori*, se identificaron 3 asociaciones vegetales definidas por la fisonomía y condiciones micro topográficas, mismas que fueron corroboradas mediante análisis de fotografía aérea escala 1:75.000. Cada una de estas asociaciones se definieron como: a) Matorral Sarcocaule abierto (MSCa), b) Matorral Sarcocaule en montículos (MSCm), c) Matorral Sarcocaule cerrado (MSCc), (Figura 3). Los muestreos consistieron en delimitar cuadrantes de 30 x 30 m (900 m^2). León de la Luz *et al.* (1996), estimaron un área mínima para las especies de porte arbustivo y arbóreo, entre 800 a 1000 m^2 en el área estudiada. Para cada cuadrante se registro la presencia de las especies perennes y su respectiva forma de vida (arbóreas, arbustivas y trepadoras), mismo que se utilizó posteriormente en la conformación de matrices para análisis estadístico.

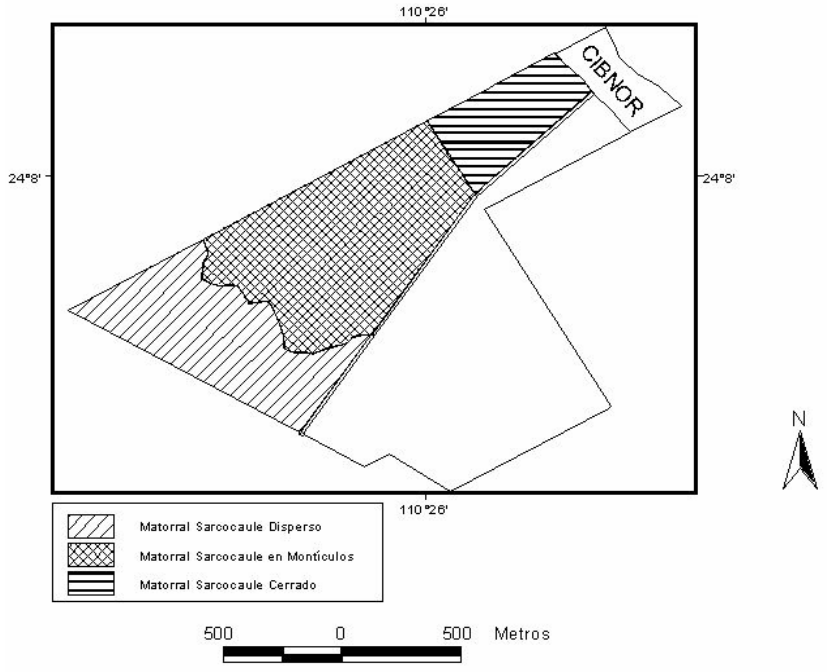

Figura 3. Ubicación de las Asociaciones Vegetales en el Matorral Sarcocaule, El Comitán, B.C.S.

Para el estudio funcional, se consideraron aspectos exomorfológicos de tallo, hoja, flor y fruto, y etapas funcionales como fenología foliar y floral, interacciones (polinización y dispersión) y tipo de reproducción, complementándolos con niveles de potenciales hídricos (ψ) y área foliar específica (AFE). Se consideró la clasificación de Raunkiaer (1934) para las formas de vida y la escala propuesta por éste autor para las dimensiones de la hoja. Se conformaron matrices de datos que incluyeron el registro de 122 características adaptativas correspondientes a las 41 especies estudiadas.

En el Anexo I, se muestran las 122 características adaptativas consideradas (55 para los aspectos vegetativos, tallos y hoja; 47 para los aspectos reproductivos, flor y frutos; y 20

para las etapas funcionales). En el Anexo II, se presentan las 41 especies estudiadas con sus respectivos códigos.

El muestreo de los aspectos exomorfológicos se concentro en los meses lluviosos (Agosto a Octubre de 2001). Cabe destacar que para ese año, las lluvias se presentaron de manera inusual en Baja California Sur provocado por el paso del huracán Juliette que triplico el nivel promedio de lluvia. Las escalas realizadas para los tamaños de los órganos (hoja, flor, fruto), fueron ajustadas por información bibliográfica y consultas a especialistas. Se tomaron muestras de suelo en tres sitios para su análisis en laboratorio.

La caracterización de las etapas funcionales del grupo de especies consistió en obtener información sobre las interacciones planta–animal en sus roles de agentes dispersores, polinizadores y sobre los eventos fenológicos (foliación y floración) con relación a las lluvias. Parte de esta información fue complementada con datos bibliográficos para el mismo sitio de trabajo (Turner *et al.*, 1995; León de la Luz *et al.*, 1996).

6.3.3.- ANÁLISIS DE LOS DATOS

Se utilizaron técnicas multivariadas para el estudio del MSC, se aplicó el Análisis de Componentes Principales (ACP) para corroborar la polarización hacia las asociaciones vegetales consideradas y poder identificar los principales gradientes y los TFs presentes en el MSC. Primeramente se construyó una matriz de presencia–ausencia de especies x sitios, describiendo la ocurrencia de cada especie en los 11 cuadrantes. Posteriormente se construyó una segunda matriz de presencia–ausencia donde se registró la ocurrencia de los

122 atributos morfológicos y funcionales en las 41 especies registradas. Para obtener un análisis individual de los grupos de componentes se subdividió ésta segunda matriz en los atributos correspondientes a tallo, hoja, flor, fruto y rasgos funcionales. Finalmente, multiplicando la matriz de atributos x especies (A) con la matriz especies x sitios (B), se obtuvo la matriz atributos x sitios (C), la cual contiene la frecuencia con la cual un atributo dado es observado en un sitio dado (esto es: para un sitio particular se registra el número de atributos presentes, los cuales representan a las especies). Las tres matrices fueron analizadas por el método de ordenación *eigenvector*. Se utilizó el Análisis de Componentes Principales (ACP), datos no estandarizado con el doble centrado, y aplicando el *test* de "vara-partida" (*broken-stick*) para determinar la significancia de cada eje. Este *test* identifica a los ejes que explican la mayor variación (Jackson, 1993; Legendre y Legendre, 1998).

6.4.- RESULTADOS

6.4.1.- UNIDADES DE VEGETACIÓN

Se identificaron 41 especies en las 11 estaciones de muestreo, correspondientes a las 3 asociaciones vegetales consideradas. Se incluyeron formas de vida perennes: trepadoras, arbustivas y arbóreas. Las especies vegetales que caracterizaron las asociaciones donde se realizaron los muestreos fueron: *Caesalpinia placida* para el MSCa*, Agave datylio* para el MSCm y *Maytenus phyllantoides* para MSCc.

El MSCa ocupa el sector más elevado de la zona de muestreo donde aflora irregularmente una terraza de origen aluvial, la que esta cubierta superficialmente por un suelo de textura areno-arcilloso (yermosol háplico) y cantos rodados. Bajo los arbustos se destaca la formación de una costra microbiótica, la cual contribuye a retener el suelo. En este sector se determinaron pendientes entre 3º a 4º y se observó micro-drenaje fluvial intenso, manifiesto a través de una red de canales de escasa profundidad. El MSCm se presenta en el sector intermedio del área de estudio, con suelos profundos de textura areno-arcilloso (yermosol háplico) sin pedregosidad. La pendiente varia entre de 2º y 3º, y su rasgo más importante y evidente es la formación de montículos de suelo en la base de la vegetación. El MSCc ocupa la porción de planicie aluvial próxima a la línea de costa, el terreno es relativamente plano, 1º a 2º con el suelo de textura areno-arcilloso (xerosol cálcico). El drenaje fluvial es de tipo mantiforme, acumulando suelo, ramas y hojas a distancias cortas y en la base de árboles y arbustos.

6.4.2.- DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES

El Análisis de Componentes Principales (ACP), desde la matriz especies x sitios (Anexo III, autovectores) presento dos ejes significativos que estuvieron altamente asociados con las principales asociaciones vegetales del área estudiada (Figura 4a). De este modo el eje 1 (que explica el 27% de la variación de la matriz), y el eje 2 (18% de la variación), cubren notoriamente el principal gradiente del matorral, siendo éste el gradiente florístico, con el MSCc en un extremo del gradiente y el MSCa en el otro extremo. Utilizando el test ANOVA de una vía se clarifica que los ejes están significativamente asociados con cada tipo de matorral (p= 0.0003 y p= 0.04, respectivamente, para los ejes 1 y 2).

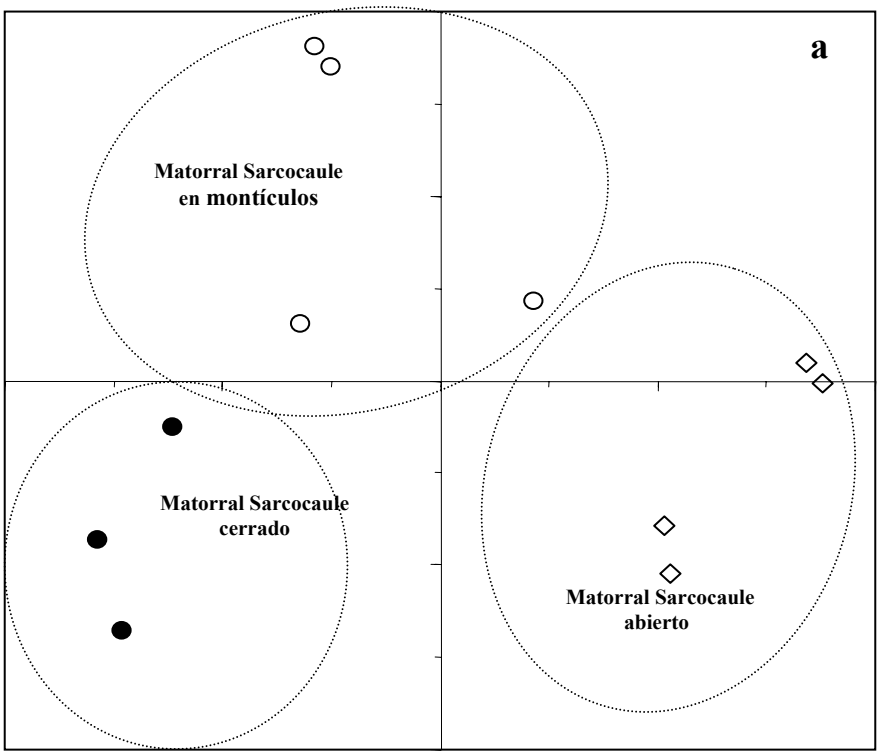

Figura 4a.- Matriz especies x sitios: Posición de los tres matorrales: MSCa, MSCm y MSCc, eje 1:2

Algunas de las especies más características para los sitios del MSCa son *Caesalpinia placida*, el arbusto dominante, también encontramos *Bursera odorata*, *Ferocactus peninsulae* y *Stenocereus thurberi* (Figura 4b). En el Matorral Sarcocaule en montículos (MSCm), las especies más típicas son *Adelia virgata*, *Agave datylio*, *Bursera epinnata*, *Castela peninsularis*, *Condalia globosa*, *Krameria parvifolia*, *Larrea tridentata*, y *Melochia tomentosa*. Finalmente, las especies características del MSCc son *Capparis atamisquea*, *Lophocereus schottii*, *Maytenus phyllanthoides*, *Prosopis articulata*, y *Ziziphus obtusifolia* var. *canescens*.

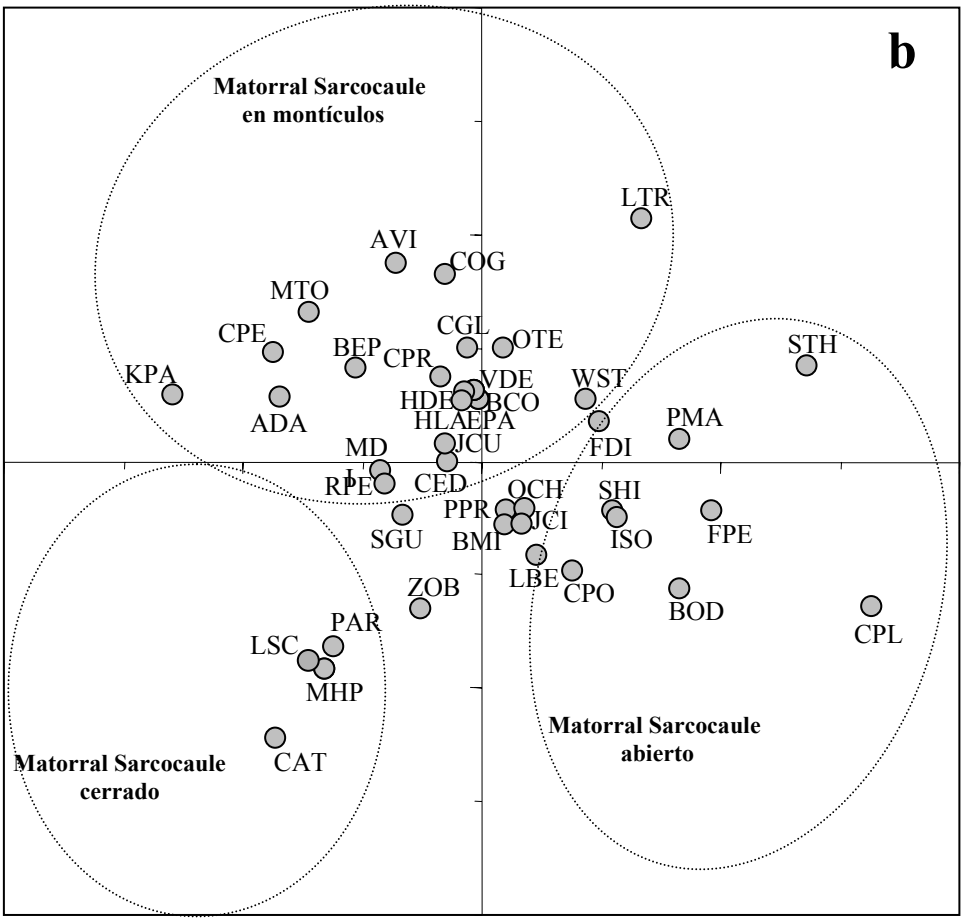

Figura 4b. - Matriz especies x sitios: Especies características de cada matorral, eje 1:2

6.4.3.- ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS Y FUNCIONALES

El test de *broken-stick* detectó significancia entre los ejes en el Análisis de Componentes Principales (ACP) para las matrices correspondientes a especies por morfología del tallo, flor y frutos. Esto indica que estos tres grupos de caracteres se encuentran asociados significativamente con algunas de estas especies. En términos biológicos, hay síndromes claramente identificables para la morfología del tallo, flor y fruto. Se presentó una correlación muy significativa en el eje 1 y 2 del ACP entre las especies y la morfología del tallo, flor y fruto. Esto permite concluir que hay grupos de plantas que tienden a mostrar tendencias correlacionadas en la morfología del tallo y de aspectos reproductivos. En contraste, no se detectaron ejes multivariados significativos para la morfología de la hoja, o para las características fenológicas y funcionales, esta evidencia indica que no hay grupos distintivos de especies que compartan características comunes a esos grupos de atributos.

Basados en los resultados mencionados, se combinaron las tres matrices (tallo, flor y fruto) en una única matriz de 74 atributos morfológicos x 41 especies (Anexo IV, autovectores), describiendo la distribución de los atributos morfológicos en los grupos de especies. Los tres ejes del Análisis de Componentes Principales fueron significativos, explicando el 62% de la variación. Grupos muy claros de especies pueden ser vistos sobre cada eje. El eje 1 separa plantas suculentas (cactáceas) del resto de las especies, el eje 2 separa árboles de arbustos leñosos (Figura 5a), y el eje 3 separa plantas sarcocaules y sarcófilas del grupo más grande (Figura 5b). También, ubica en un extremo del gradiente morfológico a las plantas leñosas y en el otro a las suculentas, quedando las formas sarcocaules en una

posición casi intermedia. En todos los casos, el test ANOVA de una vía muestra a esos grupos significativamente diferentes ($p << 0.000001$).

A través del *biplot* ACP se pudo identificar los principales atributos que diferencia a cada tipo morfológico. La principal característica que separa los cactus a lo largo del eje 1 son tallos suculentos, fotosintetizadores y con espinas, tejidos del leño blandos con abundante parénquima no especializado, y la capacidad de almacenar del tallo. Un número de otras características están asociadas a ellas, tales como flores hemicíclicas con espinas, predominio de corolas de tono rojo, indumentos espinosos o densamente pubescentes, y producción de abundante néctar. Los frutos son bayas grandes, frecuentemente producidas en grandes cantidades, con cubierta pubescente o espinosa, conteniendo cientos de pequeñas semillas.

Los árboles leñosos propios del ambiente desértico, son caracterizados a lo largo del eje 2 por su forma de vida microfanerófita, de ramificación angular, copas abiertas, y con la presencia de cortos tallos (braquiblastos), por la corteza dura, y la frecuente presencia de ceras o resinas. Asociados con esos atributos del tallo, las flores son predominantemente amarillas y dialipétalas, agrupadas en densas inflorescencias, con la producción de abundante néctar, donde los frutos son principalmente drupas y legumbres producidas en cantidades con semillas relativamente grandes.

En contraste, los arbustos del ambiente desértico son nanofanerófitos de ramificación abierta o cerrada, con copas densas, y corteza blanda. Las flores son generalmente

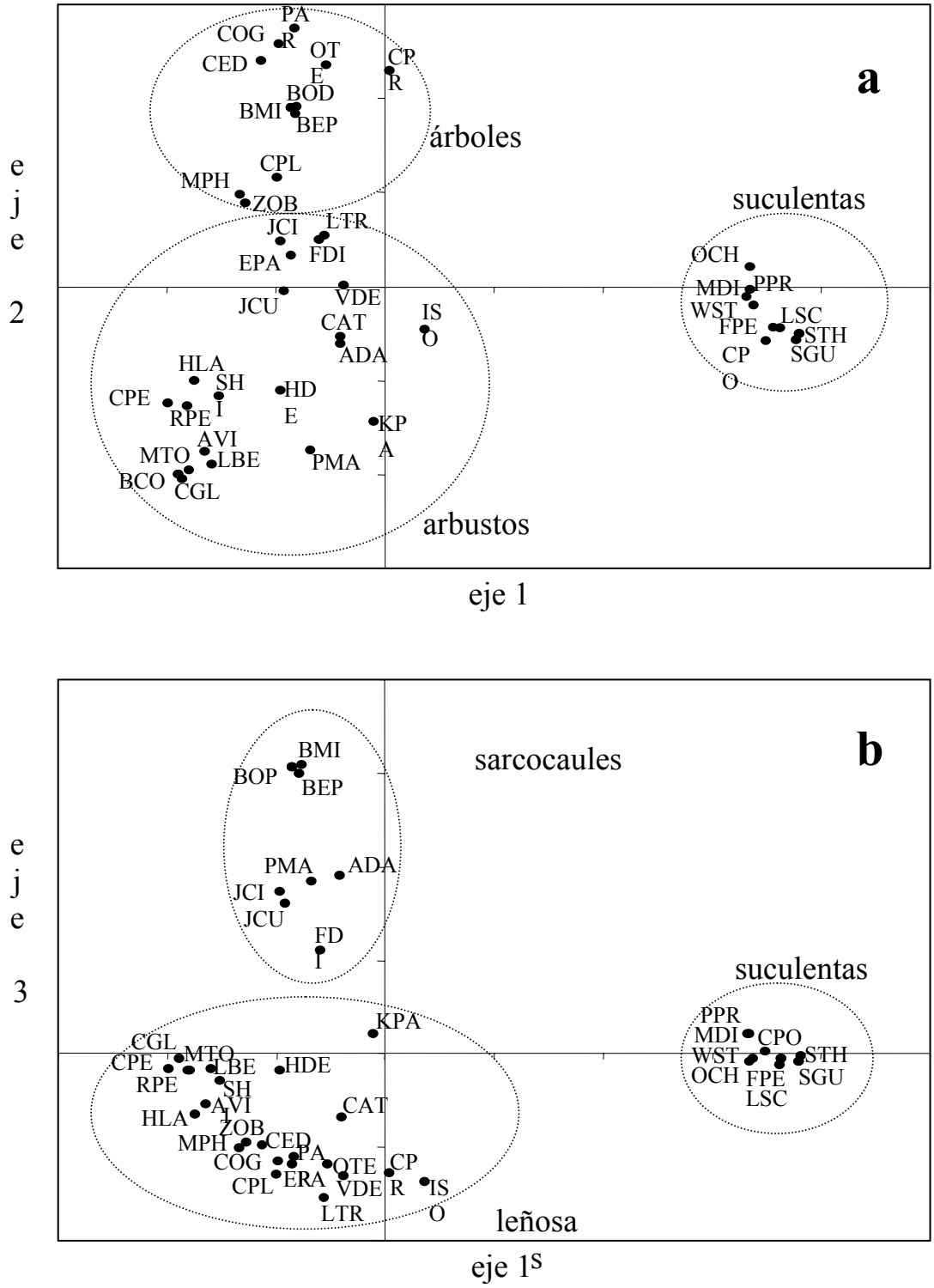

Figura 5.- Matriz atributos morfológicos x especies: (a).- eje 1, separa suculentas, (cactáceas) del resto, eje 2, separa árboles y arbustos leñosos del resto, (b).- eje 3, separa sarcocaules y sarcófilos del resto

solitarias, predominantemente gamopétalas, y de corolas de varios colores. Los frutos son cápsulas y aquenios, producidos en número relativamente bajo con tamaños intermedios de semillas.

Finalmente, las principales características morfológicas de las perennes sarcocaules son leño blando, tallos globosos, con corteza lisa, decorticante y frecuentemente fotosintética. Sus flores son preferentemente gamopétalas, generalmente rojas, frecuentemente unisexuales y dioicas. Las semillas son comúnmente ariladas.

6.4.4.- DISTRIBUCIÓN DE LOS ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS ENTRE LOS SITIOS

La matriz C, atributos x sitios presentó 74 atributos morfológicos en 11 sitios (Anexo V, autovectores). A partir del ACP se encontró un solo eje significativo, concentrándo el 71% de la variación del grupo (Figura 6). Este eje separa claramente los tres tipos de Matorrales: el MSCa y el MSCm en los extremos, mientras el MSCc ocupando una posición intermedia ($p=0.02$ para el *test* de ANOVA de una vía). Es interesante notar, que mientras en el gradiente florístico donde el MSCc y MSCa ocupan los extremos, respectivamente, en el gradiente morfológico son el MSCa y el MScm los que ocupan esas posiciones, con el MSCc en posición intermedia.

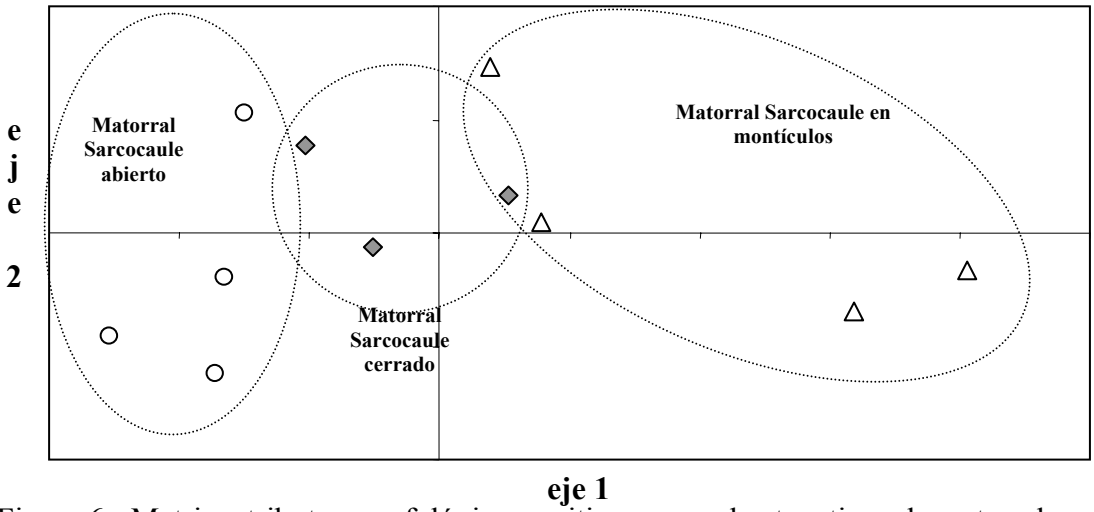

Figura 6.- Matriz atributos morfológicos x sitios: separa los tres tipos de matorrales: MSa, MSm y MSc, eje 1:2

El MSCa es dominado por pequeños arbustos o caméfitas, con tallos suculentos o sarcocaules, frecuentemente de corteza blanda o decorticantes, y con algunas plantas de hábito trepador. Las flores son grandes, hemicíclicas y frecuentemente zigomorfas, con indumentos de espinas o glándulas. Los frutos son frecuentemente bayas, con pericarpios glandulares o espinosos. Las semillas son pequeñas y frecuentemente ariladas. Esos atributos coinciden con la morfología externa de las plantas dominantes de esa comunidad, por ejemplo: *Bursera odorata*, y *Caesalpinia placida*. En el MSCm, dominan las plantas con leño duro y tallos erectos. Las flores son pequeñas, cíclicas, actinomorfas, con un perianto doble y liso, bisexuales. Las semillas son de tamaño mediano y pocas en su número. Esos atributos coinciden con las principales plantas de ese ambiente, por ejemplo: *Adelia virgata*, *Larrea tridentada*, *Condalia globosa* y *Castela peninsularis*. En el MSCc, co-dominan plantas suculentas y globosas con árboles leñosos perennes, de aquí la posición intermedia de ésta comunidad a lo largo del gradiente morfológico.

La posición de los matorrales para el eje 1, indica además la existencia de un gradiente de humedad el cual fue confirmado a través de los potenciales hídricos medidos en diferentes especies, leñosas y sarcocaules, presentes en el área de estudio (Cuadro I). Se observa que las especies con potenciales hídricos de mayor estrés (- 30 a - 50 bars) se presentan en vegetales de las asociaciones de MSCa y MSCc respectivamente, mientras que las especies presentes en el MSCm poseen potenciales hídricos menos negativos (- 10 a - 20 bars), lo cual indica menor estrés hídrico de las plantas; la profundidad del suelo areno-arcilloso puede explicar estas relativas mejores condiciones para captar el agua. Para algunas especies, los potenciales hídricos negativos extremos pueden atribuirse principalmente por la elevada salinidad en el suelo, tal como sucede con *Maytenus phyllanthoides* (-41.5 b) y *Capparis atamisquea* (-52.5 b).

Cuadro I.- Potenciales Hídricos Foliares (Ψ) de 11 especies arbustivas y arbóreas del Matorral Sarcocaule (-bars)

Asociación Vegetal	**Especie**	**6 a.m.**	**12 a.m.**
Msa	*Caesalpinia placida*	11.0 (± 0.86)	27.5 (± 3.53)
Msa – MSm – MSc	*Fouquieria diguettii*	8.75 (± 0.35)	16.0 (± 1.41)
MSa – MSc	*Prosopis articulata*	10.16 (± 3.17)	22.5 (± 0.35)
Msa – MSm – MSc	*Bursera microphylla*	2.5 (± 0.35)	8.66 (± 0.57)
Msa – MSm – MSc	*Cyrtocarpa edulis*	9.33 (± 1.15)	22.33 (± 1.52)
Msa – MSm – MSc	*Jatropha cinerea*	4.25 (± 0.35)	6.66 (± 1.25)
MSa – MSc	*Capparis atamisquea*	35.75 (± 2.47)	52.5 (± 3.53)
Msa	*Cercidium praecox*	8.53 (± 1.27)	21.66 (± 1.52)
MSc	*Maytenus phyllanthoides*	31.0 (± 1.41)	41.5 (± 2.12)
Msa – MSm – MSc	*Jatropha cuneata*	3.0 (± 0.35)	6.75 (± 0.35)
Msa	*Larrea tridentata*	12.83 (± 2.56)	32.66 (± 2.51)

Las especies que presentaron potenciales hídricos más negativos, registraron áreas foliares específicas (AFE, cm2/gr) más pequeñas, tal el caso de *Capparis atamisquea* 37.2 (cm^2/gr), *Caesalpinia placida* 49.5 (cm^2/gr) y *Maytenus phyllanthoides* 23.2 (cm^2/gr). Mientras que especies que presentaron menor estrés hídrico exhiben AFS mayores, como *Bursera microphylla* 100.1 (cm^2/gr), *Jatropha cinerea* 163.3 (cm^2/gr) y *Fouquieria diguetii* 218.9 (cm^2/gr) (Cuadro II). Los valores del AFE pueden ser interpretados como niveles de adaptación en la hoja al ambiente xérico, donde valores bajos indican áreas foliares relativamente pequeñas que concentran estructuras que tienden a optimizar el uso del agua y reducir el sobrecalentamiento de la lámina foliar. Esas estructuras son: mesófilo compacto, sistema conductor profuso, cutícula gruesa, alta densidad de pelos, estomas, glándulas, y otras (Medina, 1984).

Cuadro II: Área Foliar Específica (gr/cm^2): Tipos de Hojas: HSI: simple, HCO: Compuesta

Especie	**Tipo de Hoja**	**Área Foliar (cm^2)**	**Peso Seco Foliar (gr)**	**Área Foliar Específica (cm^2/gr)**
Bursera microphylla	HCO	5.21	0.052	100.19
Jatropha cinerea	HSI	19.76	0.121	163.3
Cyrtocarpa edulis	HCO	11.45	0.067	170.89
Fouquieria diguettii	HSI	4.16	0.019	218.94
Larrea tridentata	HCO	0.52	0.0061	85.24
Capparis atamisquea	HSI	0.48	0.0129	37.2
Caesalpinia placida	HCO	0.94	0.019	49.47
Prosopis articulata	HCO	8.96	0.19	47.16
Cercidium praecox	HCO	3.19	0.035	91.14
Maytenus phyllanthoides	HSI	1.95	0.084	23.21
Jatropha cuneata	HSI	1.02	0.005	204

6.5.- DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Al revisar otros resultados de estudios funcionales para ambientes áridos y semiáridos de Norteamérica y Suramérica, como sabanas, matorrales xerófitos y estepas (Morello, 1958; Orians y Solbrig, 1977; Sarmiento, 1992; Perea, 1997; Sala *et al.*, 1997; Aguiar y Sala, 1998) se menciona a las formas de vida como los centros funcionales más notables, a partir de los cuales se define el comportamiento de la vegetación. En este estudio, la expresión funcional está determinada por la morfología del tallo, la cual está altamente asociada con grupos, gremios o *guilds* de plantas y con comunidades vegetales específicas, presentando síndromes o Tipos Funcionales reconocibles en la morfología del tallo. El estudio también encontró que los atributos de la flor y el fruto están altamente correlacionados con la morfología del tallo. De este modo fueron identificados claramente cuatro TFs para el área de estudio: (a) plantas crasicaules o cactus suculentos, (b) especies sarcocaules, (c) árboles leñosos y (d) arbustos leñosos. Se observó que esos TFs dominan diferencialmente distintos ambientes del área de estudio, mientras los cactus y las plantas sarcocaules dominan el MSCa, los arbustos leñosos se presentan preferentemente en el MSCm, y todas esas formas de vida junto con los árboles leñosos, se congregan en un mosaico "menos árido" correspondiente al MSCc.

Se sabe que las formas leñosas caracterizan los ambientes tropicales y templados, siendo las áreas tropicales donde se ha presentado el mayor número de centros de origen de las especies vegetales leñosas. Por otra parte, las formas suculentas representan la condición mejor adaptada a los ambientes desérticos, dada su facilidad de acumular agua en sus

tejidos y mantenerla por tiempo prolongado. La expresión sarcocaule, ha sido utilizada para identificar el tipo de vegetación de carácter transicional entre los ambientes tropical-seco y desértico.

El análisis de 74 características morfológicas del tallo, flor y fruto, presentes en el MSC, determinó un gradiente morfológico donde las formas sarcocaules presentan una posición relativamente intermedia. El tipo sarcocaule parece ser un grupo complejo en su estructura. Estudios taxonómicos realizados para el género *Bursera* (Bullock, 1936; Mc Vaugh y Rzedowski 1965; Wiggins, 1980; Pérez Navarro, 2001), grupo que reúne típicamente especies sarcocaules, aportan diferentes criterios en su taxonomía debido a la gran variedad morfológica relacionada con las hojas, flores e inflorescencias. Dicha complejidad es también observada en el estudio funcional de un sector de la comunidad sarcocaule. Ese conjunto de características morfológicas que representan a las formas sarcocaules, son compartidas en cierto grado por las formas leñosas y suculentas, lo cual ubica a este grupo en una posición intermedia. Con relación a esa tendencia transicional del carácter sarcocaule, Rzedowski (1978), hace referencia a las características evolutivas presentes en el tallo de las burseras Mexicanas, donde sugiere el desarrollo de este grupo hacia la adquisición de caracteres más adecuados a los ambientes desértico, entre otras características por la presencia en el tallo de una corteza exfoliante transparente y de una capa de clorénquima debajo de la peridérmis.

Estudios realizados por Carlquist (2001), en tallos de *Fouquieria*, abren otra posibilidad de señalar a las formas sarcocaules como posibles eslabones entre las formas leñosas y

suculentas. La presencia de una corteza moderada de carácter mesomórfico y expansiones parenquimáticas axiales y radiales, donde se acumula el agua, no se observan en especies de condición suculenta. Humphery (1935, en Carlquist 2001), indicó que especies de la familia Fouquieriaceae no son verdaderas suculentas, ya que difieren en la distribución y manera de almacenar agua en los tejidos. Comparando con el grupo de los cactus, se observa un origen totalmente monofilético para éste grupo, mientras que los sarcocaules responden a familias y géneros no relacionadas tales como Anacardiaceae (*Cyrtocarpa* y *Pachycormus*), Burseraceae (*Bursera*), Euphorbiaceae (*Jatropha,* algunas *Euphorbia* y *Pedilanthus*), y Fouquieriaceae (*Fouquieria*). Esto sugiere la existencia de fuertes presiones selectivas durante la evolución de la península a favor a esas particulares formas de vida.

Desde el punto de vista funcional, queda definido que la consistencia del tallo es la condición determinante para el MSC, siendo el tipo sarcocaule el grupo que presenta un comportamiento intermedio entre el tipo leñoso y el tipo suculento. Esto puede ser utilizado como una evidencia más que apoye la hipótesis sobre la posición transicional de este matorral, entre el ambiente tropical-seco y el propiamente desértico (Shreve, 1937; Rzedowski, 1978). León de la Luz *et al.* (2000), proponen esta condición intermedia del MSC, argumentando que las características estructurales y la composición florística sugieren ser parte del continuo ecológico entre aquellos ambientes.

Finalmente, la clasificación de Shreve (1951) sobre las comunidades desérticas usa la morfología externa de las plantas dominantes como una característica descriptiva importante que refleja patrones significativos en la vegetación. Los desiertos de Sonora y

de Baja California poseen grandes variaciones en los patrones de lluvias de invierno y verano, en la continentalidad, régimen de temperaturas, y conexiones entre los diferentes ambientes, lo que ha contribuido no solo en la gran diversidad florística, sino también en el complejo de formas de vida y adaptaciones que se presentan en ellos (Ezcurra, *et al.* 2002; Rzedowski, 1991 a; Shreve, 1937; Shreve y Wiggins, 1964; Wiggins, 1980). Los resultados de este estudio indican que la clasificación de Shreve (1951) sobre las comunidades desérticas basadas en la morfología externa de las plantas es estadísticamente robusta y refleja la existencia de un patrón en su constitución, así lo comprobado para el MSC. Caracterizaciones locales de los TFs son necesarias para lograr identificar diferentes regiones funcionales en la península.

7.- SEGUNDA PARTE

Relaciones funcionales y biogeográficas de cuatro especies leñosas que crecen en regiones desérticas de América: el Desierto Sonorense (México) y el Desierto del Monte (Argentina)

7.1.- RESUMEN

Se realizó un estudio comparativo a nivel morfológico y anatómico foliar de cuatro especies leñosas que crecen en localidades de desiertos cálidos de América: dos en el desierto Sonorense, México y dos el desierto del Monte, Argentina. Estas zonas desérticas comparten similitudes climáticas generales, las diferencias se presentan principalmente en las características topográficas de las localidades de estudio, una a nivel del mar, en la localidad de la Paz, Baja California Sur, y la otra en un sector de valles intermontanos a 1.800 m s.n.m., en la provincia de Tucumán. Fueron seleccionadas dos especies con distribución disyunta: *Parkinsonia praecox* subsp. *praecox* y *Capparis atamisquea*, y dos especies consideradas equivalentes ecológicos, *Caesalpinia placida* para el desierto Sonorense y *Bulnesia schickendantzii* para el desierto del Monte. El propósito del estudio fue conocer las áreas de distribución de éstas especies en los dos ambientes considerados y encontrar semejanzas y diferencias en rasgos funcionales, morfológicos y anatómicos, que representarían ventajas adaptativas de estas especies en sus respectivas localidades. Se realizaron comparaciones morfológicas de hoja o folíolo, flor, fruto y semilla utilizando el *test* T para muestras independientes, y el análisis de Función Discriminante para identificar las variables predictoras. Para el estudio anatómico de hojas o folíolos se aplicó el *test* T para muestras independientes y ANOVA de una vía. Los resultados indican una tendencia a

presentar órganos de mayor tamaño en las especies que crecen en el desierto Sonorense, mientras que mayores espesores de tejidos foliares se manifiestan principalmente en las especies del desierto del Monte. Para las especies estudiadas, las del desierto Sonorense tendrían mayor disponibilidad de agua en el suelo, mientras que las del desierto del Monte, soportarían mayores tasas de insolación. Las diferencias observadas entre las especies con distribución disyunta indican cierta "plasticidad fenotípica" como respuesta a las particularidades ambientales de cada localidad. Las semejanzas entre los equivalentes ecológicos a nivel morfológico y anatómico fueron menos evidentes, sin embargo cabe destacar la constitución céntrica de ambos mesófilos lo cual se interpreta como un carácter con valor adaptativo para especies que crecen en desiertos cálidos con mayor estrés hídrico.

Palabras Claves: áreas disyuntas, equivalentes ecológicos, desierto del Monte, desierto Sonorense, Baja California, plasticidad fenotípica

ABSTRACT

A comparative study of the morphology and leaf anatomy of four woody species growing in two western hemisphere warm deserts was made. In general, the Sonoran Desert in Mexico and Monte in Argentina have climatic similarities; the main differences appear mainly in the topographic characteristics of the study areas. The former is located near the city of La Paz on the southern portion of the Baja California Peninsula, near sea level. The latter occurs in intermountain valleys in the province of Tucumán at 1800 m. Two species with disjunct areas, *Parkinsonia praecox* subsp. *praecox* and *Capparis atamisquea* and two ecological equivalents, *Caesalpinia placida* for the Sonoran Desert and *Bulnesia*

schickendantzii for the Monte were selected. Morphologic comparisons of leaf or leaflet, flower, fruit, and seed were made, using a t-test for independent samples and discriminant function analysis to identify the predicted variables. For the anatomical study of leaves or leaflets, the t-test for independent samples and one-way ANOVA was applied. The areas of distribution of the four species were obtained from labels of exemplars deposited in several herbaria and from bibliographic data. The results indicate a tendency to present greater organs in the species that grow in the Sonoran Desert, whereas greater thicknesses of leaves are found mainly in the species of the Monte. For the studied species, those from the Sonoran Desert would have greater soil water availability, and those from the Monte, in the intermountain valleys, would endure more sun radiation. The differences observed between the species with disjunct distribution indicate phenotypic plasticity like a response to the ecological particularities of each location. The similarities between ecological equivalents at morphologic and anatomical levels were smaller; nevertheless, the concentric arrangement in both mesophylls is interpreted as a characteristic with adaptive value for species that grow in warm deserts with strong water stress.

Key Words: disjunction area, ecological equivalent, Monte desert, Sonoran desert, Baja California, phenotypic plasticity

7.2.- INTRODUCCIÓN

La presencia de una vegetación fisonómicamente similar en áreas distantes del planeta es explicable a través de planteamientos biogeográficos, e incluso proponiendo convergencias evolutivas. El primer argumento es válido tratándose de grupos vicariantes, lo cual evidencia la contracción y deriva de poblaciones con distribución ancestral continua (Cracraft, 1982; Myers y Giller, 1988; Hengeveld, 1990; Morrone y Crisci, 1990). La convergencia morfo-anatómica es propia de grupos taxonómicos separados que afrontan presiones ambientales semejantes y adquieren selectivamente estrategias similares, tal como sucede con las cactáceas de América y las euforbiáceas columnares de Sudáfrica (Brown y Gibson, 1983).

Al término de los estudios florísticos regionales, es posible plantear estudios sobre afinidades fitogeográficas de las floras, tendientes a esclarecer las relaciones y similitudes entre ellas; de estos estudios resalta el realizado por Rzedowski (1973) sobre las zonas desérticas americanas, y de su análisis surgen diversas hipótesis que explican los niveles de semejanza. Por su disposición N-S y su historia geológica, el continente Americano exhibe analogías macro-ambientales en ambos hemisferios, en consecuencia se presentan también disyunciones florísticas en las zonas frías, templadas y calido-húmedas. Uno de los casos mas interesantes es el del género *Larrea* entre los desiertos de Argentina y Norteamérica (Morello, 1958; Orians y Solbrig, 1977).

De estas disyunciones las correspondientes a los desiertos cálidos han recibido mayor atención por la proporción de la flora involucrada (Morello, 1958; Raven, 1972; Solbrig,

1972 a,b; Morafka *et al.*, 1992). Estas superficies desérticas se encuentran separadas por una extensa barrera representada por las zonas tropicales, lo que imposibilita su conexión directa. Es factible explicar esas disyunciones aceptando la dispersión a distancia, que pudo ser particularmente efectiva en algún momento del pasado reciente, o la posible continuidad ambiental en tiempos pasados (posiblemente en algún período cálido y seco del pleistoceno) y una posterior retracción. Por otro lado, las convergencias morfo-anatómicas podrían explicarse en función de la selección unidireccional de morfotipos que presentarían ventajas adaptativas a las particularidades ambientales en áreas ecológicamente similares (Axelrod, 1950; Orians y Solbrig, 1977; Raven, 1972; Viulleumier, 1971).

Las disyunciones anfitropicales entre el desierto de Sonora en Norteamérica y el Monte en Argentina contienen alrededor de 100 ó 150 especies en común, muchas de las cuales revisten importancia por su abundancia y por su papel ecológico en cada ecosistemas (Solbrig, 1972 a, b; Wood, 1972; Mares *et al.*, 1985).

En este trabajo se plantea el estudio comparativo de dos especies leñosas con distribución disyunta: una arbustiva *Capparis atamisquea* (Capparaceae), y otra arbórea *Parkinsonia praecox* subsp. *praecox* (Fabaceae), y de un caso de equivalencia ecológica, entendiéndose por este concepto el de especies que no se encuentran estrechamente emparentadas, pero que ocupan el mismo nicho en ambientes análogos, en consecuencia tienden a poseer la misma fisonomía. Estas se representan por las endémicas regionales, *Bulnesia schickendantzii* (Zygophyllaceae), del Monte Argentino y *Caesalpinia placida* (Fabaceae), del desierto Sonorense.

El propósito del presente estudio es el de conocer algún tipo de respuesta morfo-funcional que explique el proceso adaptativo de estas especies a su respectivo ambiente. Para el estudio fueron seleccionadas dos localidades con similitudes latitudinales e influencias ambientales del trópico seco, como son el extremo sur de la península de Baja California, México y el sector subtropical de valles intermontanos en el noroeste de Argentina. Estas áreas se ubican en zonas áridas de latitudes cercanas a los trópicos.

A manera de hipótesis, y acorde con Ackerly (2003) quien indica que las variaciones fenotípicas relativas al ambiente representan rasgos funcionales que poseen un valor adaptativo, en el caso de las especies con distribución disyunta, por tratarse de las mismas entidades taxonómicas, se espera encontrar cierto nivel de diferencias a nivel morfológico y anatómico como respuesta a las características particulares de cada ambiente al que pertenecen. Mientras que para los equivalentes ecológicos se espera encontrar cierto nivel de similitudes en las estrategias morfo-funcionales, las que deben interpretarse como respuestas a la misma presión del medio.

7.3.- MATERIALES Y MÉTODOS

7.3.1.- CARACTERIZACIÓN DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO (ver Cuadro III y Gráfico I)

Cuadro III. Comparación de características ambientales entre las localidades de estudio en Baja California Sur, México y el Noroeste de Argentina

Características Geográficas y Ambientales	**Desierto Sonorense Baja California Sur – México**	**Desierto del Monte Noroeste de Argentina**
Ubicación:Latitudinal	24º Lat. Norte	24º Lat. Sur
Localidad de referencia	La Paz	Amaicha del Valle
Formación Geográfica y altitud	Península, al nivel del mar	Valle intermontano, 1800 m s.n.m.
Relación con los Trópicos	Cercano al Trópico de Cáncer	Cercano al Trópico de Capricornio
Temperaturas	Máxima promedio: 32.4ºC Mínima promedio: 14.8ºC (García, 1973)	Máxima promedio: 30ºC Mínima promedio: 10ºC (Sesma, 1998)
Días despejados	300 días	365 días
Vientos	Regionales: Fríos del norte (*Nortes*) y frescos del oeste. Locales: En verano aire fresco y húmedo del sur	Regionales: Cálidos del norte (*Zonda*). Locales: fríos y descendentes por las noches, y cálidos ascendentes al mediodía
Precipitación	180 mm total anual En temporadas de Huracanes: 424 mm	200 mm total anual
Heladas	Ninguna	Dos o tres al año
Tipo de clima	BW	BS
Eventos de Importancia	Huracanes	Granizo
Origen de la condición Desértica	Climática	Orográfica

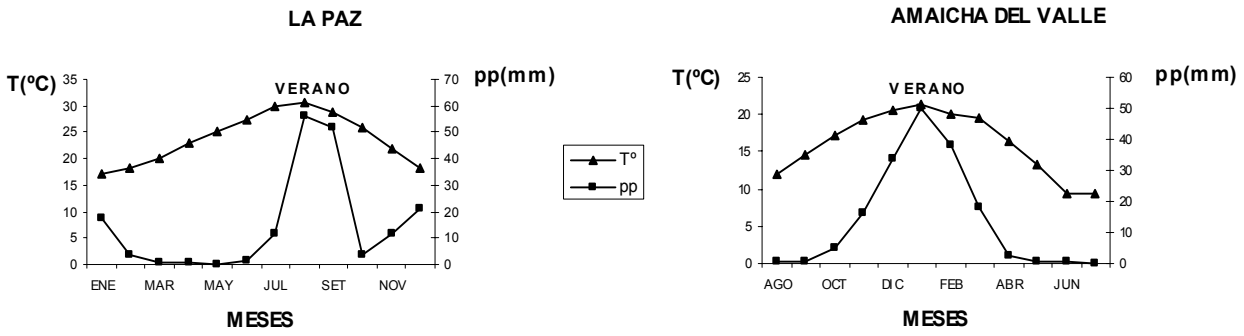

Gráfico 1.- Diagramas ombrotérmicos para las localidades de La Paz (B.C.S. – México) y Amaicha del Valle (Tucumán – Argentina)

7.3.2.- SELECCIÓN DE LAS ESPECIES

Las áreas disyuntas se consideran superficies separadas entre sí por grandes distancias y donde ciertos taxa guardan estrecha relación (Font Quer, 1982; Crisci *et al.*, 2000), mientras que los equivalentes ecológicos pueden considerarse organismos que ocupan el mismo nicho ecológico o nichos similares, en regiones geográficas distintas (Pianka, 1982; Krebs, 1985). De esta manera, se realizó un listado de aquellas especies que cumplían con tales condiciones en las dos áreas consideradas (Morello, 1958; Cabrera, 1971; Orians y Solbrig, 1977; Wiggins, 1980).

7.3.2.1.- Especies en áreas disyuntas

Se identificó que los géneros *Parkinsonia* (= *Cercidium*, Fabaceae) y *Capparis* (= *Atamisquea,* Capparaceae) poseen representantes en los desiertos Americanos de ambos hemisferios, tal el caso de *P. praecox* y *C. atamisquea*, ambas especies son elementos leñosos conspicuos en la flora de tales desiertos. *Parkinsonia* es un género con nueve especies arbóreas (Carter, 1974), cinco se presentan en el desierto Sonorense de México y sudoeste de EE.UU., de las cuatro especies restantes, dos ocurren en Texas y norte de México y dos en Argentina, en el desierto del Monte y áreas adyacentes. *P. praecox* subsp. *praecox* es la única especie que se extiende desde el centro y norte de Argentina, oeste y norte de Sudamérica hasta México y California (Burkart y Carter, 1976).

En el caso de *Capparis* es un género con aproximadamente 250 especies, entre arbustos y árboles presentes en regiones tropicales, subtropicales y áridas del mundo. *C. atamisquea,* es una especie arbustiva que se presenta en Argentina, Chile y Bolivia, encontrándose

también en Norte América en el desierto de Sonora y un área más limitada alrededor del Golfo de California (Raven, 1963; Turner *et al.*, 1995).

7.3.2.2.- Equivalentes ecológicos

El género *Bulnesia* (Zygophyllaceae) es de origen tropical sudamericano, sus actuales ocho especies se distribuyen en áreas semiáridas (Glaser De Banus, 1981). La especie *B. schickendantzii*, endémica del norte árido de Argentina, guarda notables semejanzas fisonómicas (porte, tipo de hojas, fenología) con *Caesalpinia placida* (Fabaceae), endémica de la parte sur de la península de Baja California, México.

7.3.3.- DESCRIPCIONES DE LAS ESPECIES SELECCIONADAS

7.3.3.1.- Especies en áreas disyuntas

Parkinsonia praecox (= *Cercidium praecox* subsp. *praecox*), es un árbol de 3 a 6 m de altura, con un tronco corto y ramas tortuosas con espinas en los nodos. Su corteza es fotosintética, con hojas compuestas, deciduas sobre braquiblastos portadores de espinas. Las flores son zigomorfas, el fruto es una vaina aplanada, papirácea con pocas semillas. De las cinco especies del género que crecen en el desierto Sonorense, éste es el único taxón que posee distribución disyunta con áreas de Sudamérica, alcanzando latitudes medias en Argentina. Esta especie representa un elemento importante en la fisonomía de los desiertos que habita, donde es conocida localmente como “palo brea”, “palo verde”, o “mantecosa” (Carter, 1974; Digilio y Legname, 1966; Kiesling, 1994; Turner *et al.*, 1995; Zuloaga, 1999).

Capparis atamisquea (= *Atamisquea emarginata*) es un arbusto siempre verde de 1.5 a 3 m de altura, llegando a un porte arbóreo de hasta 4 ó 5 m, con varios troncos basales. El follaje se recubre con una pubescencia blanquecina. Sus hojas son coriáceas, simples. Los frutos bayas con 1 ó 2 semillas, rodeadas por un arilo de color anaranjado, de gran atracción para las aves y reptiles herbívoros, lo que favorece su dispersión. Es conocida localmente como "atamisqui", "mata negra", "mata gusano" en Argentina, "atamisque" en Bolivia y "palo hediondo", "palo zorrillo","Juaiven" en México (Cozzo, 1946; Correa, 1988; Zapater, 1992; Killeen, 1993; Turner *et al.*, 1995; Zuloaga, 1999).

7.3.3.2.- Equivalentes ecológicos

Las especies seleccionadas para compararse son *Caesalpinia placida* para el desierto de Sonora y *Bulnesia schickendantzii* para el desierto del Monte. Ambas son arbustos de 0.5 a 1.5 m con ramas abiertas, micrófilos de hojas compuestas, deciduas en la estación de sequía, las flores responden a una estructura dialipétala constituida por 5 pétalos cada una, difieren en el tipo de fruto, una vaina aplanada en *C. placida* y un esquizocarpo, glabro, con 5 alas longitudinales en *B. schickendantzii*. En ambos casos, prevalece la dispersión por el viento por tratarse de estructuras livianas y con prolongaciones a modo de alas como sucede en *B. schickendantzii* (Cabrera, 1977; Palacios y Hunziker, 1984; Novara, 1992; Turner *et al.*, 1995; Zuloaga, 1999; Kiesling, 2003).

B. schickendantzii se encuentra entre el sector de bajada inferior y el fondo de valle, mientras que *C. placida* sobre terrazas aluviales, ambas en superficies de suelos de textura

areno-arcilloso. En ambos casos, los suelos ofrecen gran resistencia a la penetración de las raíces, por lo que estos arbustos desarrollan un sistema radical extendido en superficie, exibiéndo una arquitectura abierta, ramificándose desde la base, lo cual favorece el proceso de captar la luz. Se ha reportado que para algunas especies de *Bulnesia* donde los tallos guardan cierta orientación, las hojas pueden interceptar la luz sin interferir unas con otras. Tanto *B. schickendantzii* como *C. placida* crecen en ambientes de mayor estrés hídrico, acompañando a *Larrea*, el género de más amplia distribución en los desiertos americanos, con *L. tridentata* para el desierto de Sonora y *L. cuneifolia* para el sector norte del desierto del Monte (Ezcurra *et al.*, 1991).

7.3.4.- DISTRIBUCIÓN BIOGEOGRÁFICA

Datos sobre la distribución geográfica de las cuatro especies consideradas en este estudio, *Parkinsonia praecox* subsp. *praecox*, *Capparis atamisquea*, *Caesalpinia placida* y *Bulnesia schickendantzii* fueron obtenidos a partir de especimenes depositados en los siguientes herbarios: Herbario Nacional de México (Distrito Federal, México), Herbario Anetta Carter (La Paz, México), Herbario del Museo de Historia Natural (San Diego, Estados Unidos), Rancho Santa Ana Botanical Garden (Claremont, Estados Unidos), Instituto Darwinion (Buenos Aires, Argentina), Herbario de Agronomía–Universidad de Buenos Aires (Buenos Aires, Argentina), Fundación Miguel Lillo (Tucumán, Argentina) y Herbario Nacional de Santa Cruz (Santa Cruz, Bolivia). La distribución de las especies para el desierto de Sonora fueron confrontadas con las referencias en el atlas de plantas del Desierto Sonorense de Turner *et al.*(1995). Los datos de clima y caracterización general de

ambas áreas de estudio fueron obtenidos en el Centro de Investigación Biológica del Noroeste (CIBNOR), México y de la Universidad Nacional de Tucumán (UNT), Argentina.

7.3.5.- MUESTREO MORFOLÓGICO Y ANATÓMICO

Para el estudio morfológico fueron considerados aquellos órganos más expuestos a la influencia del ambiente como lo son las hojas, folíolos, flores y frutos, se realizaron 30 observaciones en cada caso. Para el estudio anatómico fueron seleccionados al azar 5 individuos adultos de cada especie de los cuales se tomaron muestras de hojas y/o folíolos desarrollados, que se fijaron en FAA para hacer observaciones histológicas. Para la realización de los cortes histológicos se consideró el tercio medio de la lámina de hojas y folíolos, los cuales fueron deshidratados y fijados en parafina líquida. Sobre los cortes se utilizo la técnica de tinción Safranina–Verde Rápido (Johansen, 1940). Posteriormente el material fue montado en preparados permanentes para su observación. Se utilizó el *sofware* IMAGE-PRO-PLUS versión 4.5.19 para el análisis de imágenes, y para medir el grosor de los diferentes tejidos de hojas y folíolos. Como dato complementario se midió el potencial hídrico foliar (ψ), el que fue registrado para todas las especies en dos momentos del día, antes de la salida del sol (5 a 6 am) y al mediodía con la máxima insolación (12 am), utilizando una cámara de presión de Scholander. En el caso de los equivalentes ecológicos se consideró también el AFE (Área Foliar Específica cm^2/gr).

7.3.6.- ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Las comparaciones morfológicas de hoja o folíolo, flor, fruto y semilla fueron realizadas utilizando el *test* T para muestras independientes y el análisis de Función Discriminante para identificar las variables predictoras. Para el estudio anatómico igualmente se aplicó el *test* T para muestras independientes y ANOVA de una vía para identificar las variables más significativas en el estudio.

7.4.- RESULTADOS

7.4.1.- ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

El extremo sur del desierto Sonorense en la península de Baja California, así como el desierto del Monte en el noroeste de Argentina, presentan un régimen de precipitaciones de tipo monzónico con lluvias de verano (Cuadro III y Gráfico 1).

En el desierto Sonorense, *P. praecox* subsp. *praecox* se encuentra desde el nivel del mar hasta los 2000 m, su mayor concentración se presenta entre los 28º y 30º N y en alturas de 400 a 800 m (Turner *et al.*, 1995). Es un elemento notable en el matorral caducifolio del extremo sur de la península y en los bosques secos espinosos presentes en el continente a lo largo de la costa pacífica y del Golfo de California. También presente en el matorral sarcocaule y xerófito de Baja California y en el matorral xerófito espinoso de la porción continental (Figura 7A).

C. atamisquea se extiende desde el nivel del mar hasta los 800 m. Ocupa áreas de playa, dunas costeras, salitrales, cauces de inundación, planicies arenosas hasta laderas rocosas. Forma parte de la típica vegetación halófita de costa y salitrales, también se encuentra en el matorral sarcocaule, el matorral desértico y en bosques secos caducifolios presentes en la península de Baja California y en el estado de Sonora, (Figura 7B).

C. placida, es una especies endémica del extremo sur de la península de Baja California, su área de distribución se encuentra restringida al matorral sarcocaule y desértico desde los 24º a los 26º latitud norte (Turner *et al.*, 1995) y desde el nivel del mar hasta los 450 m.

Habita ambientes más llanos como planicies aluviales, sobre suelos arenosos y pedregosos (Figura 7C).

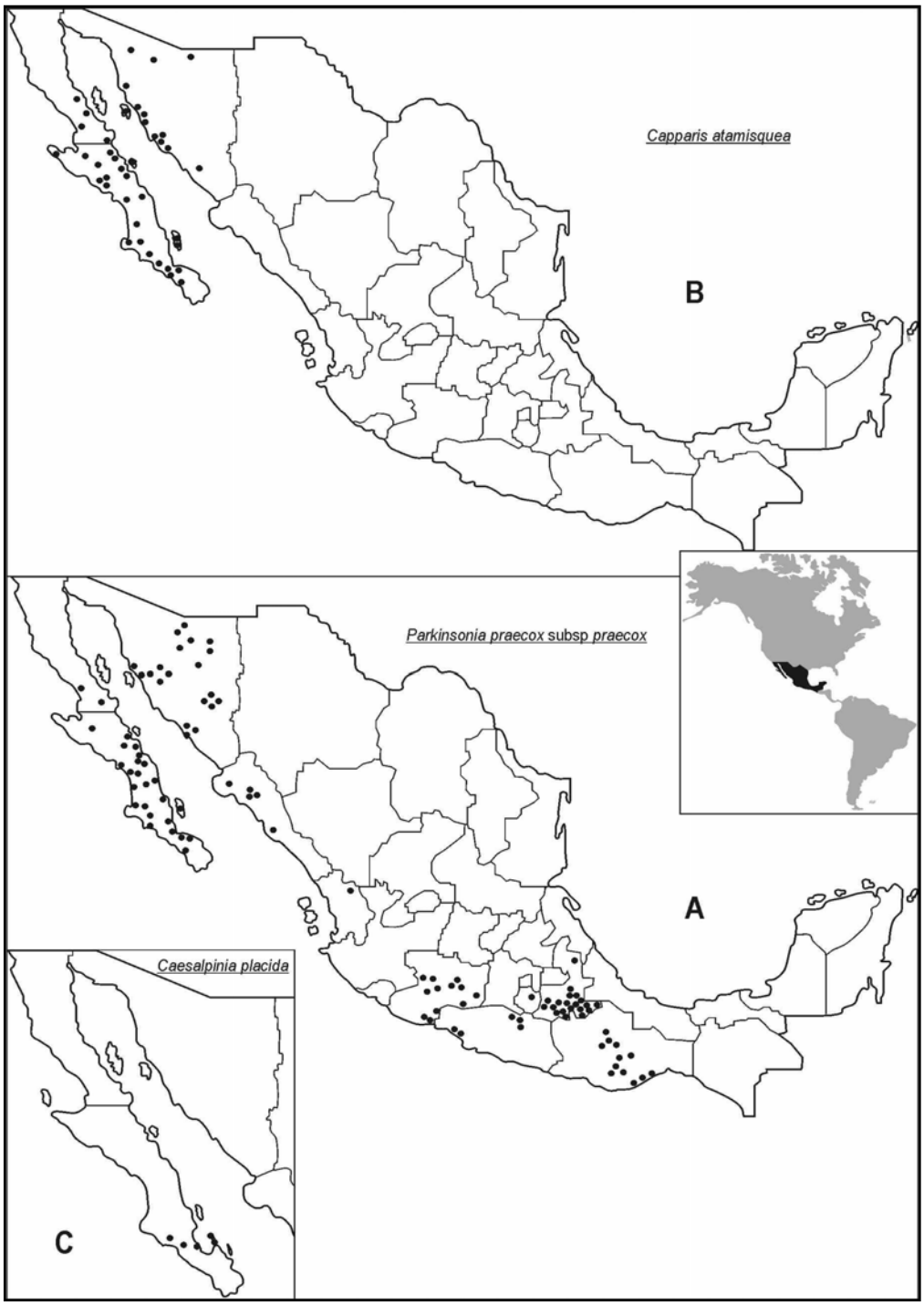

Figura 7.- Distribución de las especies para el desierto Sonorense:
A: *Parkinsonia precox* subsp. *praecox*, B: *Capparis atamisquea*, C: *Caesalpinia placida*

Para el Monte, las especies *P. praecox* subsp. *praecox* y *C. atamisquea*, superan en su distribución los límites del desierto del Monte, ocupando parte de las provincias fitogeográficas del Chaco y el Espinal. Sin embargo su mayor concentración se presenta en el sector centro y norte del Monte. Estas dos especies se presentan en el matorral xerófito del Monte y en las formaciones de bosques secos espinosos del Chaco y Espinal. Las altitudes registradas para *C. atamisquea* se encuentran desde los 150 a los 1.800 m en Argentina, y en Bolivia mayores entre 1.300 y 2.300 m. Habita generalmente planicies gravosas o arenosas hasta pedregosas, llanuras de inundación de los ríos, faldeos bajos, ambientes medanosos o bien alterados cercanos a cultivos o corrales, donde es ramoneada por el ganado vacuno y caprino**.** En el Monte de altura, se encuentra también mezclado con la vegetación halófita de fondo de valle (Figura 8A).

En el caso de *P. praecox* subsp. *praecox* habita desde los 100 a los 2400 m. En otros países de América del Sur su rango de distribución se encuentra aproximadamente desde el nivel del mar en Venezuela, hasta los 1600 m en Bolivia. Crece sobre planicies, mesetas, abanicos aluviales, ambientes medanosos, lomadas y laderas bajas, terrenos escarpados sobre suelos arenosos, arcillosos hasta pedregosos. (Figura 8B).

Para *B. schickendantzii* su área de distribución se encuentra restringida al extremo norte del desierto del Monte, en el sector de valles intermontanos, de donde es endémica. Crece en el matorral xerófito de altura desde los 1000 a los 3.800 m, en suelos arenosos pedregoso, sobre lomadas bajas y sector inferior de bajada (Figura 8C).

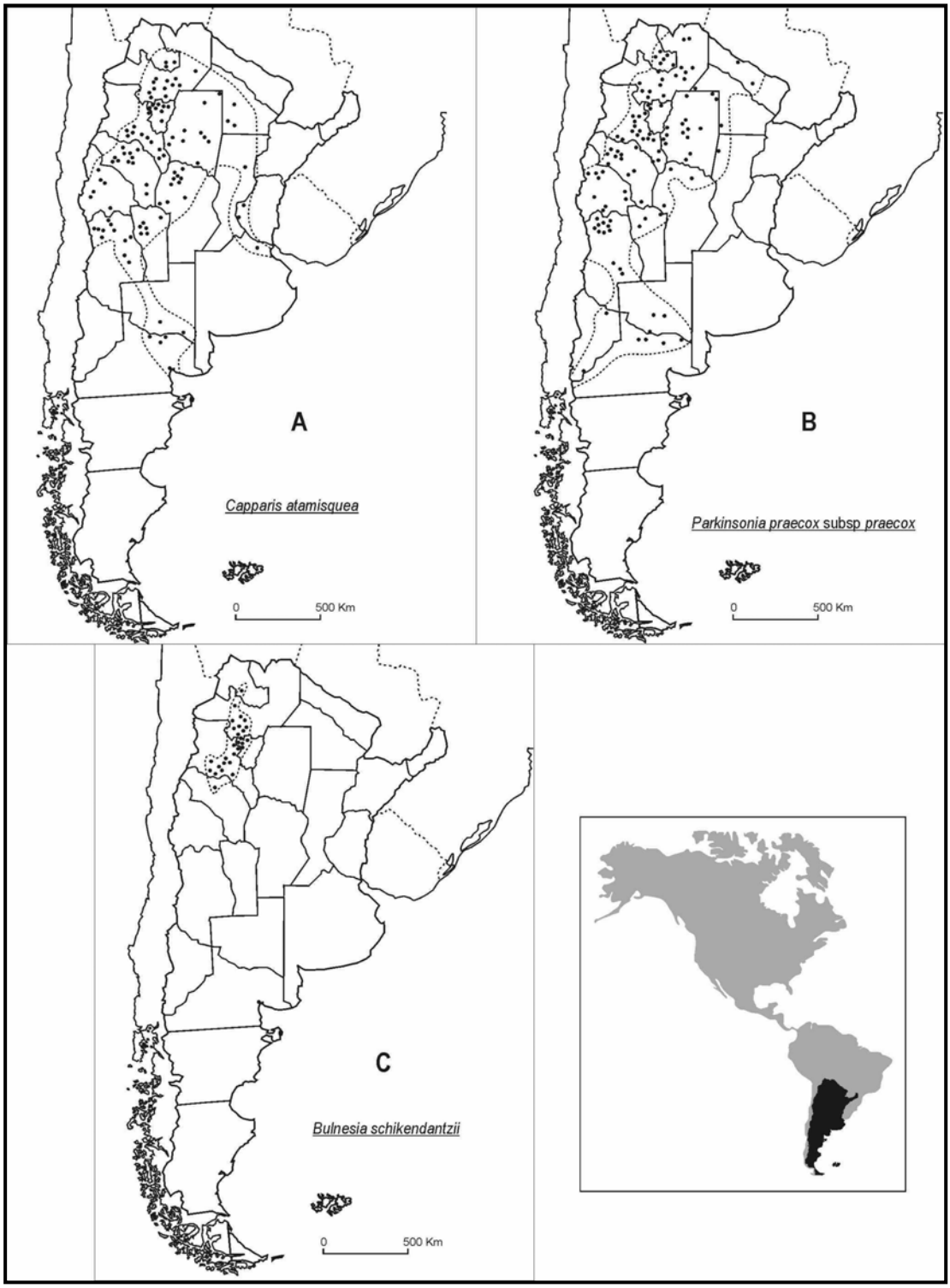

Figura 8.- Distribución de las especies en el desierto del Monte:
A: *Capparis atamisquea,* B: *Parkinsonia praecox subsp. praecox,* C: *Bulnesia schickendantzii*

7.4.2.- DESCRIPCIONES HISTOLÓGICAS

Las descripciones comparativas de los cortes transversales de hojas y folíolos de las cuatro especies leñosas se presentan en los siguientes cuadros: *P. praecox* subsp. *praecox* (Cuadro IV), *C. atamisquea* (Cuadro V) y *C. placida – B. schickendantzii* (Cuadro VI).

Cuadro IV.- Comparación de características anatómicas en folíolos de *P. praecox* subsp. *praecox* (20x)

TEJIDOS	**Localidad**	
	Desierto del Monte (Fig. 9A)	**Desierto Sonorense (Fig. 9B)**
CUTÍCULA	Muy tenue cubriendo ambas epidermis	
EPIDERMIS	**Uniestratificada – Anfiestomática**, con estomas levemente hundidos y con picos cuticulares sobre los ostíolos. Tricomas unicelulares en ambas epidermis	
MESOFILO	**Céntrico:** el parénquima en empalizada rodea todo el folíolo, ocupando los lados y los bordes	
ESPONJOSO	Compacto con 4 capas de células, escasos espacios intercelulares	Laxo formado por 2 capas de células con espacios intercelulares
TEJIDO ACUÍFERO (relacionado al Nervio Medio)	Tres capas de células grandes de paredes delgadas	Tres capas o más de células medianas de paredes delgadas
TEJIDO VASCULAR	Un haz vascular central más grande que los laminares y en contacto con el tejido acuífero. Haces colaterales con casquetes de clorénquima abaxial	

Cuadro V.- Comparación de características anatómicas en hojas de *C. atamisquea* (20x)

TEJIDOS	**Localidad**	
	Desierto del Monte (Fig. 9C)	**Desierto Sonorense (Fig. 9D)**
CUTÍCULA	Notable en ambos lados de la hoja	
EPIDERMIS	**Uniestratificada – Hipostomática** con pelos pluricelulares, peltados solo en la cara abaxial. Los estomas contenidos en criptas o protegidos por los pelos	
MESOFILO	**Isolateral**	
EMPALIZADA	Adaxial: con 5 a 7 capas de células Abaxial: ondulada con 2 a 3 capas de células	Adaxial: con 5 a 6 capas de células Abaxial: ondulada con 1 a 2 capas de células
ESPONJOSO	Laxo, con 2 a 3 capas de células	Compacto, con 2 a 3 capas de células
TEJIDO VASCULAR	Un haz vascular central más grande que los laminares, sin conexiones epidérmicas	
TEJIDOS DE SOSTÉN	Esclereidas hacia la cara adaxial entre el tejido en empalizada y la epidermis	

Cuadro VI.- Comparación de características anatómicas en folíolos de *B. schickendantzii y C. placida* (20x)

TEJIDOS	**Localidad**	
	Desierto del Monte (Fig. 9E) *Bulnesia schickendantzii*	**Desierto Sonorense (Fig. 9F)** *Caesalpinia placida*
CUTÍCULA	Muy tenue cubriendo ambas epidermis	
EPIDERMIS	**Uniestratificada**, con células más pequeñas en la cara adaxial, **Anfiestomática,** estomas a nivel de las células epidérmicas, tricomas unicelulares en la epidermis abaxial en *Bulnesia schickendantzii* y glandulares en la epidermis adaxial en *Caesalpinia placida*	
MESOFILO	**Céntrico:** el parénquima en empalizada rodea todo el folíolo, ocupando los lados y los bordes	
ESPONJOSO	Células redondeadas de paredes delgadas con abundantes espacios intercelulares. De 4 a 6 capas de células	Compacto con 3 capas de células
TEJIDO VASCULAR	En todo el mesófilo, sin diferenciaciones y sin conexiones epidérmicas. En *Bulnesia schickendatzii* los haces vasculares relacionados a un colénquima	

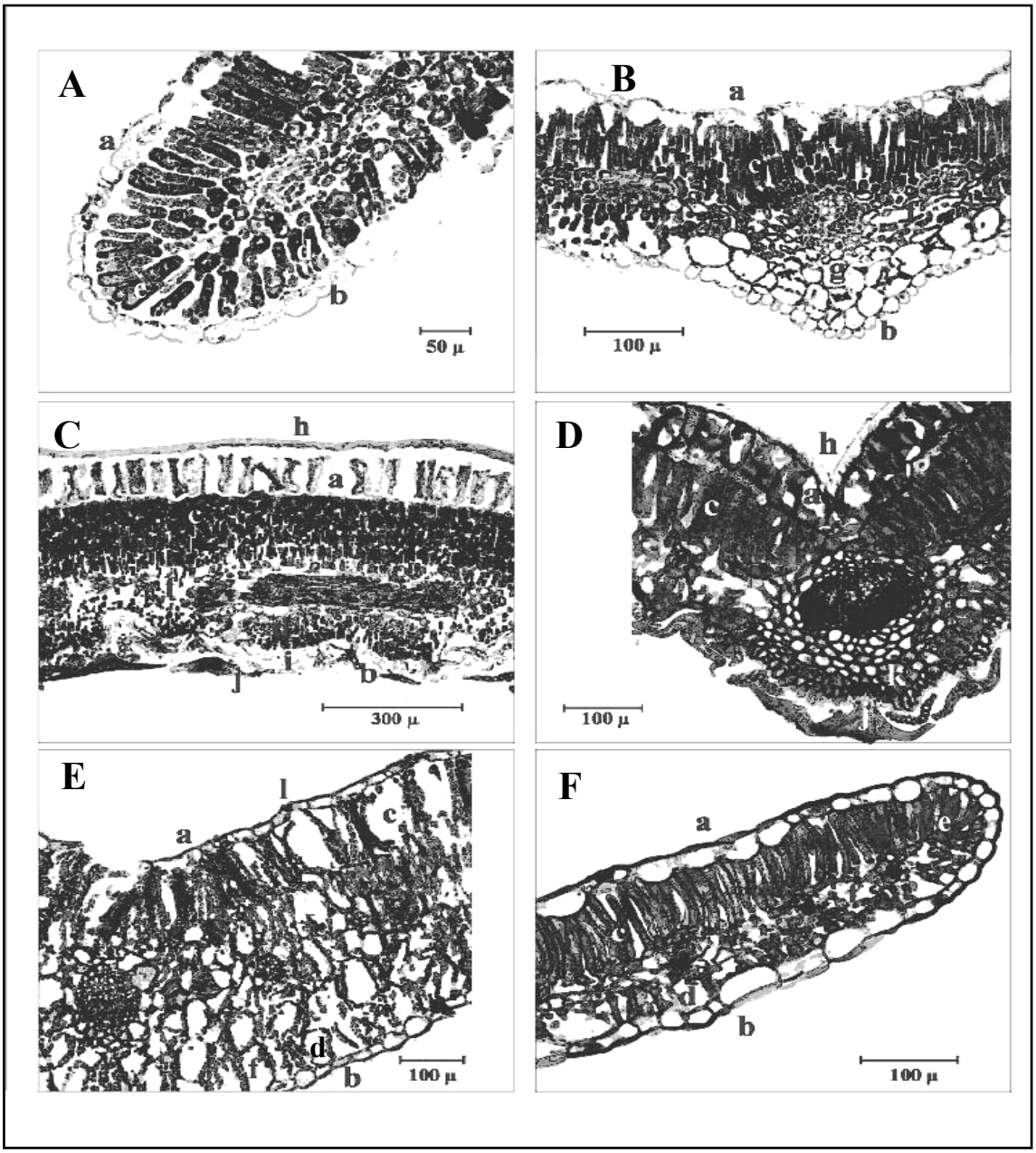

Figura 9.- Cortes transversales de hojas y folíolos: *P. praecox* subsp. *praecox*: A: Monte (40x), B: Sonora (20x), *C. atamisquea*: C: Monte (10x), D: Sonora (20x), *B. schickendantzii*: E: Monte (20x), *C. placida*: F: Sonora (20x), a: epidermis superior, **b:** epidermis inferior, **c:** empalizada superior, **d:** empalizada inferior, **e:** empalizada céntrico, **f:** tejido esponjoso, **g:** tejido acuífero, **h:** cutícula superior, **i:** cutícula inferior, **j:** pelo peltado, **k:** nervio medio, **l:** estoma

7.4.3.- ANÁLISIS DE DATOS MORFOLÓGICOS

Se presentan por separado los dos grupos de especies, con distribución disyunta y los equivalentes ecológicos. Las variables analizadas fueron: hoja (largo y ancho), flor (largo), fruto (largo y ancho) y semilla (largo y ancho). Se realizó el *test* T para muestras independientes con el objeto de comparar las medias de las variables estudiadas para ambos sitios (Cuadro VII). Los datos muestran una tendencia a presentar órganos de mayor tamaño en los individuos que crecen el desierto Sonorense. De acuerdo al error de estos (SE) se observa que en *P. praecox* subsp. *praecox* el ancho del fruto presenta mayor variabilidad para los individuos que crecen en el desierto del Monte, en el caso de *C. atamisquea* la mayor variabilidad se presenta en la hoja (largo y ancho) y la semilla (largo y ancho) en individuos que crecen en el desierto del Monte. Para los equivalentes ecológicos la variabilidad se presentó en individuos de *C. placida* en las dimensiones de la semilla (largo y ancho). Estos resultados permiten identificar variaciones en las poblaciones de las especies estudiadas, y relacionarlas indirectamente con las características ambientales.

Cuadro VII.- **Datos morfológicos: HL:** hoja largo, **HA:** hoja ancho, **FL:** flor largo, **FrL:** fruto largo, **FrA:** fruto ancho, **SL:** semilla largo, **SA:** semilla ancho. Cada valor es la media de 30 individuos ± SE.

Especie – Localidad		HL (mm)	HA (mm)	FL (mm)	FrL (mm)	FrA (mm)	SL (mm)	SA (mm)
Parkinsonia praecox	**Sonora**	7.2 ± 0.11	3.21 ± 0.008	10.8 ± 0.23	49 ± 1.8	9.9 ± 0.005	8.3 ± 0.15	4.73 ± 0.009
	Monte	3.9 ± 0.14	0.9 ± 0.001	9.63 ± 0.13	34.7 ± 1.08	16.4 ± 0.5	7.1 ± 0.17	1.8 ± 0.002
Capparis atamisquea	**Sonora**	12.8 ± 0.5	3.4 ± 0.009	9.4 ± 0.21	9.5 ± 0.11	7 ± 0.13	6.1 ± 0.008	5.1 ± 0.009
	Monte	18.7 ± 1.21	3.1 ± 0.17	8.2 ± 0.10	6.3 ± 0.14	4.5 ± 0.12	5.5 ± 0.14	4.3 ± 0.19
Caesalpinia placida	**Sonora**	4.93 ± 0.009	2.8 ± 0.003	14.73 ± 0.5	42.6 ± 0.8	12.0 ± 0.26	7.08 ± 0.16	6.8 ± 017
Bulnesia schickendantzii	**Monte**	3.56 ± 0.006	1 ± 0.000	6.98 ± 0.15	10 ± 0.3	10.8 ± 0.29	10 ± 0.000	6 ± 0.004

También se aplicó el análisis de Función Discriminante (*stepwise*) para identificar las variables predictoras, o sea aquellas que poseen mayor varianza en el análisis y que

permiten discriminar los grupos estudiados. Para *P. praecox* subsp. *praecox* éstas variables fueron hoja (ancho) con un FD (Función Discriminante) = 0.552, semilla (ancho) con FD= 0.537, hoja (largo) con FD= 0.372 y fruto (ancho) con FD= - 0.223. Para la especie *C. atamisquea*, las variables predictoras fueron fruto (largo) con un FD= 0.805, fruto (ancho) con F= 0.619, flor (largo) con FD= 0.241. Para los equivalentes ecológicos *B. schickendantzii* y *C. placida*, las variables predictoras fueron fruto (largo) con un FD= 0.572 , hoja (ancho) con FD= 0.509 y semilla (largo) con FD= - 0.295. El análisis de la FD presentó en todos los casos una varianza acumulada de 100%, donde la función de clasificación asignó a los individuos correctamente en su grupo en el 100% de los casos.

A partir del análisis de FD se interpreta que para *P. praecox* subsp. *praecox* la variabilidad morfológica entre los individuos en el desierto Sonorense y el Monte se encuentra en las características de la hoja, fruto y semilla, en el caso de *C. atamisquea* se presentan en la flor y el fruto. Para los equivalentes ecológicos, *C. placida* y *B. schickendatzii*, esa variabilidad morfológica se relaciona con las características de la hoja, fruto y semilla.

7.4.4.- ANÁLISIS DE DATOS ANATÓMICOS

Debido al tamaño de la muestra n = 5, se aplico el *test* T para variables independientes (Cuadro VIII).

Cuadro VIII.- **Datos anatómicos: C.S.:** cutícula superior, **C.I.:** cutícula inferior, **EpS.:** epidermis superior, **EpI.:** epidermis inferior, **EmS.:** empalizada superior, **EmI.:** empalizada inferior, **T.E.:** tejido esponjoso general, **T.A.:** tejido acuífero, **EsL.:** tejido esponjoso laminar, **EsC.:** tejido esponjoso central, **NV:** no visible, **NP:** no posee, **ND:** no diferenciado. Cada valor es la media de 5 individuos ± SE

Especie – Localidad		C.S. (μ)	C.I. (μ)	EpS(μ)	EpI. (μ)	EmS. (μ)	EmI. (μ)	T.E. (μ)	T.A. (μ)	EsL.(μ)	EsC.(μ)
Parkinsonia praecox	**Sonora**	NV	NV	30.5 ± 4.1	36 ± 4.7	84.2 ± 8.3	53.8 ± 6.3	88.3 ± 10	139± 18.6	ND	ND
	Monte	NV	NV	24.8 ± 3.8	22.9 ± 3.8	90.2 ± 6.3	69.1 ± 8.3	97.7 ± 8.8	107± 10.6	ND	ND
Capparis atamisquea	**Sonora**	36.4 ± 4.2	21.4 ± 3	133 ± 19	35.8± 13	210.2± 18	97.8 ± 23	---------	NP	141 ± 19	154 ± 5.8
	Monte	36.9 ± 1.1	23.9 ± 6.5	178 ± 22	46.4 ± 5.1	290 ± 8.7	101 ± 5.5	.....	NP	201 ± 20	225 ± 7.3
Caesalpinia placida	**Sonora**	NV	NV	41 ± 3.6	49 ± 4.7	156 ± 6.7	73.9 ± 5.7	110 ± 7.9	NP	ND	ND
Bulnesia schickendantzii	**Monte**	NV	NV	28 ± 2.05	29.1 ± 1.8	138 ±13.5	64.5 ± 2.7	200 ± 21	NP	ND	ND

Se observa una marcada tendencia a presentar mayores espesores de tejidos en los individuos de *C. atamisquea* que crecen en el desierto del Monte, donde las variables más significativas de acuerdo al análisis de ANOVA de una vía son: epidermis superior ($p< 0.009$), mesófilo en empalizada superior ($p< 0.000$), mesófilo esponjoso laminar ($p< 0.063$) y mesófilo esponjoso central ($p< 0.000$). En el caso de *P. praecox* subsp. *praecox* las variables con mayor significancia para el ANOVA de una vía fueron: Epidermis inferior ($p< 0.068$), Tejido acuífero ($p< 0.17$) y mesófilo en empalizada inferior ($p< 0.18$), la tendencia indicada no se cumple para las variables epidermis (superior e inferior) y Tejido acuífero las que presentan mayores espesores de tejidos en los individuos del desierto Sonorense. Para los equivalentes ecológicos la tendencia a tener mayores espesores de los tejidos se manifiesta en individuos de *C. placida* que crecen en el desierto Sonorense,

siendo las variables más significativas para el ANOVA de una vía, Epidermis superior ($p< 0.011$), Epidermis inferior ($p< 0.004$) y Esponjoso ($p< 0.005$). Es notable el mayor desarrollo del Tejido Esponjoso en *B. schickendatzii.*

Como complemento, se determinó el Potencial Hídrico foliar (ψ), de las cuatro especies consideradas en cada uno de sus respectivos ambientes, estos fueron tomados en los meses del otoño (octubre y noviembre para el desierto Sonorense, abril y mayo para el desierto del Monte), que representan el período de post-lluvias en cada caso (Cuadro IX).

Cuadro IX.- Comparación de Potenciales Hídricos Foliares (bars). Cada valor es la media de tres réplicas ± SD

Especie	**Localidad**			
	Desierto Sonorense		**Desierto del Monte**	
	06:00 a.m.	12:00 a.m.	06:00 a.m.	12:00 a.m.
Capparis atamisquea	- 35.75 (±2.47)	- 52.50 (± 3.53)	- 38.50 (± 1.00)	- 46.50 (± 3.05)
Parkinsonia praecox	- 8.53 (± 1.27)	- 21.66 (± 1.52)	- 26.00 (± 1.15)	- 43.00 (± 2.08)
Caesalpinia placida	- 11.00 (± 0.86)	- 27.50 (± 3.53)	----------	----------
Bulnesia schickendantzii	----------	----------	- 34.30 (± 0.57)	- 50.0 (± 2.00)

Posiblemente, los individuos de *C. atamisquea* que crecen en el desierto Sonorense presentan valores más bajos (negativos) que los del Monte debido al efecto de la relativa concentración salina en el suelo, ya que estos arbustos crecen cercanos al litoral. Para los individuos de *P. praecox* subsp. *praecox* y *B. schickendantzii* presentes en el Monte, se observan también potenciales hídricos más bajos que en el desierto Sonorense, lo que indicaría una relativa menor disponibilidad de agua en el suelo, hecho atribuible a un menor aporte, o bien posiblemente a la mayor demanda evaporativa del medio.

Para los equivalentes ecológicos, por tratarse de diferentes especies, se consideró adecuado medir el Área Foliar Específica (AFE,cm^2/gr), para la cual *C. placida* presentó 43.47 cm^2/gr y *B. schickendantzii* 114.2cm^2/gr, el valor más bajo de AFE en *C. placida* sugiere una respuesta adaptativa al xeromorfismo, lo que tiende a aminorar la pérdida de agua y el sobrecalentamiento de la hoja (Medina, 1984). Llama la atención que la especie *B. schickendantzii* presente un potencial hídrico del medio día muy negativo, y que a la vez ofrezca una estructura anatómica y un AFE que no indican marcadas condiciones de estrés en el medio. Por el contrario, *C. placida*, cuyo potencial hídrico del medio día es menos negativo que *B. schickendantzii*, presenta una estructura anatómica y un AFE que marcan un importante xeromorfismo en la planta. Esto puede depender de las condiciones particulares del lugar donde fueron registrados los potenciales hídricos de cada especie, como también de la constitución de sus sistemas radicales. De este modo se observa que las variables Potenciales Hídricos y AFE, no presentaron correspondencia entre las especies comparadas, lo cual marca un comportamiento fisioló gico diferente para sobrevivir en ambientes similares.

7.5.- DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El estudio comparativo para especies con áreas disyuntas entre el desierto Sonorense y el desierto del Monte, afirma la hipótesis planteada en relación con la presencia de diferencias perceptibles a nivel morfológico y anatómico, como una respuesta a las características particulares de los ambientes estudiados. Se observa una marcada tendencia a desarrollar estructuras de mayor tamaño en los individuos presentes en el desierto Sonorense, mientras que mayores espesores en tejidos de la hoja caracterizan a los individuos del desierto del Monte. Es notable la correlatividad en el aumento en espesor del mesófilo en empalizada con el incremento de la altitud, como sucede en los individuos de *C. atamisquea* y *P. praecox* subsp. *praecox* que crecen en el Monte, éste aumento de espesor se acompaña por un incremento en el número de capas de células en el mismo tejido. Esta situación puede relacionarse con el incremento de la radiación solar (radiación UV) por tratarse de una zona de valles de altura (González *et al*., 2002), donde además se registra un marcado estrés hídrico corroborado a partir de los valores más negativos del ψ (Cuadro IX). Autores como Esau (1966), Rôças y Franca Barros (1997), Niinemets (2001), entre otros, indican que los espesores de las hojas están relacionados positivamente con los niveles de radiación del ambiente en el que se encuentran, situación que se observa en las dos especies mencionadas. Las especies que habitan el sector sur de la península de Baja California recibirían mayores aportes de humedad atmosférica por su proximidad al mar (ver Cuadro III), donde además la capa freática, aunque relativamente salina, se encuentra más próxima a la superficie del suelo, lo cual ofrecería mejores condiciones para el crecimiento de los individuos.

Para las especies con distribución disyunta las variaciones morfológicas y anatómicas que se presentan responden a las condiciones particulares donde la especie crece, donde la respuesta funcional depende de las características ambientales, (Cuadro X). Los dos casos presentados en este estudio indican que las diferencias morfológicas y anatómicas en una misma especie deben considerarse como "plasticidad fenotípica", la cual ha sido definida como la capacidad de un individuo a cambiar su morfo-anatomía y/o fisiología en respuesta a estímulos en el ambiente. Algunos autores consideran a la plasticidad fenotípica como un elemento clave en la evolución de las plantas (Bradshaw, 1965), otros opinan que representa una ventaja adaptativa (Schlichting, 1986), incluso ha sido considerada como un buffer para la selección natural y un impedimento en los cambios evolutivos (Levin, 1987).

Para las especies consideras como equivalentes ecológicos en este estudio, la hipótesis planteada no se alcanzó de acuerdo a las expectativas, las similitudes esperadas solo se manifiestan a nivel funcional, o sea, existen convergencias en el papel funcional que cumple la especie en el ecosistema en el cual crece, sin embargo, a nivel morfológico y anatómico no se manifiesta una marcada correspondencia entre las mismas. Se observa una tendencia a presentar mayores tamaños de órganos en *C. placida* en el desierto Sonorense, a lo cual también suma mayores espesores de los tejidos del folíolo, excepto para el parénquima esponjoso que presentó mayor espesor en *B. schickendantzii*, esto podría explicarse por la mayor necesidad de conservar agua en sus tejidos debido al marcado estrés hídrico en el ambiente (- 50 bars) donde crece. Los mesófilos de ambas especies presentaron una organización isofacial, sin embargo, se observó mayor desarrollo del

mesófilo adaxial y abaxial en *C. placida* lo cual estaría indicando mayor capacidad de captar luz por la planta (Cuadro X).

Una característica anatómica convergente interesante a destacar entre los equivalentes ecológicos es que ambos mesófilos presentaron un tejido en empalizada que rodea los extremos del folíolo "empalizada céntrico" (Metcalfe y Chalk, 1950), el cual ha sido considerado una variante del mesófilo isofacial, encontrado en hojas que son muy angostas o enteramente cilíndricas (Esau, 1966). Esta es una condición anatómica funcional común en las dos especies estudiadas, cuya primera interpretación es aumentar la superficie fotosintética del folíolo.

De lo observado, se interpreta que dos especies pertenecientes a grupos taxonómicos no emparentados que habitan ambientes parecidos pueden ser consideradas equivalentes ecológicos aún sin presentar convergencias notables a nivel morfo-anatómico como el caso estudiado. Sin embargo, las semejanzas en la constitución fisonómica (forma de vida arbustiva, tendencia a la microfilia, condición decidua, arquitectura con ramaje abierto y sistema radical profundo) permiten responder funcionalmente de manera similar en un aspecto importante relativo a la captura de carbono (Cuadro X).

Cuadro X.- Comparación de caracteres morfo-anatómicos entre las especies seleccionadas

Condición Biogeográfica	Desierto Sonorense	Desierto del Monte
Especies Disyuntas *Parkinsonia praecox* subsp. *praecox* *Capparis atamisquea*	Mayor tamaño de los órganos: hoja, flor, fruto y semilla	Mayor espesor de los tejidos de hojas y folíolos, principalmente del tejido en empalizada
Equivalentes Ecológicos *Caesalpinia placida* (Sonora) *Bulnesia schickendantzii* (Monte)	Mayor tamaño de órganos y espesores de tejidos excepto para el tejido esponjoso	Mayor espesor del tejido Esponjoso
Convergencia	Fisonómica: arbustos micrófilos, decíduos de ramaje abierto y sistema radical profundo Anatómica: tejido en "empalizada céntrico"	

Se concluye que las especies con áreas disyuntas exhiben un cierto nivel de plasticidad fenotípica, lo cual les confiere cierta flexibilidad morfo-anatómica. Las variaciones se muestran a nivel de tamaños de estructuras y espesores de tejidos en hojas y folíolos. Las diferencias encontradas pueden ser interpretadas como respuestas funcionales con valor adaptativo, que permitirían un mejor desempeño en los ambientes donde crecen. Hasta la fecha no conoce información alguna que indique la influencia de variación genética a la cual atribuir las diferencias morfo-anatómicas encontradas, por lo que se ha partido del supuesto de que las dos especies consideradas son genéticamente uniformes.

Para los equivalentes ecológicos presentados en este estudio, la tendencia a presentar un mesófilo clorofiliano céntrico, puede plantearse como un carácter diferencial para las especies que crecen en ambientes con marcado estrés hídrico, también de vital importancia en los procesos de fijación de carbono. Se interpretan las semejanzas entre los equivalentes ecológicos como rasgos anatómico-funcionales propios a un tipo ambiental común, independiente de las características particulares de cada especie.

La distribución geográfica registrada para las cuatro especies puede ayudar a explicar los resultados obtenidos, considerando que las especies con distribución disyunta (*C. atamisquea* y *P. praecox* subsp. *praecox*) se encuentran cubriendo un amplio rango de distribución en ambos desiertos, ocupando incluso ambientes transicionales con bosques espinosos. Por el contrario, los equivalentes ecológicos *C. placida* y *B. schickendantzii* se presentan en áreas más bien restringidas en su distribución, siendo elementos conspicuos en determinadas comunidades dentro de los matorrales donde crecen, afrontando generalmente un marcado estrés hídrico.

La plasticidad fenotípica identificada para las especies con distribución disyunta se interpreta como una respuesta funcional que otorgaría a estas especies capacidad de adaptabilidad a distintos micro-ambientes, ampliando gradualmente sus áreas de distribución, permitiendo incluso la dominancia fisonómica de estas especies en el hábitat respectivo. Por el contrario, la convergencia anatómica observada para los equivalentes ecológicos resulta en ajustes funcionales que tenderían a favorecer a las especies en un ambiente particular.

8.- DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

1.- Las condiciones edáficas y topográficas en el Matorral Sarcocaule en el predio de El Comitán, una área representativa del Matorral Sarcocaule que caracteriza una importante superficie en la península de Baja California, permiten la presencia de tres asociaciones vegetales: Matorral Sarcocaule abierto (MSa), Matorral Sarcocaule en montículos (MSm) y Matorral Sarcocaule cerrado (MSc). El área total que cubre el MS en la península, abarca diferentes condiciones del relieve como: lomeríos, mesetas, bajadas y llanuras, por lo que es de esperar que los resultados de este estudio, y la metodología empleada, puedan ser implementada y complementada conforme a las diferentes situaciones topográficas y edáficas del área que ocupa el MS en la península de Baja California.

2.- La expresión funcional para el Matorral Sarcocaule de Baja California Sur, está determinada por la morfología del tallo, y no por las formas de vida como se había planteado en la hipótesis. La consistencia del tallo se encuentra altamente asociada con grupos de plantas y con comunidades vegetales específicas, presentando síndromes o Tipos Funcionales reconocibles,

3.- Los atributos considerados de la flor y el fruto están a su vez correlacionados con la morfología del tallo. De este modo fueron identificados claramente cuatro Tipos Funcionales (TFs) para el área de estudio: (a) plantas crasicaules, o cactus suculentos, (b) especies sarcocaules, (c) árboles leñosos y (d) arbustos leñosos.

4.- Los TFs identificados dominan diferencialmente distintos ambientes del área de estudio, donde los cactus y las plantas sarcocaules dominan el MSa, los arbustos leñosos se presentan preferentemente en el MSm, y estas formas de vida junto con los árboles leñosos, se congregan en un mosaico "menos árido" correspondiente al MSc, con una relativa mayor densidad de plantas.

5.- Dos gradientes fueron revelados, el primero correspondiente al gradiente florístico donde el MSc y el MSa ocupan los extremos, respectivamente, el segundo representado por el gradiente morfológico donde el MSa y el MSm son los que ocupan esos extremos, con el MSc ocupando la posición intermedia.

6.- La forma sarcocaule, representaría el elemento transicional entre la condición leñosa, propia de los ambientes tropicales, y la suculenta de los desérticos. Esta posible condición debe ser reforzada con más estudios de tipo morfológicos, anatómicos y filogenéticos.

7.- Los resultados apoyan la clasificación de Shreve (1951), sobre las comunidades desérticas, que se basa en la morfología externa de las plantas, la cual se robustece estadísticamente y refleja la existencia de un patrón en su constitución. El presente estudio de los Tipos Funcionales es el primero realizado en comunidades de la península. La metodología desarrollada y los resultados obtenidos para el MSC de Baja California Sur, pueden ser utilizados como referencias en el estudio y comparación con otros ambientes transicionales entre los tropical-secos y los desérticos.

8.- El estudio comparativo para especies con áreas disyuntas entre el desierto Sonorense y el desierto del Monte, *Capparis atamisquea* y *Parkinsonia praecox* subsp *precox*, confirma la hipótesis planteada en relación con la presencia de diferencias perceptibles a nivel morfológico y anatómico, como una respuesta a las características particulares de los ambientes estudiados.

9.- Se observa una tendencia estadística a desarrollar estructuras de mayor tamaño en los individuos presentes en el desierto Sonorense, mientras que mayores espesores en tejidos de la hoja caracterizan a los individuos del desierto del Monte.

10.- Las especies con áreas disyuntas exhiben un cierto nivel de "plasticidad fenotípica", lo cual les confiere cierta flexibilidad morfo-anatómica. Las variaciones se muestran a nivel de tamaños de estructuras y espesores de tejidos en hojas y folíolos. Las diferencias encontradas pueden ser interpretadas como respuestas funcionales con valor adaptativo, que permitirían un mejor desempeño en los ambientes donde crecen. Hasta la fecha no se conoce información alguna que indique la influencia de variación genética a la cual atribuir las diferencias morfo-anatómicas encontradas, por lo que se ha partido del supuesto de que las dos especies consideradas son genéticamente uniformes.

11.- Para los equivalentes ecológicos, *Caesalpinia placida* y *Bulnesia schickendantzii*, la tendencia a presentar un mesófilo clorofiliano céntrico, puede plantearse como un carácter diferencial para las especies que crecen en ambientes con marcado estrés hídrico, de vital

importancia en los procesos de fijación de carbono. Se interpretan las semejanzas entre los equivalentes ecológicos como rasgos anatómico-funcionales propios a un tipo ambiental común, independiente de las características particulares de cada especie.

12.- La distribución geográfica registrada para las cuatro especies consideradas puede ayudar a explicar los resultados obtenidos en este estudio, considerando que las especies con distribución disyunta (*C. atamisquea* y *P. praecox* subsp. *praecox*) se encuentran cubriendo un amplio rango de distribución en ambos desiertos, ocupando incluso ambientes transicionales con bosques espinosos. Por el contrario los equivalentes ecológicos *C. placida* y *B. schickendantzii* se presentan en áreas más bien restringidas en sus respectivas áreas, siendo elementos poco conspicuos en los matorrales donde crecen, pues afrontan un marcado estrés hídrico.

9.- BIBLIOGRAFÍA

Ackerly, D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. En: Ackerly, D y R. K. (eds.) *Evolution of Functional Traits in Plants*. Monson. International Journal of Plant Sciences. 164 (3 Suppl.): 165-184.

Aguiar, M. y O. Sala. 1998. Interactions among grasses, shrubs, and herbivores in Patagonian grass-shrub steppes. Ecología Austral 8: 201-210.

A.P.N. (Administración de Parques Nacionales). 1999. Ecorregiones de la Argentina. Ed. Programa Desarrollo Institucional Ambiental. Componente Política Ambiental. SRN y DS. Presidencia de la Nación. Buenos Aires. Argentina. 42 pp.

Axelrod, D.I. 1941. The concept of ecospecies in tertiary paleobotany. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 27:545-551.

Axelrod, D.I. 1948. Climate and evolution in western North America during Middle Plesiocene time. Evolution 2:127-144.

Axelrod, D.I. 1950. *Evolution of desert vegetation in western North America*. Carn. Inst. Wash. Publ. 590:215-306

Axelrod, D.I. 1979. *Age and origin of Sonoran Desert Vegetation*. California Academy of Sciences. Nº 132. California Academy of Sciences, San Francisco.

Barghoon, E. 1951. Age and environment: a survey of North American Tertiary Floras in relation to paleoecology. Journal Paleontology 25:736-744.

Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Adv. Genet. 13:115-155.

Briones, O. 1994. Origen de los Desiertos Mexicanos. Ciencia 45:263-279.

Brown, J.H. y A.C. Gibson. 1983. *Biogeography*. The C.U. Mosby Co.

Brown, D.E. 1994. *Biotic Communities: Southwestern United States and Northwestern Mexico*. University of Utah Press. Salt Lake City. 342 pp.

Bullock, A.A. 1936. Contributions to the Flora of Tropical America. Notes on the Mexican species of the genus *Bursera*. Bull. Misc. Information Kew, 346-387.

Bullock, S. 1985. Breeding systems in the Flora of a Tropical Deciduous Forest in Mexico. Biotropica 17(4):287-301.

Burkart, A. y A. Carter. 1976. Notas en el Género *Cercidium* (Caesalpinoideae) en Sur América. Darwiniana 20:305-311.

Cabido, M., N. Ateca, M.E. Astegiano y A. M. Antón. 1997. Distribution of C3 and C4 grasses along an altitudinal gradient in Central Argentina. Journal of Biogeography 24:197-204.

Cabrera, A. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica XIV: (1-2)

Cabrera, A. 1977. *Flora de la Provincia de Jujuy*. Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Argentina. Tomo XIII. Parte VII: Dicotyledoneae III: Oxalidaceae a Umbelliferae.

Carlquist, S. 2001. Wood anatomy of Fouquieriaceae in relation to habit, ecology, and systematics; nature of meristems in wood and bark. Aliso 19(2): 137-163.

Carter, A. M. 1974. The genus *Cercidium* (Leguminosae: Caesalpinioideae) in the Sonoran Desert of Mexico and the United States. California Academy of Sciences, fourth series, Vol. 40(2):17-57.

Chapin III, F.S; B.H. Walker; R. J. Hobbs; D.U. Hooper; J.H. Lawton; O.E. Sala y D. Tilman. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. Science 277:500-504.

Correa, M. N. 1988. *Flora Patagónica*. Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Argentina. Parte V: Dicotiledóneas Dialipétalas: Oxalidaceae a Cornaceae.

Cozzo, D. 1946. Relación anatómica entre la estructura del leño de las especies Argentinas de *Capparis* y *Atamisquea*. Lilloa XII: 29-37.

Cracraft, J. 1982. Geographic differentiation and vicariance biogeography: reconstructing tempo and mode of evolution. Amer. Zool. 22: 411-424.

Craw, R.C., J.R. Grehan y M.J. Heads. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford University Press, New York.

Crisci, J., L. Katinas y P. Posadas. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la Biogeografía Histórica*. Sociedad Argentina de Botánica. 169 pp.

Crisci, J.V. y J.J. Morrone. 1992. Panbiogeografía y biogeografía cladística: Paradigmas actuales de la biogeografía histórica. Ciencias (México), número especial 6:87-97.

Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Vols I, IIa, y IIb. Publicados por el autor. Caracas. Venezuela.

Croizat, L. 1982. Vicariance/vicariism, panbiogeography, "vicariance biogeography", etc.: a clarification. Syst. Zool. 31: 291-304.

Croizat, L., G. Nelson y D.E. Rosen. 1874. Centers of origin and related concepts. Syst. Zool. 23:265-287.

Cummins, K.W. 1974. Structure and function of stream ecosystem. Bioscience 24:631-641.

Diaz, S y M. Cabido. 1997. Plant functional types and ecosystem function in response to global change: a multiscale approach. J. Veg. Sci. 8: 463-474

Díaz, S., M. Cabido y F. Casanoves. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. J. Veg. Sci. 9: 113-122.

Díaz, S., A. Acosta y M. Cabico. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under diferent grazing regimes. J. Veg. Sci. 3: 689-696.

Digilio, A. y P. Legname. 1966. Los árboles indígenas de la provincia de Tucumán. Universidad Nacional de Tucumán. Instituto Miguel Lillo. Opera Lilloana XV.

Esau, K. 1966. *Anatomy of seed plants*. John Wiley & Sons, Inc. United States of America. 376 pp.

Espinosa, D y J. Llorente. 1993. *Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.. 133 pp.

Evenari, M. 1985. The Desert Environments. En: Meir, M. y G. Goodall (eds.): *Hot Desert and Arid Shrubland*. Ecosystems of the World 12A. Elsevier. 1-22 pp.

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., E. Peters, A. Búrquez y E. Mellink. 2002. The Sonoran and Baja Californian Deserts. En: Mittermeier R.A., C.G. Mittermeier, P. Robles-Gil, J. Pilgrim , G.A,B. da Fonseca, T. Brooks y W.R. Konstant (eds.). *Wilderness. Earth's Last Wild Places*. CEMEX (Monterrey), Conservation Internacional (Washington, D.C.) and Agrupación Sierra Madre (México, D.F.). 315–333 pp.

Fisher, R. y N. Turner. 1978. Plant productivity in the arid semiarid zones. Annual Review of Plant Physiology 29:277-317.

Font Quer, P. 1982. Diccionario de Botánica. Ed Labor. 1244 pp

García, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía de la Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Gitay, H. y I. Noble. 1997. What are functional types and how should we seek them?. En: Smith, M., H. Shugart y F. Woodward (eds.). *Plant Functional Types, their relevance to ecosystem properties and global change*. International Geosphere-Biosphere Programme. Book Series 1. Cambridge University Press. 3-19 pp.

Glaser De Banus, S. 1981. Anatomía Foliar comparada de las especies del género *Bulnesia* (Zygophyllaceae). Bol. de la Soc. Arg. de Bot. 20(1-2):53-69.

González, J., M. Liberman-Cruz, C. Boero, M. Gallardo y F. Prado. 2002. Leaf thickeness, protective and photosynthetic pigments and carbohydrate content in leaves of the world's highest elevation tree *Polylepis tarapacana* (Rosaceae). Φyton: 41-53.

Goodall, D. 1976. *Evolution of Desert Biota*. University of Texas. Press USA.

Grime, J.P., J.G. Hodgson y R. Hunt. 1988. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. London: Unwin Hyman.

Hengeveld, R. 1990. *Dynamic biogeography*. Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press, Cambridge.

Herrera, C. 1984. Tipos morfológicos y funcionales en plantas del Matorral Mediterráneo del sur de España. Stvdia Oecologica V:7-34.

Humphrey, R.R. 1935. A study of *Idria columnaris* and *Fouquieria splendens*. Am. J. Bot. 22: 184-207.

Infante Mata, D. M. 2001. Diversidad morfológica y funcional de la vegetación de las dunas costeras de San Benito, Yucatán, México. Tesis de Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla. México. 70 pp.

Jackson, D.A. 1993. Stopping rules in principal component analysis: a comparison of huristic and statistical approaches. Ecology 74: 2204-2214.

Johansen, D. A. 1940. Plant microtechnique. Ed I, McGraw-Hill, New York. En: Clark, G. (ed.) 1981. Staining procedures. Fourth Edition. Williams & Wilkins. 512 pp.

Kiesling, R. 1994. *Flora de San Juan*. Vol I: Pteridofitas, Gimnospermas y Dicotiledóneas, (Salicáceas a Leguminosas). Estudio Sigma. Argentina.

Kiesling, R. 2003. *Flora de San Juan*. Vol II: Dicotiledóneas Dialipétalas (segunda parte: Oxalidaceae a Umbelifera). Estudio Sigma. Argentina.

Killeen, T. J.; E. Garcia y S. G. Beck. 1993. *Guía de árboles de Bolivia*. Missouri Botanical Garden – Herbario de Santa Cruz, Bolivia. 958 pp.

Knight, D y O. Loucks. 1969. A quantitative analysis of Wisconsin Forest vegetation on the basis of plant function and gross morphology. Ecology (50) 2:219-234.

Kramer, P. 1983. *Water relations of plants*. Academic Press.

Krebs, C.J. 1985. *Ecología*. Ediciones Pirámide. Madrid . España. 782 pp.

Lacoste, A. y R. Salanon. 1973. *Biogeografía*. Ediciones Oikos-Tau. Barcelona. España. 271 pp.

Lavorel, S., Mc Intyre S. y K. Grigulis. 1999. Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: how many functional groups?. J. Veg. Sci. 10:661-672.

Legendre, P. y L. Legendre. 1998. *Numerical ecology*. Amsterdam: Elsevier Science B.V. 853 pp.

León de la Luz, J. L., R. Coria Benet y M. Cruz Estrada. 1996. Fenología floral de una comunidad árido-tropical de Baja California Sur, México. Acta Bot. Mex. 35:45-64

León de la Luz, J. L., J. J. Pérez Navarro y A. Breceda. 2000. A transitional xerophytic tropical plant community of the Cape Region, Baja California. J. Veg. Sci. 11: 555-564.

Levin, D.A. 1987. Plasticity canalization and evolutionary stasis in plants. En: Davy A.J., M.J. Hutchings y M.R. Watkinson (eds.): *Plant population ecology*. Blackwell Scientific, Oxford, 35-45 pp.

Llorente Bousquets, J. y J. J. Morrone. 2001. *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. UNAM –CONABIO. México. 277 pp.

Major, J. 1991. Endemic: a botanical perspective. En: Myers, A. y P. Giller (eds.): *Analytical Biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions.* Chapman & Hall. 17-146 pp.

Mares, M., J. Morello y G. Goldstein. 1985. The Monte desert and other subtropical semi-arid biomes of Argentina, with comments on their relation to North American arid areas. En: Evenari, M., I. Noy-Meir & D. Goodall (eds.): *Hot desert and arid shrubland of the world*. Elsevier.12 A. 203-234 pp.

Mc Ginnies, W. 1979. Arid-land ecosystem common features throghout the world. En: Goodall, D., R. Perrey y K. Whowes (eds.). *Arid-land ecosystems: structure, functioning and management*. IBP. Cambridge University Press. Vol 1.

Mc Vaugh, R. y J. Rzedowski. 1965. Sinopsis of the genus *Bursera* L. in western Mexico, with notes on the material of *Bursera* collected by Sessé & Mociño. Kew Bull. 18(2): 317-382.

Medina, E. 1984. Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. En: Medina, E., M. Mooney y C. Vazquez-Yanes (eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. D R. W. Junk Publishers, Parte IV. 139-155 pp.

Metcalfe, C. R. y L. Chalk. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. Oxford. Clarendon Press. 2 Vols.

Metcalfe, S. 1987. Historical data and climate change in México – A review. The Geographical Journal (153) 2:211-222.

Montalvo, J., M.A. Casado, C. Levassor y F.D. Pineda. 1991. Adaptation of ecological systems: compositional patterns of species and morphological and functional traits. J. Veg. Sci. 2:655-666.

Morafka, S. P., G. A. Adest y L. M. Reyes. 1992. Differentiation of North American deserts: a phylogenetic evaluation of a vicariance model. En: S. P. Darwin y Al L. Welden (eds.). *Biogeography of Meseoamerica*. Proceedings of a Symposium, Tulane University, New Orleans. 195-226 pp.

Morrelo, J. 1958. La provincia fitogeográfica del Monte. Opera Lilloana II. Fundación Miguel Lillo. Argentina. 155 pp.

Morrone, J. J. 1996. The biogeographical Andean subregion: a proposal exemplified by Arthropod taxa (*Arachnida*, *Crustacea*, and *Hexapoda*). Neotropica 42:103-114.

Morrone, J.J. y J.V. Crisci. 1990. Panbiogeografía: fundamentos y métodos. Evol. Biol. 4: 119-140.

Myers, A.A. y P.S. Giller. 1988. Process, pattern and scale in biogeography. En Myers, A. y P. Giller (eds.): *Analytical Biogeography*. Chapman and Hall, London. 3-12 pp.

Niinemets, Ü. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. Ecology 82(2): 453-469.

Noss, R. 1990. Indicators for Monitoring Biodiversity: a hierarchical approach. Conser. Biol. 4(4): 355-363.

Novara, L. 1992. Zygophyllaceae. Aportes Botánicos de Salta – *Serie Flora*, Vol. I, Nº 17.

Orians, G. y O. Solbrig. 1977. *Convergent Evolution in Warm Desert: an examination of strategies and patterns in deserts of Argentina and the United States.* US/IBP Synthesis Series. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. 333 pp.

Palacios, R. y J. Hunzuker. 1984. Revisión taxonómica del género *Bulnesia* (Zygophyllaceae). Darwiniana 25(1-4): 299-320.

Paruelo, J. M. y F. Tomasel. 1997. Prediction of functional characteristics of ecosystems: a comparison of artificial neural networks and regression models. Ecol. Model. 98:173-186.

Paruelo, J.M. y W.K. Lauenroth. 1996. Relative abundance of plant functional types in grasslands and shrublands of North America. Ecol. Appl. 6(4): 1212-1224.

Perea, C. 1997. Diversidad específica y funcional (síndromes adaptativos) en comunidades semidesérticas del noroeste argentino. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela. 257 pp.

Pérez Navarro, J. J. 2001. El género *Bursera* Jack ex L. (Burseraceae) en la península de Baja California. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Baja California Sur, México. 110 pp.

Pianka, E. R. 1982. *Ecología evolutiva*. Editorial Omega. Barcelona. España. 365 pp.

Raunkiaer, C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press. Oxford.

Raven, P. 1963. Amphitropical relationships in the floras of north and south America. Quart. Rev. Biol. 38:151-177.

Raven, P. 1972. Plants Species Disjunctions: a summary. Ann. Missouri Bot. Gard. 59: 234-246.

Rôças, G. y C. Franca Barros. 1997. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. Trees 44:469-473.

Root, R.B. 1967. The niche exploration pattern of a blue grey gnatcatcher. Ecological Monographs 37:317-350.

Rzedowski, J. 1973. *Geographucal relationships of the flora of Mexican dry regions. Vegetational history of Northern Latin America*. Elsevier Scientific Company. Amsterdam. 61-72 pp.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Linusa. México, D.F.

Rzedowski, J. y H. Kruse. 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). Taxon 28(1-3): 103-116.

Rzedowski, J. 1991 a. Diversidad y orígenes de la Flora Fanerogámica de México. Acta Botánica Mexicana 14:3-21.

Rzedowski, J. 1991b. El endemismo en la Flora Fanerogámica Mexicana: una apreciación analítica preliminar. Acta Botánica Mexicana 15:47-64.

Sala, O., W. Lauenroth y R. Golluscio. 1997. Plant functional types in temperate semi-arid regions. En: Smith, M., H. Shugart y F. Woodward (eds). *Plant Functional Types, their relevance to ecosystem properties and global change.* International

Geosphere-Biosphere Programme, Book Series I. Cambridge University Press, 217-233 pp.

Sarmiento, G. 1972. Ecological and floristic convergences between seasonal plant formations of Tropical and Subtropical South America. Journal Ecology 60:367-410.

Sarmiento, G. 1992. Adaptative strategies of perennial grasses in South American Savannas. J. Veg. Sci. 3:325-336.

Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 17:667-693.

Sesma, P., E. Guido y M. E. Puchulu. 1998. *Clima de la Provincia de Tucumán.* Geología de Tucumán. Universidad Nacional de Tucumán. Argentina. 41-46 pp.

Shmida, A. 1985. Biogeography of the desert flora. En: Goodall, D. (ed.): *Hot desert and arid shrublands*. Ecosystems of de World 12A. Elsevier.

Shreve, F. 1937. Vegetation of the Cape Region of Baja California. Madroño 4:105-113.

Shreve, F. 1951. Vegetation of the Sonoran Desert. Carnegie Institution of Washington Publication. N° 591, Washington, D.C.

Shreve, F. y I. Wiggins. 1964. *Vegetation and flora of the Sonoran Desert*. Stanford University Press. Stanford. California. USA. Vol. I, 1-840 pp.

Smith, M, H. Shugart y F. Woodward. 1997. *Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change.* International Geosphere-Biosphere. Programme, Book Series I. Cambridge University Press. 368 pp.

Solbrig, O. 1972a. The Floristic Disjunctions between the "Monte" in Argentina and the "Sonoran Desert" in México and United States". Ann. Missouri Bot. Gard. 59: 218-223.

Solbrig, O. 1972b. Disjunction in Plants: A Symposium. Ann. Missouri Bot. Gard. 59: 105-106.

Solbrig, O. 1976. The origen and floristic affinities of the South American temperate desert and semidesert regions. En: Goodall, D.W. (ed.): Evolution of desert biota. University of Texas Press, Austin, Texas. 7-49 pp.

Stebbins, G.L. 1974. *Flowering Plants: evolution above the species level*. Massachusetts: The belknap Press of Harvard University Press.

Szaro, R. 1986. Guild management: an evaluation of avian guilds. Environmental Management 8:1-14.

Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

Tilman, D. y J. Knops. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. Nature 379:718-720.

Tilman, D., P. Reich, M. Ritchic y E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. Science 277:1300-1302.

Turner, R. M., J.E. Bowers y T.L. Burgess. 1995. *Sonoran Desert Plants, an ecological atlas*. The University of Arizona Press. Tucson, Arizona. USA.

Vervoorst, F. 1979. La vegetación del noroeste argentino y su degradación. *Serie Conservación de la Naturaleza Nº1*. Fundación Miguel Lillo. Argentina.

Viulleumier, B. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora south America. Science 173:771-780.

Wiggins, L. 1980. *Flora de Baja california*. Stanford University Press. Stanford. 1025 pp.

Wood, C. E. 1972. Morphology and Phytogeography: The classical approach to the study of Disjunctions. Ann. Missouri Bot. Gard. 59: 107-124.

Zapater, M.A. 1992. Capparaceae. Aportes Botánicos de Salta – *Serie Flora*, Vol. I, Nº 15. 15 pp.

Zuloaga, F. O. 1999. *Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina*.. Vol. II: Dicotyledoneae. Missouri Botanical Garden.