

Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación

Francisco González Medrano



Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación

Francisco González Medrano



LAS ZONAS ÁRIDAS Y SEMIÁRIDAS DE MÉXICO
Y SU VEGETACIÓN

LAS ZONAS ÁRIDAS Y SEMIÁRIDAS DE MÉXICO Y SU VEGETACIÓN

Francisco González Medrano

Primera edición: 2012

D.R. © Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT)
Blvd. Adolfo Ruiz Cortines 4209. Col. Jardines en la Montaña
C.P. 14210. Delegación Tlalpan, México, D.F.
www.semarnat.gob.mx

Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT)
Periférico sur 5000, colonia Insurgentes Cuicuilco,
C.P. 04530. México, D.F.
www.ine.gob.mx

DISEÑO PORTADA: Álvaro Figueroa
FOTO DE LA PORTADA: Claudio Contreras Koob

ISBN 978-607-7908-69-2
Impreso en México • *Printed in Mexico*

Índice

Climatología de las zonas áridas y semiáridas	9
Evolución de la vegetación desértica de América del Norte	27
Topografía, suelos y vegetación	37
Adaptaciones de las plantas a la aridez	53
Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación	105
Plantas útiles e impacto humano en las zonas áridas y semiáridas de México	145
Epílogo	157
Bibliografía	159
Imágenes de especies de las zonas áridas y semiáridas referidas en el texto	85
Álbum de fotos de las zonas áridas y semiáridas mexicanas	175

Climatología de las zonas áridas y semiáridas

HISTORIA DEL CLIMA DE LA TIERRA

Desde finales del Devónico comenzó una fase de desplazamiento de los continentes cuyas colisiones produjeron la formación de enormes cadenas montañosas a lo largo de cinturones bien determinados: los llamados Cinturones Caledónicos, los cuales se extienden por el noroeste de Europa y el este de América del Norte. Entre el Ordovícico y el Devónico se cerró el ancestral océano Noratlántico y se creó un continente gigantesco, reconocido por los geólogos como “el continente de las antiguas areniscas rojas”. El clima árido que lo caracterizaba era resultado de las sombras pluviométricas y de la continentalidad, consecuencia, a su vez, de las nuevas montañas emergidas y de las distancias mayores a que se encontraban los océanos. En las cuencas de este antiguo continente rojo se acumularon dunas desérticas y sedimentos lacustres, aislados del mar. A continuación se presentó una fase de fragmentación de esta isla, la cual continuó hasta fines del Devónico, y permitió que muchas de las áreas terrestres regresaran a las condiciones marinas. Este episodio continental fue acompañado de una vasta formación de lagos y lagunas de evaporación. La mayor parte de las áreas terrestres del mundo disfrutó de un clima caliente y seco (comparable al que se presenta actualmente en el Desierto del Turkeistán en Asia Central).

En el Pérmico Superior comenzaron a formarse desiertos y lagos desérticos que perduraron durante todo el Triásico. La continentalidad fue el rasgo climático dominante.

Durante el Cretácico Superior se notó un “florecimiento” de los cocolitofóridos (organismos vegetales unicelulares) y foraminíferos, cuyas conchas están constituidas principalmente por carbonato de calcio; con la consabida precipitación de estas conchas al fondo del mar se formó la greda o marga, tan difundida por diferentes partes del mundo.

La aridez en las épocas glaciares puede probarse por evidencias geológicas. Durante el último máximo glacial las áreas terrestres del globo fueron intensamente áridas.

Tormentas de polvo se abatieron sobre diferentes partes del mundo; en Norteamérica lo hicieron en la mayor parte del medio oeste. Los desiertos del Sahara se expandieron e invadieron las sabanas tropicales que alguna vez fueron fértiles. En América del Sur las dunas de arena se extendieron desde Argentina hasta Brasil, y gran parte de la cuenca del Amazonas se convirtió en semiárida.

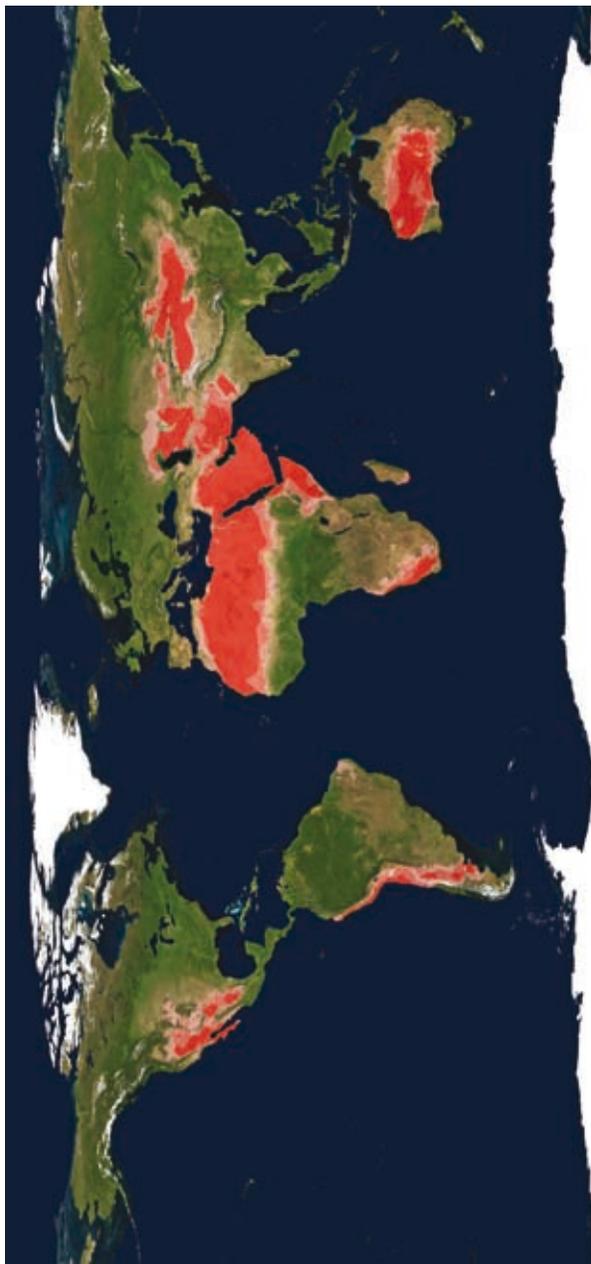
Durante los últimos cinco mil años ha habido una progresiva desecación de la región del Sahara, la cual se ha visto incrementada desde la época de los romanos, y aunque el avance de los desiertos es un fenómeno oscilatorio, la predicción a largo plazo del futuro de las regiones de sabana en latitudes bajas es inquietante, como en los casos, por ejemplo, de Mauritania a Etiopía, de partes de la India, de Australia septentrional, y del norte de México, entre otros.

Fairbridge (1982) menciona que en la conferencia de Rhode Island de 1972 se concluyó que el siguiente periodo glacial debe esperarse en un plazo de unos pocos miles de años, aunque posiblemente ocurra dentro de unos cientos de años. Estos cambios no se realizan de modo uniforme y constante, sino que más bien muestran fuertes oscilaciones: en ciertos periodos son más calientes, en otros más fríos.

CLIMATOLOGÍA REGIONAL Y ARIDEZ

La cantidad de vapor de agua retenida en el aire que nos rodea varía de manera directa con la temperatura del mismo. La humedad relativa expresa el porcentaje

Mapa 1.1.1. Zonas áridas mundiales



Fuente: Ezcurra (ed.), 2006.

de vapor de agua que el aire es capaz de retener. Con una humedad relativa cercana a 100% puede ocurrir la condensación.

Si baja la presión o la temperatura de una masa de aire podría reducirse su capacidad para retener humedad en forma de vapor. Con la elevación cualquier masa de aire varía; por lo común hay un cambio inverso en su densidad y temperatura. La temperatura del aire seco aumenta cerca de un grado por cada 100 m de descenso. Si el aire está saturado (más húmedo) cambia un grado centígrado por cada 150 m de diferencia de altitud, es decir 0.6 °C por cada 100 m. Así, la temperatura del aire disminuye con la altitud y viceversa. El aire puede ascender por varias causas: cuando está caliente se expande y asciende por encima del aire más frío; de igual manera, puede subir cuando fuerzas de flujo lo empujan sobre una ladera montañosa, o bien cuando una masa de aire frío, y por tanto, más pesada, fluye hacia niveles más bajos, forzando a que suba la masa de aire más cálida. En estas circunstancias el aire elevado se expande, su presión se reduce, y por lo común se enfría adiabáticamente, lo que permite que el vapor de agua se condense en forma de gotitas (rocío), formando niebla o cayendo como lluvia.

A la inversa, el aire descendente es comprimido y calentado conforme baja; esto puede pasar cuando sube sobre una montaña y desciende del lado contrario; como se hace más denso y cálido, su capacidad para retener vapor de agua se incrementa y se vuelve un viento desecante. Esto explica por qué una montaña tiene una mayor cantidad de neblina o humedad en la vertiente de barlovento y una menor humedad a sotavento. Un viento que sopla así se llama *chinook* en el oeste de Estados Unidos y *föhn* en los Alpes.

Donde el aire asciende o desciende hay una pequeña transferencia lateral, por lo que en tales zonas puede prevalecer la calma.

La estabilidad de una columna de aire depende de su gradiente de temperatura. Cuanto más lento sea el descenso de la temperatura con el incremento de la altitud, más estable será la columna de aire.

El gradiente de temperatura de masas de aire descendentes no es abrupto, y por lo regular, son estables. Los alisios hacia el borde o límite de los polos comúnmente pertenecen a esta categoría, y por lo general, son secos y *sin lluvia*.

Cuando hay un gradiente de temperatura excesivo de aire caliente y en la superficie terrestre subyace un aire frío, el aire permanece estable. Como el aire cálido sube, se expande y se enfría, su capacidad para almacenar o retener humedad se reduce progresivamente; en consecuencia, se produce la niebla, y si el proceso continúa, se forma la lluvia. Los vientos alisios cercanos al ecuador, que pertenecen a esta categoría, a veces son muy húmedos y portan o llevan lluvias. Esto es especialmente cierto en las montañas y en las laderas orientales (a barlovento).

Cada año el ecuador térmico, con sus zonas de calmas y aires ascendentes y sus zonas de vientos alisios y sus altas subtropicales, oscila de norte a sur en respuesta a las estaciones; en junio, julio y agosto oscila hacia el norte hasta cerca de 12 grados, produciendo con la zona de aire inestable y ascendente cúmulos, nieblas y lluvias. En este tiempo toda América Central y la mitad sur de México están bajo el influjo de la humedad y se incrementa la porción menos estable de los alisios. Durante el invierno del norte, el ecuador térmico oscila hacia el sur de esta posición, llevando con él la zona de aire estable descendente de las porciones altas subtropicales. Para ese momento casi todo México y gran parte de América Central están bajo la corriente de la porción más estable de los vientos alisios. Esta oscilación anual produce la estación seca de invierno y la lluviosa de verano de América Central y gran parte de nuestro país.

Los alisios soplan a través del agua cálida del océano hasta alcanzar las costas de Mesoamérica, cargándose de humedad y llevándola hacia la tierra. Pero sólo en los meses de verano este aire acarrea suficiente humedad como para producir fuertes lluvias. Sin embargo, algunas estaciones de las laderas a barlovento de la Sierra Madre de Oaxaca, o sobre las grandes elevaciones, tienen lluvias durante casi todo el año.

La corriente de aire va, en general, de las masas de tierra de México hacia el océano Pacífico. Como consecuencia, la influencia del agua del Pacífico se percibe sólo en una faja angosta de la costa.

A lo largo de la costa del Pacífico los vientos acarrear el agua superficial lejos de la costa, lo que genera un flujo hacia arriba de agua fría desde las profundidades.

Los disturbios atmosféricos modifican este patrón que hemos delineado. El flujo del aire gira en el sentido de las manecillas del reloj en las altas subtropicales

y parte de este aire de origen tropical o subtropical se mueve hacia el polo. De modo similar, el aire de origen polar se mueve hacia el ecuador.

La zona donde se mezclan es una región de turbulencias la cual se caracteriza por las tormentas ciclónicas y anticiclónicas.

Fuertes flujos de aire polar bajo el cálido aire tropical permiten que se eleve y comúnmente se precipiten como humedad, lluvia o nieve.

El aire caliente es acarreado hacia el norte, sobre el lado oriental de la tormenta, y puede a veces fluir por completo alrededor o hacia el centro. Al mismo tiempo, el aire polar se mueve hacia el sur en el lado occidental de la tormenta y aún puede completar un circuito. Tales tormentas pueden abarcar gran parte de la porción oriental de América del Norte al este de las Montañas Rocallosas.

Concepto de aridez

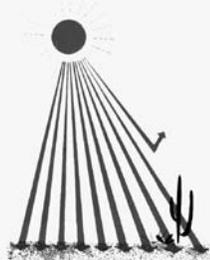
Se han propuesto diferentes conceptos de aridez. Uno de ellos define como zonas áridas aquellas regiones cuya provisión de agua es deficiente, su precipitación y su humedad atmosféricas suelen ofrecer valores muy por debajo del promedio mundial anual (Rzedowski, 1968). La precipitación media anual mundial es de 840 mm; y para la República Mexicana, la Comisión Nacional de Zonas Áridas (1994), menciona que la precipitación pluvial media anual es de 780 mm.

Las regiones áridas son aquéllas en las cuales la evaporación potencial es mucho mayor que la lluvia anual (Trewartha, 1954; Thornthwaite, 1948; Meigs, 1953).

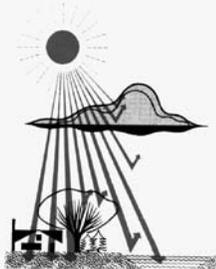
Le Houerou (1970) considera que las zonas con más de 400 mm de precipitación deben considerarse como semiáridas, subhúmedas o húmedas, y las que reciben menos de 100 mm deben considerarse como desiertos.

Para Contreras-Arias (1955) son zonas semiáridas aquéllas en las cuales las cosechas de cereales son de muy bajos rendimientos por la deficiencia de humedad, y en una proporción cercana al 50 % de los años se pierden del todo o son antieconómicas. Asimismo, las zonas áridas son aquéllas en donde no es posible obtener cosechas costeables en ningún año, a menos que se les someta a riego.

De día el desierto capta más calor que las áreas húmedas



El desierto absorbe el 90% de la radiación solar que calienta el suelo y la capa inferior del aire. Las partículas de polvo y las nubes sólo desvían el 10%.



La tierra húmeda toma el 40% del calor solar; las nubes rechazan hasta el 20%, el polvo el 10% y el agua y los árboles el 30% que resta.

De noche el desierto se enfría; el área húmeda toma más calor



El desierto pierde en la noche el calor que acumuló de día. El 90% escapa hacia las capas superiores de aire y sólo el 10% es desviado hacia abajo por el polvo.



La tierra húmeda deja escapar el 50% del calor. Las nubes desvían el 20% y el resto, las partículas de polvo, superficies acuáticas y aún la vegetación.

La Comisión Nacional de las Zonas Áridas (CONAZA, 1970) define como zonas áridas a aquellas superficies del territorio nacional en donde las precipitaciones son del orden de 250 mm anuales o menos, y como semiáridas a aquellas en donde la precipitación oscila entre más de 250 y menos de 500 mm.

Para algunos, las zonas áridas son las regiones en las que la disponibilidad de la humedad es deficiente, ya sea en forma de precipitación o como humedad atmosférica.

Cloudsley-Thompson (1979) considera la cantidad de la precipitación expresada en milímetros (mm) anuales y propone la siguiente clasificación:

Áreas extremadamente secas: de 0 a 100 mm

Zonas áridas: de 100 a 250 mm

Zonas semiáridas: de 250 a 350 mm

Por su parte, Mc Ginnies (1968) ha propuesto que los valores sean éstos:

Árido extremo (E): de -60 a 100 mm de precipitación total anual

Árido (A): de 60 a 100 y de 150 a 250 mm de precipitación total anual

Semiárido (S): de 150 a 250 mm y de 250 a 500 mm de precipitación total anual

Es evidente que estos valores son un tanto relativos, puesto que la eficiencia de la precipitación no depende sólo de la cantidad, sino que ésta se ve fuertemente influenciada por la temperatura. Por ejemplo: Zacatecas, Zac., con 365 mm de precipitación total anual y 13.1 °C, a juzgar por su vegetación dominante (pastizal), es menos árida que Matehuala, S.L.P., con 423 mm de precipitación, 20.3 °C y vegetación de matorral alto espinoso. Las diferentes alturas sobre el nivel del mar (2 612 m en el caso de Zacatecas y 1 581 m en el de Matehuala) explicarían estas diferencias: a una altura menor la temperatura es mayor, por lo que la evaporación también es mayor y, en consecuencia, habría una deficiencia mayor de la humedad disponible; esto se refleja en el desarrollo de una vegetación más xerófila en la zona más cálida, aun cuando tenga mayor precipitación.

Otro factor que modifica la eficiencia de la precipitación es la estación del año en que se presenta; una precipitación de 100 mm podría ser más eficiente para los organismos si se presenta durante el invierno, cuando por las bajas temperaturas los valores de evapotranspiración son menores que durante el verano.

Para la zona semiárida tamaulipeca se tiene entre 10 y 14 % de precipitación durante el invierno como consecuencia de los "nortes". Este suministro de humedad en esta época contribuye a que la zona, que por su latitud se esperaría que fuese más seca, sea menos árida y permite el desarrollo de una vegetación más frondosa.

CAUSAS DE LA ARIDEZ

Cualquier mecanismo que impida el traslado de la humedad de las grandes cuencas oceánicas hacia tierra adentro es una causa de aridez.

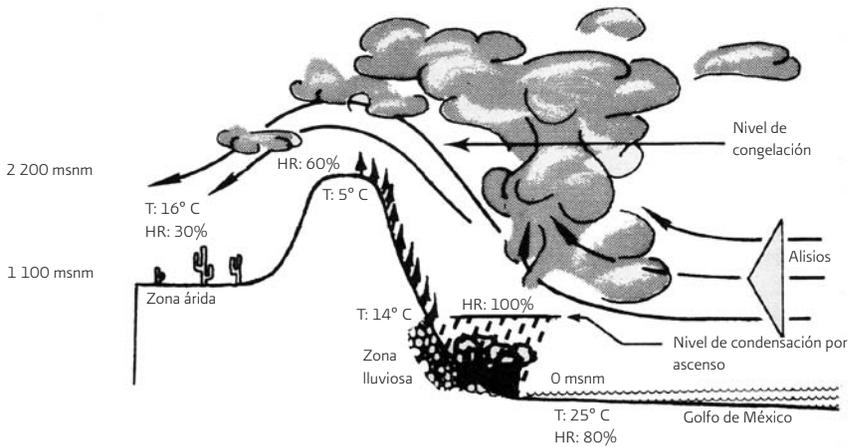
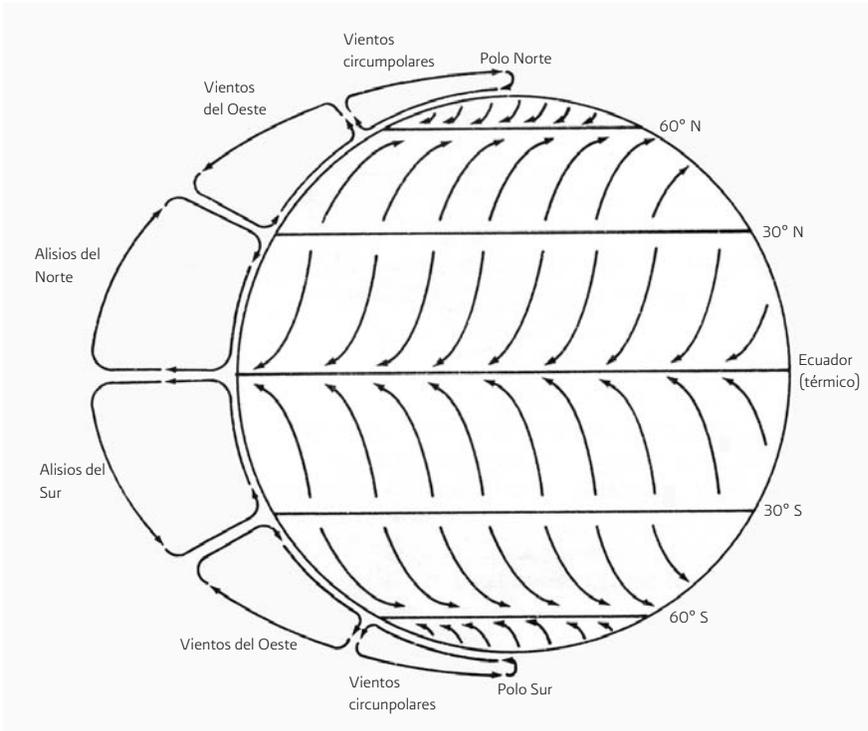
Debido a un diferente calentamiento de la Tierra, entre los 20 y 40° de latitud a ambos lados del ecuador, se forman fajas de alta presión y corrientes de aire descendentes en las cuales el aire tiende a bajar desde altitudes elevadas hasta la superficie terrestre. Al hacerlo, se calienta por compresión, a razón de 1° C por cada 100 m de descenso; de tal modo que cuando llega a la superficie del suelo es caliente y seco e incapaz de producir precipitaciones.

México, por su posición entre los 14° de latitud sur y 32° de latitud norte, se ve afectado en su porción boreal por el cinturón de alta presión subtropical del hemisferio norte, el cual está formado por dos enormes celdas anticiclónicas: la del Atlántico, o Bermuda Azores, y la del Pacífico del Norte, con derivaciones sobre el continente en el norte de México y sur de Estados Unidos. Ésta es una de las causas de la aridez en el norte de México.

La orografía es otro factor o causa de aridez, ya que los macizos montañosos perpendiculares a la dirección de los vientos que soplan del mar obran como una barrera que impide el paso de los vientos húmedos a la vertiente de sotavento, ya sea porque descargan su humedad al elevarse y enfriarse después de chocar con el macizo montañoso, o bien porque se desvían hacia otras partes. La consecuencia es que se presenta una condición de aridez en la vertiente de sotavento, la que contrasta en gran medida con la condición de mayor humedad de la vertiente de barlovento.

En condiciones locales, otra causa de aridez pueden ser las depresiones profundas, situadas a sotavento de los macizos montañosos perpendiculares a la dirección de los vientos húmedos que soplan desde el mar, y con desniveles que sobrepasan los 500 m.

A modo de resumen podemos señalar que en nuestro país las zonas áridas deben su existencia a la corriente marina fría de California, al efecto de sombra orográfica que ejerce la Sierra Madre Oriental y parte del Eje Volcánico Transver-



sal, a la localización de parte del territorio nacional en la faja de altas presiones y aires descendentes, situada en el hemisferio boreal entre los 20° y 40°. En condiciones locales, barrancas profundas (partes alta y media de la cuenca del río Pánuco y algunos de sus principales afluentes, como los ríos Moctezuma y Tula) deben su aridez a su posición a sotavento de la Sierra Madre Oriental y parte del Eje Volcánico Transversal, que originan una sombra orográfica, aunado a las diferencias de desnivel, el cual a veces alcanza hasta unos 900 m.

Del lado del Atlántico, los mares calientes propician una intensa evaporación todo el tiempo, y constituyen una fuente de humedad y calor. Por el lado del Pacífico, la corriente marina fría de California, acrecentada por surgencias de aguas frías del mar de Cortés, explican la presencia de las áreas secas o áridas del noroeste de México. Así, en la mitad norte de México, las propiedades del aire sobre la corriente marina fría de California son proyectadas a tierra firme por los vientos occidentales, produciendo la condición de aridez de la porción noroccidental y septentrional del altiplano.

Nuestro país se ve afectado en el noroeste por la presencia de una corriente marina fría, la corriente de California, la cual se desliza de norte a sur en forma paralela a la costa del océano Pacífico, y por la surgencia desde el fondo del mar de Cortés de aguas frías, lo que favorece la formación de una extensa zona árida adyacente al mar. Esta zona árida es la consecuencia de la formación de una superficie del mar fría debajo de una atmósfera caliente, lo que genera una "inversión de temperatura", es decir, una capa somera de aire dentro de la cual la temperatura aumenta con la altura, en vez de disminuir. La capa marina inferior, con abundante vapor de agua que se desprende por evaporación de la superficie del mar, está casi cercana a la saturación. La presencia de una capa estable inmediatamente arriba (capa de inversión) impide la difusión de este aire húmedo hacia las capas superiores de la atmósfera, donde se podrían generar nubes de gran desarrollo vertical y producir copiosas precipitaciones, lo cual no ocurre. La corriente marina fría de California acarrea agua de origen subártico hacia el sur, a lo largo de las costas de California y Baja California; ésta aumenta por surgencias y se caracteriza por bajas temperaturas, bajas salinidades y un alto contenido de oxígeno disuelto. La corriente norecuatorial, que transporta agua de origen tro-

pical hacia el occidente, es notable por su elevada temperatura y salinidad y su bajo contenido de oxígeno disuelto. Ambas corrientes confluyen cerca de cabo San Lucas y cabo Corrientes, creando marcados gradientes de salinidad, temperatura y oxígeno. Áreas aisladas de temperaturas superficiales más bajas constituyen un rasgo notorio de la región de la corriente de California. Estas áreas más frías, por lo general están a sotavento de los cabos, penínsulas y otras proyecciones terrestres. El hecho de que las temperaturas bajas estén asociadas, por lo común, con altas salinidades y con valores relativamente bajos de oxígeno, indica que la fuente del agua fría debe estar abajo de la superficie.

La forma latitudinalmente alargada de México, la cual se hace más notable en la porción del Istmo de Tehuantepec, permite que el país disfrute del efecto termostático de las aguas de los mares a ambos lados.

Estudios de Hubbs y Roder (1971), de ambas costas de Baja California y partes adyacentes de California, indican que en parte de los tiempos geológicos recientes, esto es, desde fines del periodo Wisconsin (frío y húmedo), alrededor de 11 000 años antes del presente, las temperaturas de las costas han sido más cálidas que en el presente.

Paleotemperaturas estimadas y datos de la fauna de unos 7 500 años antes del presente, indican temperaturas del mar más cálidas, las cuales estuvieron, casi con seguridad, acompañadas por temperaturas del aire más elevadas, a lo largo de la costa. El único periodo excepcional, cuando las temperaturas indican que fueron o han sido más frías en el mar y presumiblemente en el aire, comenzó después de 2 500 años, alcanzó su punto más bajo hace alrededor de 1 600 años, y culminó o siguió hasta 600 años antes del presente.

Para el periodo frío y los siguientes periodos cálidos hay muchas evidencias de condiciones menos áridas, con bastante lluvia que permitió satisfacer las necesidades de agua de más gente que la que podría sospecharse que sobreviviera bajo las condiciones actuales.

Las últimas tres o cuatro centurias parecen aproximarse en cuanto a su aridez al presente, pero se cree que hace un milenio la zona era sustancialmente más lluviosa que hoy (Hubbs y Roder *op. cit.*).

ÍNDICES DE ARIDEZ

Con el afán de ser más objetivos para definir la aridez, se han propuesto diferentes índices. La mayoría relaciona la precipitación y la temperatura, aunque algunos toman en cuenta también la evapotranspiración.

De tal forma, el índice de aridez o factor de pluviosidad de Lang relaciona la precipitación y la temperatura con la siguiente fórmula:

$f = P/T$, en donde:

P = precipitación media anual expresada en mm

T = temperatura media anual expresada en °C

Según el cociente resultante, la expresión del índice de aridez sería:

0-20	zonas de desierto
20-40	zonas áridas
40-60	zonas húmedas de estepa y sabana
60-100	zonas húmedas de bosques claros (abiertos)
100-160	zonas húmedas de grandes bosques
+ de 160	zonas superhúmedas con prados y tundras

Pero si la temperatura media es negativa (es decir, por abajo de 0 °C), tendríamos un índice de aridez negativo, lo cual no tendría sentido. Por ello, De Martonne introdujo una modificación y propuso el siguiente índice:

$A = P/T + 10$, en el cual:

A = índice de aridez

P = precipitación media anual expresada en mm

T = temperatura media anual en °C, según el cociente resultante

Así, tendríamos:

0-10	árido
10-20	semiárido
20-30	semihúmedo
30 - 40	húmedo

Considerando que sería un contrasentido llamar “índice de aridez” a un número que es más pequeño cuanto más grande es la aridez, Dantin y Revenga propusieron un índice en el cual los valores son directamente proporcionales a la aridez:

$I = T/P \times 100$, en donde:

I = índice de aridez

T = temperatura media anual expresada en °C

P = precipitación total media anual, expresada en mm

Resultando así:

0-2 zonas húmedas

2-3 zonas semiáridas

3-6 zonas áridas

El índice de Emberger considera la temperatura máxima y mínima promedios, así como la precipitación total anual expresada en mm, proponiendo la siguiente fórmula:

$$Q = \frac{100 P}{(M - M) (M + m)}$$

en donde:

Q = índice de aridez

P = precipitación media anual en mm

M = temperatura máxima promedio del mes más caluroso

m = temperatura mínima promedio del mes más frío

Según los cocientes resultantes tendríamos:

18-28	húmedo
28-38	subhúmedo
38-53	transición
53-67	semiárido
67-118	semiárido
118-222	árido

Los resultados de la aplicación de este índice pueden ser tan amplios que dos localidades podrían resultar con un Q igual, pero tener dos climas diferentes.

Por su parte, Thornthwaite (1948) propuso calcular la evapotranspiración potencial, lo cual implicaba el uso de tanques evapotranspiradores. Con éstos se pretendía calcular la máxima cantidad de agua que se evaporaría si las plantas tuvieran a su disposición agua en abundancia. Al final se mostraría la exigencia o demanda de agua que corresponde al clima del lugar; la demanda puede ser satisfecha por la lluvia –lo que, por tanto, significa que no hay sequía–, o la lluvia ser deficiente por lo que se presenta aridez.

Sin embargo, su aplicación en algunas regiones tropieza con el problema de la ausencia de estaciones climatológicas que tengan evaporímetros entre sus aparatos.

La fórmula propuesta por Thornthwaite para calcular el índice de efectividad de la lluvia fue:

$$P/E = 1.64 (P/T - 12.2) 10/9, \text{ donde:}$$

P = representa la precipitación total anual en mm

T = temperatura anual promedio expresada en °C

Stretta y Mosiño (1963) propusieron, con base en el índice de Emberger, la siguiente fórmula para delimitar las zonas áridas y semiáridas de México:

$$I_a = (M + m) (M - m) (m + 45)/P$$

El significado de las letras es el mismo que para el índice de Emberger:

la = índice de aridez

P = precipitación media anual en mm

M = temperatura máxima promedio del mes más caluroso

m = temperatura mínima promedio del mes más frío

Usando este índice elaboraron un mapa de las zonas áridas de México. Con una mayor cantidad de datos Jáuregui y Soto (1965) publicaron un mapa de la aridez en la República Mexicana, basados en la fórmula de Stretta y Mosiño.

En lo que respecta a su clima, las regiones áridas pueden dividirse en cuatro tipos:

1. *Desiertos subtropicales*. Se forman como consecuencia de la presencia de fajas o cinturones semipermanentes de altas presiones en las regiones tropicales, en las cuales el aire tiende a descender desde altitudes elevadas hacia la superficie terrestre. Al hacerlo, el aire se calienta por compresión, por cada cien metros de descenso aumenta 1° C, de tal modo que llega al suelo caliente y seco, incapaz de producir precipitaciones como ocurre en la zona árida del noroeste de Argentina y parte del Desierto Chihuahuense.
2. *Desiertos costeros fríos*. Carecen de lluvia casi por completo, pero abunda en ellos una humedad ambiental fría. La falta de precipitaciones se debe al descenso de las masas de aire y a las bajas temperaturas de las corrientes oceánicas que circulan en sus proximidades. Ejemplos: Desierto Sonorense (Baja California), costa de Perú, norte de Chile y sur-sudeste de Argentina (Patagonia).
3. *Desiertos por barreras montañosas*. La presencia de macizos montañosos colocados frontalmente a los vientos húmedos determina que los vientos al chocar con éstas se eleven, se condensan y se precipiten en las laderas a barlovento, creando condiciones de aridez a sotavento de las montañas. Ejemplos: parte de las zonas semiáridas del centro y sur de México.

4. *Desiertos continentales interiores*. Su aridez se debe a la lejanía de las grandes cuencas oceánicas y de la humedad que proporcionan las mismas. Ejemplos: el Desierto de Gobi, el Desierto de Turkestán y en menor proporción, la parte norte del Desierto Chihuahuense.

LLUVIA EN ZONAS ÁRIDAS

Las precipitaciones en los desiertos son siempre muy irregulares, intempestivas y en algunos casos tienden a ser estacionales.

Walter y Stedman (1974), tomando en cuenta la estacionalidad de la lluvia, clasificaron los desiertos en los siguientes grupos:

- a. Zonas áridas con dos estaciones lluviosas. Ejemplos: norte de Venezuela y parte sur del Desierto Sonorense.
- b. Zonas áridas con lluvias en invierno. Ejemplos: Desierto de Mojave, parte del Sonorense y norte de Chile.
- c. Zonas áridas con precipitaciones en verano. Ejemplos: centro de Australia, sur del Sahara y centro y sur del Desierto Chihuahuense.
- d. Zonas áridas que rara vez tienen lluvias, las cuales pueden caer en cualquier tiempo durante el año. Ejemplos: parte del Sahara.
- e. Desiertos con neblina, casi sin lluvia apreciable. Ejemplos: Desierto de Perú y norte de Chile y Desierto del Namibia en el suroeste de África.
- f. Desiertos casi sin lluvia y vegetación. Ejemplos: Sahara central y sur del Desierto de Egipto.

Evolución de la vegetación desértica de América del Norte

ORIGEN DE LAS FLORAS DESÉRTICAS: UNA GENERALIZACIÓN

Según Axelrod (1950): “Las floras desérticas del mundo parecen tener sus fuentes o haberse originado principalmente de las floras terciarias que ocupaban las áreas ahora secas o áridas (desérticas)”. Esta generalización se basa en que su autor no encuentra evidencias paleobotánicas en el occidente de América del Norte para la existencia de desiertos como rasgos dominantes del paisaje antes del Plioceno. Por lo tanto, considera que todas o muchas de las plantas que viven en hábitats desérticos hoy día, deben haberse originado a partir de plantas no desérticas como resultado de:

1. Cambios en la composición de la vegetación a lo largo del tiempo.
2. Cambios morfológicos en taxa derivados que sugieren un incremento en la adaptabilidad a condiciones más xéricas, como reducción de la superficie foliar. Así se ha mostrado entre las plantas que hoy viven en el área y los fósiles relacionados con ellas que indican una tendencia a la reducción de la superficie de transpiración de las hojas.

Evidencias directas e indirectas en muchos sitios del planeta muestran que hubo variaciones climáticas a nivel mundial, tendiendo hacia un decrecimiento de la precipitación, durante el Terciario y el Cuaternario. En el presente se han registrado fluctuaciones notorias en las temperaturas y las precipitaciones.

Este hecho, junto con el incremento de la diversidad topográfica, ha favorecido la expansión de la aridez en muchas partes del mundo (Schwazbach, 1963; Kräusel, 1961; Romer, 1961; Kobayashi y Shikama, 1961).

Axelrod (1950 y 1958) hace una serie de generalizaciones acerca del origen de las floras desérticas y considera que:

1. Los desiertos fríos del mundo derivan sus especies de las floras arcto-terciarias y antarcto-terciarias.
2. Las floras modernas de los desiertos cálidos se han originado de las floras tropicales y subtropicales terciarias.
3. Las floras terciarias de naturaleza semiárida dieron origen a numerosas especies modernas, tanto de desiertos cálidos como fríos.
4. La diferenciación en comunidades de las floras desérticas tuvo lugar durante el Plioceno y el Pleistoceno.
5. La evolución de las floras desérticas continúa de manera activa en el presente.

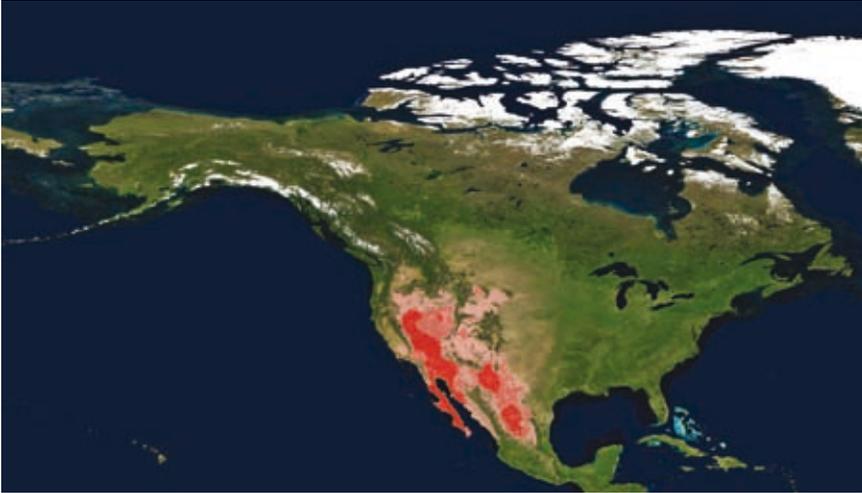
Parece ser que la flora de los desiertos consiste de especies de edades y orígenes diversos, y que la vegetación desértica moderna puede caracterizarse como un mosaico cambiante de asociaciones de especies que de manera constante y conjunta, se arreglan en espacio y tiempo.

EVOLUCIÓN DE LA VEGETACIÓN DESÉRTICA EN EL OCCIDENTE DE AMÉRICA DEL NORTE

Periodo Terciario

A principios del Terciario (Eoceno) la porción occidental de América del Norte, desde Washington hasta Baja California sobre la costa del Pacífico y tierra

Mapa 2.1. Desiertos de Norteamérica



Fuente: Ezcurra (ed.). 2006.

adentro tan al norte como Wyoming, estuvo cubierta por una sabana subtropical y tropical de latifoliadas perennifolias. La cordillera occidental todavía no se elevaba, pero algunos autores (Axelrod, 1950 y 1958) sugieren que existía la suficiente heterogeneidad en la geomorfología y la climatología regionales que favorecieron la formación de ambientes más secos. Desde mediados del Eoceno, en las partes centrales de las Montañas Rocallosas y ya desde mediados del Oligoceno, Axelrod (1958) considera que “las condiciones semiáridas se pudieron haber establecido en la región interior de la región suroeste”. Localmente la condición de continentalidad pudo haber favorecido la formación de hábitats más secos tierra adentro.

Durante el Mioceno, en esta parte de América del Norte se pudieron haber establecido grupos de plantas muy diferentes y una amplia transición entre ellos, como plantas caducifolias de madera dura y coníferas, que se hallaban hacia el norte, y un bosque abierto de encinos, un chaparral y un bosque con matorral, que ocupaba la porción suroeste, desde el sur de California y hacia el oriente hasta México. El área transicional se localizaba a través de Nevada. Axelrod (1958)

considera que el límite entre estas dos áreas fue más bien abrupto, debido a diferencias sustanciales en el ambiente.

El drenaje de la zona hoy ocupada por el Desierto Sonorense y el de Mojave, fue hacia el oeste hasta principios del Plioceno, lo que sugiere que la orogenia de la Sierra Nevada se presentó desde fines del Plioceno y del Pleistoceno (Warhafting y Birman, 1965).

Sin embargo, la evidencia fósil sugiere que hay una separación, un hueco climático y fisiográfico, a lo largo del eje de la actual Sierra Nevada con la ladera oriental, ocupada por una vegetación algo más húmeda que la de la planicie interior al occidente; esta última muestra un incremento de aridez hacia el sur.

Durante el Plioceno la vegetación tomó su aspecto actual. Evidencias de macrofósiles, de polen y de esporas, indican que el clima continuó haciéndose más seco durante dicho periodo, cuyas floras son más semejantes a las plantas que hoy habitan esos sitios.

Las evidencias de rocas con fósiles de fines del Plioceno o del Pleistoceno, en el oeste de Estados Unidos de América son escasas. Los conteos de polen y esporas sugieren una reversión de la tendencia hacia la aridez, la cual alcanzó un pico a mediados del Plioceno y, sin duda, repetidas fluctuaciones de este tipo continuaron durante el Pleistoceno. El continuo levantamiento de la Sierra Nevada, durante fines del Plioceno y el Pleistoceno, probablemente acentuó los periodos de aridez en la vertiente de sotavento y pudo haber amortiguado los efectos de los intervalos glaciopluviales que sabemos han rellenado numerosas cuencas lacustres, ahora secas en el área. En años recientes, la secuencia propuesta de floras fósiles en el occidente de Estados Unidos ha sido modificada por datos de fechamiento mejores y más extensos.

La resolución final de la secuencia de las floras terciarias deberá esperar a la acumulación de más información de este tipo, aunque lo real es que plantas de ambientes áridos estuvieron mucho más al norte, millones de años antes de lo que se ha supuesto.

Debido a las discontinuidades del registro fósil, Axelrod (1950, 1958) basa sus conclusiones sobre el origen y desarrollo de la vegetación desértica moderna en numerosas líneas paralelas de razonamiento:

- a. Ciertos géneros y especies en apariencia estrechamente relacionadas, que ahora se presentan en los desiertos del suroeste, se conocen como fósiles en floras miocénicas y pliocénicas de la región del Mojave y sus alrededores. En la siguiente lista se muestran algunos ejemplos de especies actuales del Desierto Sonorense, cuyos equivalentes miocénicos y pliocénicos se conocen en el Desierto de Mojave:

*Acacia greggii**

Baccharis sarothroides

Cercidium floridum

*Condalia lycioides**

Lycium torreyi

Washingtonia filifera

Acalypha californica

Bursera microphylla

Colubrina californica

Condalia parryi

*Prosopis juliflora**

*Especies que también se conocen de la Zona Semiárida Tamaulipeca.

Sus relaciones climáticas son similares a aquéllas de los géneros arbóreos ahora característicos del cálido Desierto Sonorense, que existen bajo la influencia del verano monzónico mexicano.

Axelrod (*op. cit.*) considera que las especies antes nombradas son los últimos sobrevivientes de una flora derivada a partir del matorral subtropical árido, y que muchos géneros similares han sido eliminados del área del Desierto de Mojave por las frías temperaturas del invierno y las bajas precipitaciones del verano.

Algunas especies, como *Acacia greggii*, *Condalia lycioides* y *Prosopis juliflora*, se localizan hoy en ambientes más húmedos del Desierto Chihuahuense y de la Zona Semiárida Tamaulipeca, al nordeste de México. El mismo autor hace notar que la presencia de unas pocas poblaciones relictuales en el Desierto del Mojave, de especies de amplia distribución en el Desierto Sonorense, permite hacer las distinciones o separar actualmente al Desierto Sonorense del Desierto de Mojave.

- b. La presencia de plantas anuales, algunas aparentemente adaptadas a las condiciones de humedad y frío necesarias para la germinación y otras a condiciones de calor y humedad (Went 1948, 1949; Went y Westergaard 1949) también se tomaron como evidencias que apoyan un largo periodo de diferenciación en los desiertos.
- c. La gran mayoría de las especies modernas del desierto, incluyendo especies arbustivas, de géneros como *Larrea* y *Franseria*, no están presentes en ninguna flora terciaria. Sin embargo, como podría no esperarse encontrarlas en depósitos fósiles, excepto como polen, según Axelrod (*op. cit.*) sus ancestros estuvieron presentes en las partes más secas del Mioceno y Plioceno en el área de Mojave, como contemporáneas de especies arbóreas más rápidamente fosilizables, como las ya enlistadas. En tanto se pueda probar esa hipótesis, no hay razón que nos obligue a desatender otras posibilidades, particularmente para el género *Larrea*, cuyo origen sudamericano es evidente (Raven, 1963; Solbrig, 1972; Wells y Hunziker, 1976; Hunziker *et al.*, 1972).

El periodo Cuaternario

El vacío sustancial que en el registro paleobotánico se extiende desde mediados del Plioceno hasta el presente ha sido “rellenado” o “cubierto”, en alguna medida, por estudios palinológicos de sedimentos cuaternarios y otros materiales que contienen polen, provenientes del suroeste de Estados Unidos. Martin y Mehringer (1965) han revisado la historia del Pleistoceno de un área que se extiende desde la parte oriental de California hasta el oriente de Texas; estudiaron 50 perfiles (o núcleos)¹ los cuales dividen en tres grupos de edades:

- Prewisconsinianos
- Wisconsinianos
- Postglaciales

¹ Cilindros de tierra sacados con un barreno, conocidos como núcleos o “perfiles” (cores en inglés).

Los núcleos o “perfiles” prewisconsinianos son de edad indeterminada y están basados en su posición relativa o en marcadores estratigráficos o faunísticos que se han fechado como de edad wisconsiniana. Estos núcleos o perfiles registran una vegetación de bosque en áreas ahora ocupadas por plantas de hábitats secos.

Los sedimentos de edad wisconsiniana son más útiles cuando menos en los siguientes aspectos:

- a. Son fáciles de fechar por el método del radiocarbono.
- b. Casi todos los núcleos muestran máximos de polen de plantas que hoy ocupan sitios más fríos y más húmedos, probablemente reflejando una precipitación más favorable. Wells y Jorgensen (1964) proveen datos inequívocos sobre las condiciones climáticas durante el Wisconsiniano y los periodos postglaciales, revisados por Wells y Berger (1967). Estos datos consisten en remanentes, o restos de plantas fácilmente identificables, que fueron acumulados por ratas durante la construcción de sus nidos, y que abandonaron posiblemente debido a cambios climáticos y los consecuentes de la vegetación. Los depósitos resultan interesantes, en particular porque algunos de ellos han sido fechados por C14, y corresponden a condiciones pluviales del Wisconsiniano. Wells y Berger (1967) muestran que durante este periodo las ratas cortaron y almacenaron restos de plantas cuyos límites altitudinales más bajos están ahora a 600 m por encima de los sitios donde se han encontrado los fósiles.

La especie de más amplia distribución, cuyos remanentes se han descubierto en estos materiales, es *Juniperus ortosperma*, la cual, cuando se encuentra aislada, sugiere una fase árida del bosque de pino piñonero con *Juniperus*, que ahora se presenta en montañas del Desierto Chihuahuense y parte del área del Desierto de la Gran Cuenca.

Hay que recalcar que los datos de Wells y Berger (*op. cit.*) analizan el desplazamiento vertical de especies, no del tipo de vegetación, y los registros sugieren

mezclas de especies de hábitats, tanto de desierto, como de bosque. Destacan las evidencias encontradas en el estiércol de un perezoso subterráneo que vivió más o menos en una época contemporánea a las ratas; pero, como ocupó lugares más bajos, sus restos contienen especies de distribución más baja, también durante el Wisconsiniano lluvioso. Con estos datos, y con el registro polínico, Martin y Mehringer (1965) construyeron un mapa de la vegetación glacial (de la glaciación) del suroeste de Estados Unidos, mismo que, aunque es razonablemente adecuado, crea algunos problemas para explicar la migración, evolución y supervivencia de las plantas del Desierto Sonorense y del Mojave, durante el periodo pluvial más reciente.

Bajo este esquema, *Larrea* y sus especies asociadas podrían haber estado restringidas en su distribución, y toda la vegetación del desierto pudo haber estado modificada en algunos aspectos. Es posible que algunos géneros, sobre todo de amplia distribución en desiertos, como *Larrea*, *Fraseria* y *Encyclia*, estuviesen restringidos a hábitats escarpados, con buen drenaje y orientados al sur y al oeste.

En cualquier caso, el conocimiento de estos ciclos climáticos pleistocénicos sugiere que existen pocas bases para considerar la vegetación presente de la Gran Cuenca, del Mojave, y al menos las partes norteñas del Desierto Sonorense, más viejas que la etapa postwisconsiniana.

Para decirlo de otra manera, cualquier tipo de vegetación que haya existido durante el prewisconsiniano en el suroeste de Estados Unidos de América debe haber sido notoriamente modificado durante el Wisconsiniano, y debe considerarse como único. El periodo postglacial, fechado hace unos 12 000 años antes del presente en el suroeste de Estados Unidos por Martin y Mehringer (1965), muestra cambios más bien rápidos en los tipos de vegetación, hasta perfiles muy similares a aquéllos que se han obtenido en áreas actuales. El periodo altitermal, que ha sido interpretado como un tiempo más cálido y seco que el de hoy, pudo haber sido algo más húmedo, de acuerdo con Martin (1963), al menos en aquellas partes bajo la influencia del monzón mexicano.

El área del actual Desierto Sonorense estuvo sujeta a una tendencia progresiva hacia la aridez durante el Terciario; y cambió de una zona húmeda a la aridez extrema de hoy. Por lo tanto, la emergencia del desierto como un ambiente regional es claramente un evento posterior al Cenozoico.

El Desierto Sonorense ha sido un almacén de taxa que se adaptaron al clima más seco que se extendió en la región.

Secuencia probable de la evolución y de la distribución de la vegetación del Desierto Sonorense

Desde el Cretácico tardío, la zona del actual Desierto Sonorense tenía o soportaba una vegetación de bosque tropical seco y sabana, y un bosque denso de *Araucaria*, *Taxodium* y *Magnolia*, con helechos de *Anemia* y *Osmunda*, con hojas de dicotiledóneas micrófilas o pequeñas parecidas a *Quercus*, *Salix*, *Litsea* y nanófilas de *Forestiera*, *Cercocarpus* y *Tephrosia*, así como hojas grandes de *Magnolia*. En el sur de California existía un clima cálido con invierno seco.

En el Terciario (Paleoceno) se presentó una sabana tropical con palmas mesófilas; del Paleoceno al Oligoceno temprano hay fósiles parecidos a elementos que hoy pueblan los bosques mesófilos de montaña (bosques caducifolios o bosques de niebla) más o menos de los 1 200 a los 1 500 msnm.

Durante el Eoceno se presentaba un bosque mesófilo de montaña, con *Anemia*, *Celastrus*, *Combretum*, *Ficus*, *Juglans*, *Magnolia*, *Myrica*, *Parathesis*, *Persea*, *Platanus* y *Sapindus*, en el centro y sur de las Montañas Rocosas, y el oeste del Desierto de Mojave.

Durante el Eoceno hubo un bosque tropical seco, parecido al de la actual Sierra Tacuichamona en Sinaloa, México, con polen de *Pinus cembroides*, *Quercus*, *Celtis*, *Ficus*, *Bauhinia*, *Fouquieria*, *Forestiera*, *Rhizophora*, palmas, etcétera.

Durante el Mioceno hubo una vegetación de bosque tropical seco con *Acacia*, *Bursera*, *Cedrela*, *Ficus*, *Conzattia*, *Euphorbia*, *Dodonaea*, *Platanus*, *Trichillia*, *Rhus*, etcétera. El sur de California era una zona semiárida.

Durante el Mioceno tardío, en parte del actual Desierto Sonorense, había un bosque tropical seco con plantas de los géneros *Cardiospermum*, *Cassia*, *Lemai-reocereus*, *Persea*, *Robinia*, *Sapindus*, entre otros.

Durante el Mioceno, en pequeñas elevaciones se desarrollaban bosques esclerófilos, encinares, y bosques espinosos.

Topografía, suelos y vegetación

La topografía desempeña un papel importante en la distribución de la vegetación, y al conjugarse con la aridez, distingue, de manera significativa, los hábitats y, por ende, influye en la distribución, no sólo de las especies sino de las comunidades vegetales.

Los macizos montañosos, cuando están colocados de frente a los vientos cargados de humedad, la retienen o desvían en las laderas orientadas a barlovento, creando condiciones de aridez a sotavento. Otro efecto de la topografía es la modificación de la temperatura por las diferencias en el gradiente térmico.

La influencia que ejercen sobre la vegetación estos dos factores es tal que, por ejemplo, entre los 1 900 y los 2 200 msnm, en la región nordeste de la Sierra Madre Oriental, a sotavento, se desarrollan matorrales esclerófilos (charrales) o bosques bajos de pino piñonero, a veces mezclados con *Juniperus*. Un poco más hacia abajo, sobre la ladera de sotavento, se ubican los matorrales rosetófilos de *Dasyllirion*, *Agave* y *Nolina*, sobre todo en los lomeríos pedregosos derivados de calizas, y más abajo, cerca del piedemonte, los matorrales altos subinermes y, por último, en el fondo de los valles, sobre los suelos de aluvión, el matorral micrófilo subinorme con "gobernadora" (*Larrea divaricata*) y "hojasén" (*Flourensia cernua*).

¿LARREA TRIDENTATA O LARREA DIVARICATA?

Larrea tridentata o *Larrea divaricata* se han empleado para denominar a la planta conocida en los desiertos norteamericanos como “gobernadora” o “creosote bush”. ¿Cuál es el correcto?

Hunziker *et al.* (1972) aclaran parte de la duda: el género *Larrea* Cav. (Zygophyllaceae) es americano. Según Palacios y Hunziker (1972), el género está compuesto de dos secciones, una con hojas multifolioladas y pétalos pequeños (sección *Larrea*) y otra con hojas bifolioladas y pétalos más grandes (sección *Bifolium*).

La primera de estas secciones agrupa las especies diploides:

Larrea nitida, que crece en Chile (Coquimbo, Santiago), y oeste y sur de Argentina (desde Salta a Chubut) y *Larrea ameghinoi*, en Patagonia (desde Neuquén a Santa Cruz)

La sección *Bifolium*, está constituida por el tetraploide *Larrea cuneifolia* (Argentina, desde Salta a Chubut) y *Larrea divaricata*, especie anfitropical, representada por poblaciones diploides en Argentina, Chile, Bolivia y Perú y por poblaciones diploides, tetraploides y hexaploides en Norteamérica (México y Estados Unidos).

Larrea ameghinoi es una camefito (leñosa rastrera); las restantes son arbustos erectos.

En el norte de la Patagonia, donde conviven las cuatro especies sudamericanas, se han descubierto cinco híbridos interespecíficos, que son intermedios en sus características morfológicas y químicas. La cromatografía de los compuestos fenólicos, además de variantes morfológicas, fue especialmente útil para identificar correctamente los híbridos.

La sección *Larrea*, del género *Larrea nitida* Cav., tiene de 8 a 16 folíolos y un número haploide de 13; se distribuye en Argentina y Chile.

Larrea ameghinoi Speg. tiene de 3 a 7 folíolos y un número haploide de 13; se distribuye en la Patagonia argentina.

La sección *Bifolium*, del género *Larrea divaricata* Cav. ssp. *divaricata*, tiene 2 folíolos y un número haploide de 13; se distribuye en Perú, Bolivia, Chile y Argentina.

Larrea divaricata Cav., ssp. *tridentata*, tiene también 2 folíolos y un número haploide de 13 en el Desierto Chihuahuense, de 26 en el Desierto Sonorense y de 39 en el Desierto de Mohave.

Larrea cuneifolia Cav., también con 2 folíolos y un número haploide de 26, se distribuye solamente en Argentina.

Hunziker *et al.* (*op. cit.*), sugieren que *Larrea divaricata* Cav. es, probablemente, una sola especie con una extensa distribución disyunta. En América del Norte se extiende desde el estado de Nevada, en Estados Unidos de Norteamérica, al de Hidalgo en México.

En Sudamérica se distribuye en varios lugares del Perú (Ica, Nazca, Chuquibamba, Moquegua), en Bolivia (Tarija) y en Chile (Atacama, Concepción). En la Argentina se extiende desde Salta, al norte, hasta Chubut, en la Patagonia.

El carácter diploide en *Larrea divaricata* en Sudamérica, en oposición a la condición diploide, tetraploide y hexaploide en Norteamérica, así como otros rasgos, sugieren un origen sudamericano para el taxón norteño.

La distribución total del género, con su mayor diversidad específica actual en el norte de Patagonia (especies multifolioladas), considerado este carácter como más primitivo, y dos especies bifolioladas más especializadas, así como el papel que habría jugado el diploide *Larrea divaricata* Cav., ssp. *divaricata* ($n = 13$), en el origen de una especie relativamente antigua, como es *Larrea cuneifolia* ($n = 26$), sugieren una migración de sur a norte.

Raven (1963) considera que esta autocompatibilidad en *Larrea divaricata* Cav. pudo haber facilitado la expansión de su área de distribución, como ha sido sugerido por Baker (1955) para otras especies.

Una vez establecida *Larrea divaricata* Cav. en Norteamérica, por autoploidía desarrolló tetraploidos y hexaploidos (Yang, 1970). Esto, aunado a otros factores, le permitió expandirse hasta alcanzar su área de distribución actual tan al norte como Nevada y Utah en los Estados Unidos de Norteamérica e Hidalgo en el centro sur de México, por lo que parecería adecuado considerar que el taxón norteamericano sea *Larrea divaricata* Cav., ssp. *tridentata* (Sessé et Moc. ex DC) Felg. et Lowe.

Se han reconocido dos variedades de esta subespecie: *Larrea divaricata* Cav., ssp. *tridentata*, var. *arenaria* (L. D. Benson), restringida hasta lo que actualmente

se sabe, a las dunas en Algodones, al sudeste de California, y el Gran Desierto del noroeste de Sonora, y *Larrea divaricata* Cav., ssp. *tridentata*, var. *tridentata* (L. D. Benson) ampliamente distribuida (Felger, 2000).

La condición de aridez aumenta cuando estos macizos montañosos se localizan tierra adentro. Entre más adentro estén, más secos son; es decir, su aridez aumenta a medida que se alejan del mar.

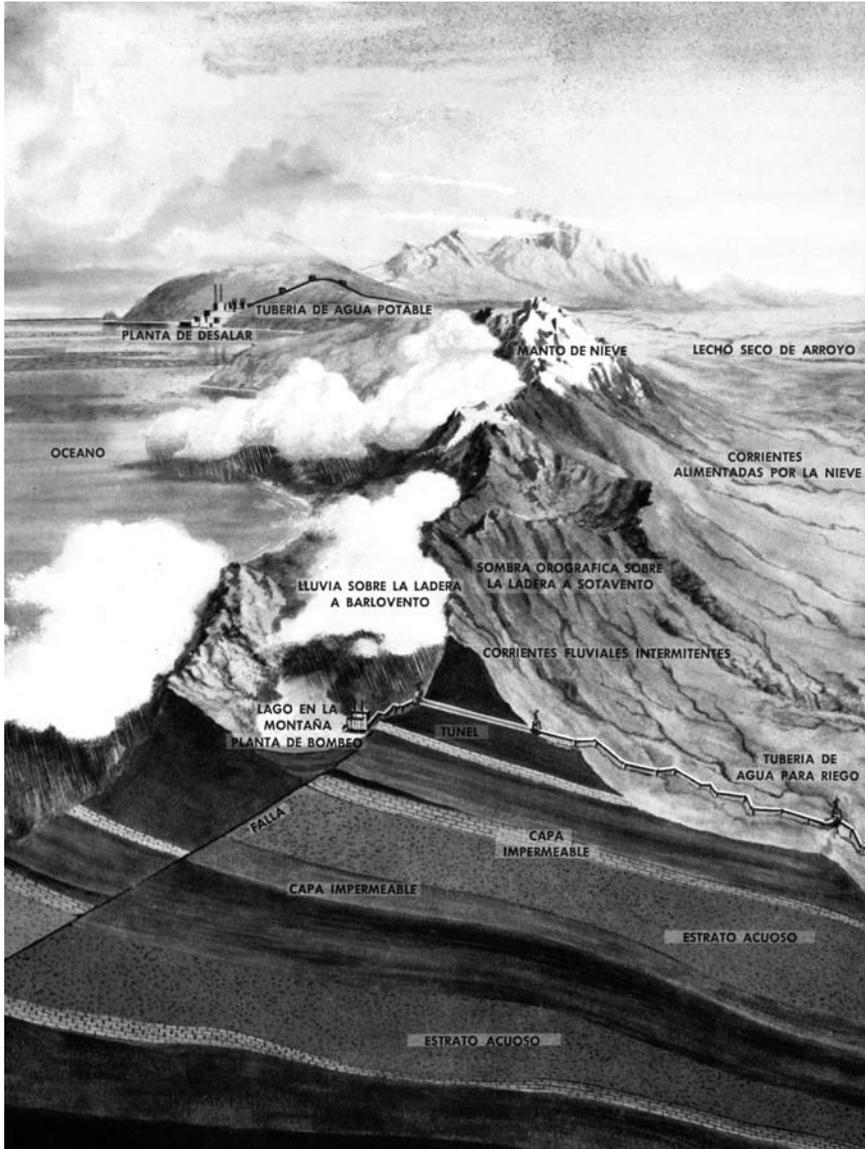
A un nivel más local, las diferencias en la orientación de las laderas influyen sobre la distribución de la vegetación. Las laderas orientadas al ecuador reciben una cantidad mayor de iluminación e insolación y, en consecuencia, de calor, que aquéllas orientadas a los polos. Este fenómeno se vuelve más notorio en latitudes medias o altas. En el centro y norte de nuestro país es posible que las horas de iluminación entre una ladera y otra varíen entre seis y siete horas. Esta diferencia se refleja en la distribución de la vegetación. Así, para algunas partes del Desierto Chihuahuense, las laderas orientadas al sur, más secas y cálidas, soportan una vegetación de matorral rosetófilo y, aquéllas orientadas al norte, sostienen una vegetación de matorral alto subinermé o un bosque bajo de aciculifolios (piñonar).

Las laderas pedregosas, con fuertes pendientes, propician que parte del suelo o rocas se depositen por gravedad en las partes bajas de las mismas, es decir, en el piedemonte y en el fondo de los valles, quedando las porciones elevadas con suelos someros, a menudo con afloramiento de la roca madre. Esto da lugar a una mayor diversidad de hábitats y a un mayor desarrollo de la vegetación en el piedemonte y en el fondo de los valles, en comparación con las partes elevadas.

La presencia de cuencas de captación de agua, con un drenaje deficiente o sin drenaje, originan la formación de cuencas endorreicas, llamadas en México bolsones. Estos bolsones, al carecer de un drenaje suficiente, evaporan el agua que logró llegar a ellos, con lo que ocasionan la acumulación de sales en el sustrato, transformándose en cuencas endorreicas salinas. La mayor parte de las sales está formada por cloruro de sodio, pero es posible encontrar también sulfatos, de sodio y magnesio, así como cloruro de magnesio.

El calcio se deposita en forma de carbonato de calcio insoluble, que al cementarse con el sílice (arena) forma el horizonte de induración o caliche, tan frecuente en las zonas áridas. El sulfato anhidro de calcio o yeso es algo más soluble,

Figura 3.1. Topografía típica del desierto



pero aparece también en forma de pequeños cristales; en otras circunstancias el yeso aparece con una estructura parecida a la mica, o puede constituir dunas, como en Cuatro Ciénagas, Coahuila.

SUELOS Y VEGETACIÓN EN ZONAS ÁRIDAS

Los suelos de zonas áridas se presentan en planicies o en superficies de escasa pendiente, están poco desarrollados y son muy someros, sobre todo en laderas pedregosas o de fuerte pendiente. La separación vertical del perfil del suelo en horizontes diferentes no es muy marcada. Las propiedades químicas de los mismos están fuertemente influenciadas por las propiedades de la roca madre de la cual se han originado.

En áreas pobremente drenadas, o en cuencas endorreicas, el contenido de sales puede ser alto. Como es lógico, la cantidad de agua acumulada en el suelo determina la disponibilidad del agua para las plantas. La cantidad de agua en el suelo depende, a su vez, de la humedad derivada de la precipitación, de la pérdida por evaporación o por evapotranspiración, y de la profundidad de la percolación. En regiones áridas, por lo general sólo la parte superficial del suelo está humedecida, la profundidad de penetración de la humedad depende de la textura y la capacidad de campo del suelo. Los suelos arcillosos tienen baja percolación, los rocosos, alta o elevada, y los de textura arenosa son intermedios. Por lo tanto, un mismo tipo de vegetación puede crecer en un suelo arenoso estable, con menos lluvia, que en un suelo arenoso con más humedad. Las condiciones favorables para el almacenamiento del agua en un suelo pedregoso en regiones áridas, permiten que se desarrolle una vegetación con arbustos y de árboles bajos, en contraste con la que se presenta en el suelo arcilloso vecino.

La humedad es uno de los factores limitantes para el crecimiento de las plantas en el desierto. Los suelos de desierto difieren en su permeabilidad y retención de agua de lluvia. Muchos son secos y endurecidos, otros son costosos. El golpeo de las gotas de lluvia compacta la superficie del suelo reduciendo la porosidad y la penetración del agua.

Las sales, en particular el sodio, dificultan la penetración del agua y el movimiento de la misma en el perfil. La acción de la lluvia favorece la dispersión y erosión de las capas superficiales. En consecuencia, en los desiertos se deposita una

gran cantidad del agua de lluvia en las partes bajas, y si no hay un drenaje eficiente, por evaporación se concentra y forma suelos salinos en bolsones o cuencas endorreicas, tan comunes en parte del Desierto Chihuahuense y del Sonorense.

Contra lo que pudiera pensarse, muchos suelos de desierto son ricos en microorganismos como *Azotobacter* (bacteria fijadora de nitrógeno). También las algas pueden ser prominentes (costras de *Nostoc* y *Oedogonium*) y en general algas verdeazules y clorofíceas. Aunque, en general, los hongos están escasamente representados, *Actinomyces* y *Streptomyces* son comunes en suelos desérticos.

El conjunto de capas u horizontes que llegan a desarrollarse durante el proceso de formación del suelo constituye el perfil; los factores que contribuyen al proceso de diferenciación del suelo son el material parental, el clima (pasado y actual), la biota, incluyendo al hombre, la topografía y el tiempo.

El material parental, bajo condiciones de aridez, ejerce una influencia notable sobre la distribución de la flora y la vegetación. Son notorios los cambios en la vegetación, cuando en una misma zona climática se localizan zonas de contacto entre material parental diferente, donde podemos encontrar dos o tres tipos de vegetación contiguos, cada uno de los cuales ocupa un sustrato geológico o un tipo de suelo determinado.

Los cambios extremos en la temperatura y la humedad, tan característicos de las zonas áridas, favorecen la fragmentación del material parental, formando gravas y arenas que con la humedad se hidratan y comienzan a disolverse en diferente grado, lo cual permite la liberación de cationes, aniones y energía química; así se forma un material coloidal amorfo de aluminio, sílice y fierro, el cual se combina con los cationes y origina diferentes tipos de arcillas, mismas que se desplazan hacia abajo y se acumulan en capas o agregados específicos produciendo cambios en la matriz del suelo. Todo esto favorece la aireación y la retención de la humedad, propiciando la actividad de la biota del suelo y la formación de los ciclos biogeoquímicos.

En general, los suelos de zonas áridas están constituidos por materiales no consolidados de diferentes tamaños de partículas y formas. La presencia de "bajíos" favorece la recolección del agua cuando hay un horizonte petrocálcico u horizonte de concreción (caliche), el cual, al ser impermeable, no permite la filtración del agua, que se acumula en el "bajío" y persiste durante la época de secas. Con esto

se crean condiciones más favorables de disponibilidad de la humedad para otros organismos.

En términos generales, puede decirse que en las zonas áridas y semiáridas de México los suelos pueden agruparse como litosoles en fases petrocálcicas, yer-mosoles, xerosoles y, por último, solonchac (Flores, 1974).

En llanuras y planicies de las zonas áridas de Durango y Zacatecas es posible hallar planosoles, suelos que se caracterizan por presentar un horizonte decolorado, llamado horizonte AZ, o E álbico, de textura arenosa, muy pobre en arcillas, materia orgánica y hierro. Dicho horizonte se forma por la iluviación del hierro, el cual, en este caso, se reduce por un proceso de gleización (Flores, 1974).

Figura 3.2. Perfiles de los suelos de zonas áridas y semiáridas

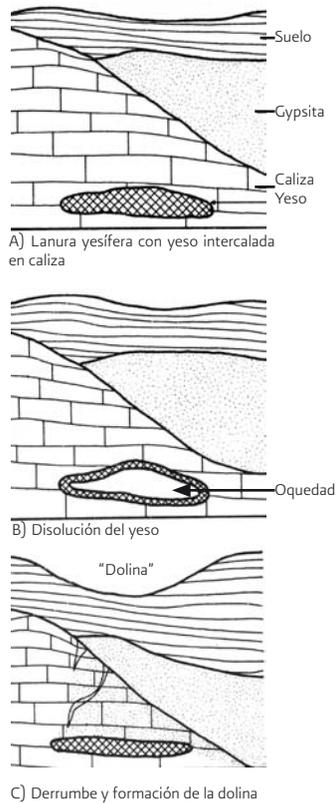


Figura 3.3. Perfiles de las zonas áridas

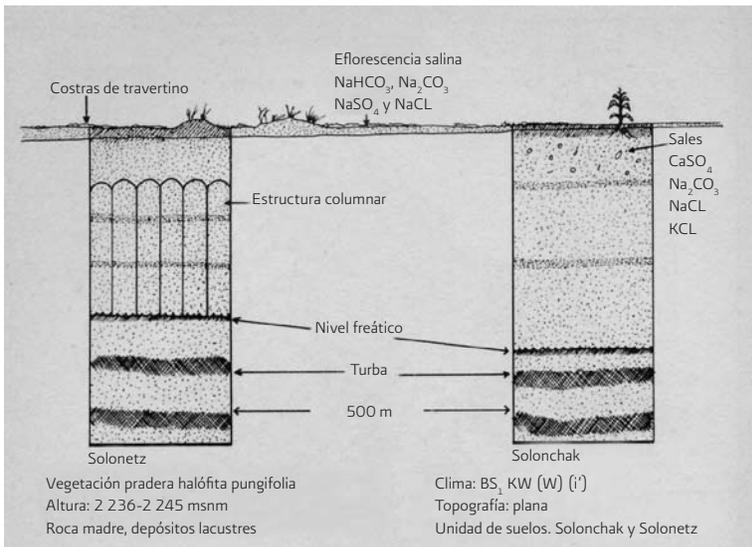
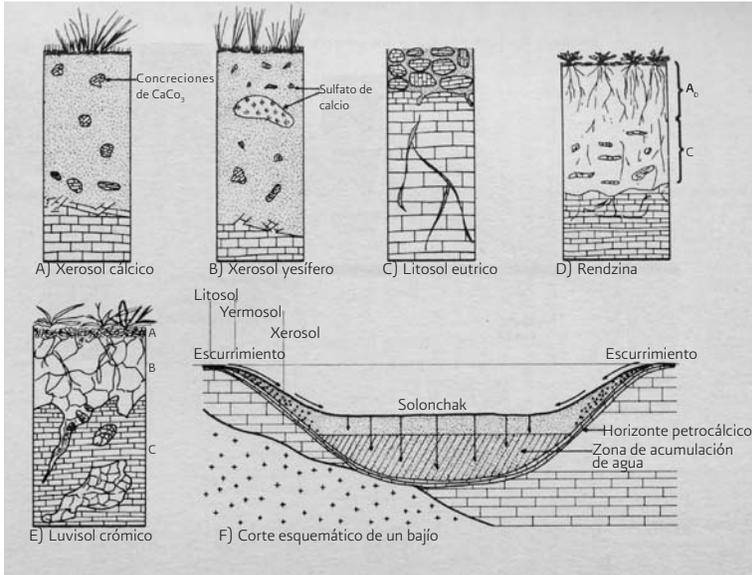
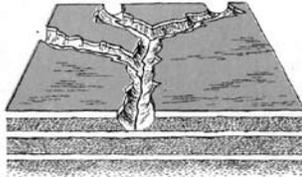
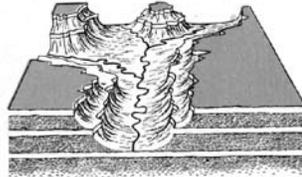


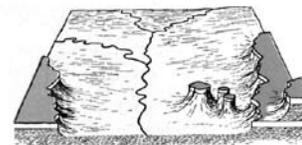
Figura 3.4. Erosión del suelo: el ciclo árido



La **fase joven** del proceso de erosión de un terreno árido muestra aquí una altiplanicie recién formada, y las corrientes que hacen cárcavas con márgenes escarpadas.



La **fase madura** del ciclo árido presenta ya una sucesión de barrancos, peñones y montañas, que la tenaz erosión de las corrientes fluviales cortó en la altiplanicie.



La **fase vieja** carece de detalles salientes. Casi todas las peñas y montañas se han desgastado; los valles, ahora llenos de sedimentos, pronto serán una sola y vasta llanura.

SUELOS SALINOS

La formación de suelos salinos en zonas áridas, principalmente con cloruros y sulfatos, es un rasgo muy característico en México. Los iones de sodio, tóxicos para la mayoría de las plantas, se liberan por la meteorización de los silicatos durante la formación de la arcilla. El cloruro de sodio de los suelos salinos de zonas áridas puede tener varios orígenes:

1. Se presenta en forma de sal de origen marino, incluida en rocas sedimentarias como calizas. Cuando éstas son sometidas al intemperismo, la sal que contienen es disuelta por el agua de lluvia y transportada a las hondonadas sin desagüe o con drenaje deficiente, en donde se acumula. Tal es el caso de algunas zonas salinizadas en el altiplano septentrional.
2. Son también salobres las zonas hoy áridas, que durante el pasado geológico fueron cuencas marinas o lacustres, y se han ido desecando hasta quedar convertidas en áreas salobres. Ejemplos de ello son la laguna de Mayrán, en Coahuila, y otras, que de lagunas sólo les queda el nombre.
3. Otra fuente de salinidad de los terrenos en zonas áridas es el afloramiento a la superficie de aguas freáticas, con alta concentración de sales; por lo general se trata de la sal de cuencas marinas que se desecaron formando yacimientos profundos que a veces afloran.
4. El hombre, aunque en menor escala, ha contribuido a la salinización de los suelos al realizar actividades agrícolas inadecuadas, sobre todo en distritos de riego localizados sobre áreas que contienen sales en el subsuelo. Si se suman el riego en exceso de estas superficies y las altas temperaturas, se propicia la luvitación de las sales, como ha ocurrido en parte de los distritos de riego del río Mayo en el Desierto Sonorense, o en la porción nordeste de la Zona Semiárida Tamulipecta, en el distrito de riego del bajo río San Juan.

Todos estos procesos, que favorecen la concentración de las sales en las capas superiores del perfil, crean hábitats altamente selectivos para el común de las

plantas, y sólo las halófitas estrictas o las facultativas pueden prosperar en estos ambientes.

SUELOS YESOSOS

Los afloramientos de yeso son frecuentes en las zonas áridas y semiáridas del país, como en la región de Tehuixtla en Puebla, o San Martín Toxpalan, del área protegida de Tehuacán-Cuicatlán, el Altiplano Zacatecano-Potosino, en partes de Nuevo León, Chihuahua o en Cuatro Ciénagas, Coahuila. Estos ambientes son altamente selectivos y restringen el desarrollo de la vegetación a pastizales o bien a comunidades mixtas de gramíneas con hierbas anuales, perennes y sufrútices. El contraste entre las comunidades vegetales que se desarrollan sobre los afloramientos de yeso es tal, que en varios lugares del Desierto Chihuahuense (cerca de Matehuala, S.L.P.; San Roberto, Nuevo León) es posible encontrar un pastizal gipsófilo con *Tiquilia hispidissima*, *Bouteloua chasei*, *B. breviseta*, *Muhlenbergia purpusi*, *Dicranocarpus parviflorus*, *Nerysirenia gracilis*, *Sporobolus nealleyi*, en las partes bajas en donde aflora el yeso; un matorral subinerme de *Larrea divaricata*, *Flourensia cernua*, *Prosopis laevigata*, *Celtis pallida*, *Koeberlinia spinosa*, *Rhus microphylla*, *Yucca filifera*, entre otras, en los suelos de aluvión que cubren el yeso. Y en los lomeríos de calizas adyacentes crecen matorrales rosetófilos espinosos con *Hechtia glomerata*, *Agave lechuguilla*, *Agave striata*, *Dasyilirion* spp., *Yucca carnerosana*, *Opuntia microdasys*, *Opuntia stenopetala*, *Parthenium argentatum*, *Parthenium incanum*, *Euphorbia antisyphilitica* y otras.

Los afloramientos de yeso están ampliamente distribuidos en el Desierto Chihuahuense, formando lomeríos o bien en el fondo de valles, y a menudo en bolsones o cuencas endorreicas, colindando con comunidades de halófilas. También forman dunas, como en Cuatro Ciénagas, Coahuila, y en el área de White Sands, en Nuevo México. Esta contigüidad de ambientes con suelos salinos y suelos yesosos puede favorecer la presencia de halófilas y gipsófilas facultativas. Tal es el caso de *Hesperaloe funifera*, que prospera en el pastizal gipsófilo cercano a Matehuala y Cedral, en San Luis Potosí. Sin embargo, otras especies aparentemente

se comportan como gipsófilas "obligadas". Powell y Turner (1974) mencionan las siguientes:

Tiquilia (Coldenia) hispidissima

Dicranocarpus parviflorus

Flaveria anomala

Isocoma gypsophila

Fouquieria shrevei

Bouteloua breviseta

Nama carnosum

Dalea filiciformis

Mentzelia humilis

Abronia nealleyi

Argemone turnerae

Drymeria elata

Dyssodia gypsophila

Haplopappus johnstonii

Nerisyrenia gracilis

Frankenia margaritae

Sporobolus nealleyi

Phacelia gypsogenia

Sophora gypsophila

Sphaeralcea subhastata

Selinocarpus angustifolius

Sericodes greggii

Rzedowski (1986) pone de manifiesto otro claro ejemplo de la influencia que la erosión edáfica y el sustrato geológico ejercen sobre la distribución de las especies. Destaca que los procesos de erosión edáfica, producto de las actividades antropogénicas, sobre todo agrícolas, propiciaron el cambio del uso del suelo y los procesos erosivos que permitieron la exposición de horizontes edáficos ricos en carbonato de calcio. Ello permitió la colonización de estos sustratos por plantas típicamente calcícolas como:

Antiphytum parry

Aster arenosus

Chrysactinia mexicana

Dyssodia pentachaeta var. puberula

Rhynchosia prostrata

O bien, plantas, probablemente calcícolas, como *Astragalus oxyrhynchus* y *Sedum calcaratum*, de las cuales, fuera del Valle de México, se conocen sólo una o dos poblaciones en el estado de Hidalgo, localizada sobre sustrato de caliza.

Destaca también una especie de gipsofito obligada, de amplia distribución en suelos derivados de sustrato yesoso: *Dalea filiciformis*. Cabe mencionar que esta

especie amplía su distribución a la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán, en San Martín Toxpalan, y parte de la Mixteca oaxaqueña (entre Santiago Juxtlahuaca e Ixpantepec Nieves), también en suelos derivados de yeso (F. González-Medrano, observación personal).

Yensen (2001) realizó un trabajo muy completo acerca de las halófitas del Golfo de California y sus usos. Su estudio se refiere sólo a las especies halófitas conocidas que pueden vivir por completo en agua de mar, en los esteros del norte del Golfo de California. Describe 148 especies, y de cada una de ellas menciona, además de su nombre técnico, datos acerca de su: a) tolerancia a la salinidad; b) hábitat; c) distribución geográfica; d) descripción; e) usos y notas, así como una bibliografía particular para cada especie. Proporciona una clave para 30 especies, entre las que destacan:

<i>Abronia maritima</i>	<i>Allenrolfea occidentalis</i>
<i>Alvordia fruticosa</i>	<i>Amaranthus watsonii</i>
<i>Amblyopappus pusillus</i>	<i>Anemopsis californica</i>
<i>Aphanisma blitoides</i>	<i>Arthrocnemum subterminale</i>
<i>Arundo donax</i>	<i>Aster intricatus</i>
<i>Astragalus hornii</i>	<i>Atriplex barclayana</i>
<i>Avicennia germinans</i>	<i>Baccharis sarothroides</i>
<i>Batis maritima</i>	<i>Brahea armata</i>
<i>Calandrinia maritima</i>	<i>Conocarpus erectus</i>
<i>Cressa truxillensis</i>	<i>Distichlis palmeri</i>
<i>Frankenia palmeri</i>	<i>Lycium fremontii</i>
<i>Maytenus phyllanthoides</i>	<i>Mesembryanthemum cristalinum</i>
<i>Monantochloe littoralis</i>	<i>Salicornia bigelovii</i>
<i>Rhizophora mangle</i>	<i>Sesuvium verrucosum</i>
<i>Sporobolus virginicus</i>	<i>Suaeda esteroa</i>
<i>Zostera marina</i>	

En resumen, los suelos de las zonas áridas de México son altamente variables, sus texturas cambian de arenosas a arcillosas. Algunos acumulan sal, otros no

contienen este mineral. Algunos tienen elementos solubles tóxicos para las plantas y animales. El limo está presente en algunos, en tanto que otros carecen de éste en la superficie; el limo puede formar capas gruesas con venas delgadas, dar lugar a nodos o estar suavemente pulverizado. Las profundidades de los suelos son notorias, pero muchos son muy someros, sobre todo los que se desarrollan sobre la roca aflorante o en lomeríos de fuertes pendientes.

Adaptaciones de las plantas a la aridez

La resistencia de las plantas a la sequía se define como “el grado al cual una planta puede tolerar el déficit de lluvia”, lo que incluye los mecanismos por medio de los cuales las plantas soportan los periodos de sequía. Whittaker (1979) enumera los siguientes:

1. Sistemas radiculares anchos y profundos
2. Tejidos almacenadores de agua
3. Cubiertas protectoras, pelos o cubiertas cerosas
4. Reducción de la superficie foliar o caducifoleidad
5. Tallos fotosintetizadores
6. Tolerancia de los tejidos a una reducida cantidad de agua, aun en condiciones de sequedad del aire
7. Altas concentraciones osmóticas que les permiten extraer la humedad de suelos muy secos
8. Crecimiento adaptado a las estaciones en que el agua está disponible

Shantz (1956) enumera algunas de las estrategias adaptativas:

Escapan a la aridez. Ejemplo: las efímeras, que crecen durante la estación de humedad favorable y en la estación seca permanecen como semillas o esporas.

Evaden la sequía. Plantas que hacen un uso limitado de la humedad del suelo; ampliamente esparcidas, reducen la superficie de tallos y hojas.

Resisten la sequía. Las plantas suculentas o crasas, que almacenan agua y son hábiles para continuar creciendo cuando la humedad del suelo no está disponible. No son características de desiertos extremos.

Soportan la sequía. Plantas que permanecen en estado de letargo cuando hay aridez y continúan su crecimiento cuando la humedad es adecuada. Incluyen muchas plantas con semillas, así como algas, líquenes, musgos y helechos.

Rzedowski (1968) proporciona una lista de las adaptaciones morfológicas y fisiológicas que las plantas tienen para enfrentar la aridez:

Características morfológicas:

1. Gran desarrollo del sistema radicular
2. Tamaño relativamente reducido y porte compacto de la porción aérea
3. Reducción de la superficie foliar (microfilia, afilia, tendencia al enrollamiento)
4. Cutícula gruesa, con frecuencia impregnada de resinas, ceras, aceites, sílice y a menudo provista de tomento
5. Estomas situados en depresiones, hendiduras, surcos, fosas, etc.
6. Almacenamiento de reservas de agua
7. Reducción del tamaño de las células

Características fisiológicas:

1. Pérdida del follaje o de todos los órganos aéreos durante la época de sequía
2. Capacidad para absorber rápidamente el agua disponible, propiedad ligada a la presión osmótica elevada y a un sistema de conducción muy eficiente
3. Propiedad del protoplasma para subsistir en estado de anhidrobiosis, con capacidad de recuperarse cuando vuelve a haber humedad disponible

4. Reducción del periodo vegetativo a lapsos muy cortos
5. Capacidad de regulación de la transpiración a través de un mecanismo eficiente de cierre estomatal (suculentas, por ejemplo).

Turner (1979) y Levitt (1981) hacen una clasificación de los mecanismos de resistencia a la sequía en la que distinguen dos grandes grupos:

1. Plantas que escapan a la sequía. En este caso las plantas completan su ciclo de vida antes de desarrollar deficiencias hídricas severas. Se estima que estas plantas efímeras, de ciclo de vida corto, no poseen ningún mecanismo morfológico, fisiológico o bioquímico de resistencia a la sequía, pero la ausencia de estos mecanismos es incierta.
2. Plantas que resisten a la sequía. Las plantas resistentes a la sequía pueden clasificarse en varios grupos según las estrategias que adopten:

Evitadoras de estrés hídrico. Resisten la sequía manteniendo potenciales hídricos altos aunque estén expuestas a deficiencias de agua externa. Se distinguen dos tipos:

1. Las gastadoras de agua, que pierden hasta cinco veces su peso al día.
2. Las ahorradoras de agua. Soportan condiciones más extremas de sequía; presentan adaptaciones de naturaleza anatómica y morfológica como cierre estomático, barreras cuticulares a la pérdida de agua, disminución de la superficie transpiratoria, cambios en la radiación absorbida, adaptaciones en las raíces, almacenamiento de agua, uso de agua metabólica, diferente metabolismo fotosintético. Algunas pueden perder solamente $1/4$ a 300 de agua de su peso por día.

El cierre estomático en las ahorradoras es un mecanismo muy eficiente para lograr su adaptación a la aridez; la velocidad de pérdida del agua en una planta es directamente proporcional a la demanda evaporativa del ambiente e inversamente proporcional a la resistencia que oponen las hojas a la difusión. La difusión

está estrechamente relacionada con el cierre estomático. El control del cierre estomático como respuesta al estrés hídrico está gobernado en forma hormonal o de manera hidropasiva.

Control hormonal del cierre estomático. Está controlado por la cantidad de ácido abscísico que actúa como inhibidor de la apertura de los estomas y la citoquinina que actúa como promotora de la apertura de los estomas. La producción de estas sustancias parece estar determinada genéticamente y es proporcional a la resistencia a la sequía. Esto permite que los estomas se cierren antes de que las hojas se marchiten por falta de turgencia; aún más, este mecanismo permite mantener los estomas cerrados por un tiempo después de la reabsorción de agua, hasta que la planta tenga un nivel hídrico adecuado y pueda abrirlos otra vez.

Control hidropasivo del cierre estomático. Este mecanismo requiere de una deshidratación más severa ya que el cierre estomático se produce por la pérdida de agua y, por tanto, de la turgencia de las células oclusivas. Se ha visto que en plantas más resistentes a la sequía los estomas funcionan como sensores de la humedad atmosférica. Así, al disminuir la humedad ambiental cierran los estomas con rapidez, con lo que se evita una pérdida de agua mayor. Este mecanismo de cierre estomático funciona mediante la transpiración periestomática de las células oclusivas que, al poseer paredes celulares más delgadas en el interior del estoma, rápidamente pierden agua, y con ello turgencia, lo cual favorece el cierre del estoma. En las xerófitas este mecanismo de control hidropasivo parece ser más frecuente que el hormonal. Aunque el control estomático es un mecanismo muy eficiente para evitar la pérdida de agua, sólo puede utilizarse a corto plazo pues, a la larga, resulta contraproducente por el efecto que tiene el cierre estomático en la disminución de la productividad.

Barreras cuticulares a la pérdida de agua. A pesar del cierre de los estomas las plantas pierden agua a través de la cutícula, aunque en menor proporción que la que pierden por la transpiración estomática. La transpiración cuticular no es constante para una hoja determinada; conforme avanza la sequía, la transpiración disminuye de modo progresivo hasta que la cutícula se vuelve prácticamente impermeable al agua. Al avanzar la sequía se va formando un depósito de líquidos

que reduce la transpiración. Estos depósitos son frecuentes en los tallos de algunas xerófitas, como la candelilla *Euphorbia antisyphilitica* y diferentes especies de *Pedilanthus*.

Se ha sugerido también la existencia de un depósito de lípidos en las paredes de las células del mesófilo, es decir, la presencia de una "cutícula interna".

La producción y el depósito de resinas en el follaje y tallo de muchas xerófitas, como *Gymnosperma glutinosum*, *Larrea divaricata*, *Flourensia cernua* y otras, parece tener el mismo significado adaptativo. En otras xerófitas, como cactáceas y agaves, además de un depósito ceroso en el nivel de la cutícula, se presenta un engrosamiento de ésta. Las cubiertas cerosas reflejan los rayos solares haciendo las veces de un espejo, lo cual contribuye a tener una temperatura más baja en la cutícula, lo que favorece una menor evapotranspiración.

El desarrollo de la pubescencia en el follaje o los tallos tiene el mismo efecto. La pubescencia, sobre todo de colores claros, es un rasgo común en plantas xerófilas mexicanas (*Leucophyllum*, *Franseria*, *Tiquilia*, *Gnaphalium*, *Encelia*, entre otras).

Disminución de la superficie transpiratoria

La reducción de la superficie de transpiración provoca una disminución de la pérdida de agua por transpiración, lo cual se logra por diferentes mecanismos: en las plantas perennifolias las hojas pueden enrollarse o plegarse del haz hacia el envés, por ejemplo, en *Frankenia* y *Orthosphenia*; por un desarrollo compacto del follaje o de la copa, por ejemplo en *Dissodya*, *Pectis* o *Chrysactinia*; o bien el frecuente caso de la disminución de la relación superficie/volumen, como en las crasuláceas y cactáceas.

Cambios en la radiación absorbida

La cantidad de radiación que llega a las hojas determina la carga energética, y por consiguiente, los valores de evapotranspiración de las mismas. Estos cambios en la carga energética se alcanzan por medio de movimientos foliares (heliotro-

pismo) y por las diferencias de reflexión de las hojas debidas a la presencia de pelos, superficies cerosas o cristales de sal en la superficie foliar, como en muchas halófitas (*Atriplex*, *Sesuvium*, *Distichlis*, entre otras).

Movimientos heliotrópicos

En las xerófitas se presentan dos tipos de movimientos:

- a. Los paraheliotrópicos, que permiten que las hojas se mantengan paralelas a los rayos solares y disminuyen la carga energética de éstos, la transpiración y la temperatura foliar.
- b. El diaheliotrópico, por medio del cual las hojas se mueven y permanecen perpendiculares a los rayos solares, lo que permite a las anuales tener una máxima captación de energía luminosa todo el día. Ambos tipos de movimiento se han observado en las xerófitas, sobre todo en las anuales.

Ehleringer y Forseth (1980) estudiaron la frecuencia de seguimiento solar en la vegetación efímera en el sudoeste de Estados Unidos. En las comunidades vegetales de anuales, la frecuencia del seguimiento solar aumentó conforme disminuía el periodo de duración de la estación de crecimiento. Movimientos similares se observaron también en algunas plantas perennifolias y aun en caducifolias. Así, los movimientos paraheliotrópicos se presentaron al avanzar la estación de crecimiento, tanto en perennes como en anuales.

Aquellas plantas que presentaron movimientos diaheliotrópicos experimentaron una radiación solar alta y relativamente constante, hasta 38% más que aquéllas que mantuvieron su follaje sin un cambio aparente. Esto se hizo evidente en un incremento en su potencial de ganancia fotosintética, sobre todo por la mañana y la tarde.

Estos tipos de movimientos heliotrópicos pueden ejemplificarse con dos especies anuales de invierno, las cuales coexisten en el Desierto Sonorense: *Lupinus arizonicus*, que dependiendo de su condición hídrica, presenta los dos tipos de movimientos y *Malvastrum rotundifolium*, que sólo presenta

movimientos diaheliotrópicos. Al inicio de la estación de crecimiento, cuando el suministro de agua es alto, ambas especies presentaron un seguimiento solar (heliotropismo). *Lupinus arizonicus*, al aumentar la sequía, presentó movimientos paraheliotrópicos; *Malvastrum rotundifolium* mantuvo sus movimientos diaheliotrópicos. Estas diferencias en el movimiento se reflejaron en las respuestas fisiológicas de las plantas a la disminución del potencial hídrico; el potencial de agua al cual se cerraron completamente los estomas es mucho menor en *M. rotundifolium* que en *L. arizonicus*. En la época de sequía, *M. rotundifolium* alcanzó siempre potenciales hídricos más bajos y temperaturas más elevadas que *L. arizonicus*.

El comportamiento de este par de especies es un claro ejemplo de que plantas con una misma forma de vida tienen una diferente respuesta a la aridez, con el fin de lograr una fotosíntesis eficiente y un máximo desarrollo durante la corta estación de crecimiento. Estos movimientos de seguimiento solar les permiten una máxima captación de la luz al inicio de la estación de crecimiento, pero al avanzar ésta, y con menor disponibilidad de humedad, *Lupinus arizonicus* modula su captación de radiación de acuerdo con su potencial hídrico, lo que le permite mantener valores elevados de humedad a pesar del aumento de la sequía. Por su parte, *Malvastrum rotundifolium* muestra un mecanismo de tolerancia por medio del ajuste osmótico, lo que le permite mantener una turgencia y fotosíntesis adecuadas aun con baja disponibilidad de agua.

En otra especie anual del Desierto Sonorense, *Amaranthus palmeri*, con un metabolismo C4, se encontró que presentaba valores rápidos de germinación y crecimiento así como mecanismos de tolerancia a la sequía. Sus valores fotosintéticos son altos y muy dependientes de la temperatura; además, presentó movimientos heliotrópicos así como un ajuste osmótico (Ehleringer, 1983).

También se han descubierto movimientos foliares en caducifolias y perennifolias del Desierto Sonorense (Ehleringer, 1980). Dichos movimientos pueden presentarse sólo de manera estacional o en diferentes horas del día; por ejemplo, en *Atriplex hymenelytra*, sus hojas inclinadas reducen la radiación al mediodía e incrementan la radiación absorbida por la mañana y por la tarde, cuando la demanda evaporativa del ambiente es menor.

La inclinación de las hojas varía en forma estacional, lo cual se manifiesta en las temperaturas alcanzadas: en hojas de verano, con un ángulo de exposición de cero grados, se alcanza una temperatura foliar de 50 °C; las hojas de invierno, con un ángulo de cero grados, alcanzan una temperatura foliar de 45 °C. Las hojas de verano, con un ángulo de 70 °C de exposición, tuvieron una temperatura foliar de 47 °C y las hojas de invierno, también con un ángulo de 70 °C, alcanzaron una temperatura foliar de 43 °C. De tal forma, un ángulo de 70 °C baja la temperatura de la hoja bajo condiciones extremas 2 o 3 °C, lo cual reduce la transpiración entre 8 y 12 %.

En esta misma especie el aumento de la aridez incrementa el fenómeno de la cristalización de sales en su superficie. Esto, a su vez, eleva la reflexión de la luz, con lo que contribuye a disminuir la temperatura en la superficie foliar y reduce los valores de evapotranspiración.

La presencia de faneros epidérmicos favorece la reflexión, como en *Brickellia incana* y *Encelia farinosa*, que son plantas densamente pubescentes; los tallos de *Opuntia polyacantha* están cubiertos con una capa de cera blanca, y *Atriplex hymenelytra* está cubierta con cristales de cloruro de sodio (Mooney, 1977).

En relación con las formas de vida y las características de la absorción de energía, la disminución en la absorción foliar está más desarrollada en arbustos y menos en hierbas perennes; además, es rara o ausente en árboles y anuales. Las especies de herbáceas y arbustivas con hojas glabras predominan a lo largo de cursos de agua (*Chilopsis linearis*, *Baccharis sarothroides*, *Salix* spp.). En árboles y anuales, la ausencia de una reducción en los valores de absorbencia no es rara, ya que los árboles se presentan generalmente en cursos de agua y las anuales son efímeras (Ehleringer, 1981).

En el género *Encelia* se encuentran especies que varían en el grado de su pubescencia. Las especies más pubescentes se encuentran en las regiones con mayor aridez; la pubescencia les permite disminuir la absorción de luz entre 10% y 29 % y, en consecuencia, abatir sus valores de evapotranspiración.

Ehleringer (1983) estudió un mutante glabro de *Encelia farinosa*, similar al silvestre en las demás características morfológicas; el mutante tiene una capacidad mayor de absorbencia lumínica en todas las longitudes de onda; sin embargo, mantenía temperaturas foliares similares a los individuos pilosos debido a que tiene un ángulo de inclinación mayor en sus hojas, presenta valores de conduc-

tibilidad elevados cuando existe una alta disponibilidad de agua y valores bajos de déficit de presión de vapor, por lo que tiene un buen enfriamiento por transpiración. Por estas características el gasto de agua del mutante es mayor, lo que origina que tire sus hojas antes que los individuos no mutantes. Como resultado, tiene un periodo mucho más corto de ganancia de carbono. Los individuos no mutantes permanecieron con hojas todo el año, aunque en la época de sequía disminuyó su área foliar de modo significativo.

ADAPTACIONES DE LAS SEMILLAS A LA ARIDEZ

Los aspectos ecofisiológicos de las semillas de plantas de zonas áridas se conocen poco. Los estudios que se han hecho son escasos y con análisis muy someros. Entre los trabajos pioneros resaltan los realizados por Went (1948, 1949, 1969) y Went y Westgaard (1949), quienes inician el estudio de las relaciones existentes entre los factores bióticos y abióticos con las plantas de los ambientes áridos.

Banco de semillas

El banco de semillas se entiende como una reserva de semillas viables presentes en el suelo. Estas semillas así almacenadas tienen diferentes orígenes: unas son producidas por las plantas del área, o bien, provienen de otros sitios y han llegado a dicha zona por la actividad de diferentes agentes dispersores. Hay dos tipos de factores que influyen en que estas semillas se conserven sin germinar: intrínsecos, como diversos tipos de latencia, inhibidores químicos u otros no bien conocidos aún, o bien factores extrínsecos, como escasez de agua, de luz, de una escarificación mecánica o bien de oxígeno suficiente, debido al hecho de encontrarse enterradas.

Distribución espacial

La abundancia y la distribución en el espacio de las semillas en suelos del desierto son importantes, en la estructura de las comunidades vegetales y como fuente de alimento para los animales.

Childs y Goodall (1973) y Goodall y Morgan (1974) han puesto de manifiesto que hay una disminución significativa del contenido de semillas a medida que aumenta la profundidad del suelo. Analizando el contenido total de semillas en los primeros 5 cm de profundidad de los suelos en tres localidades diferentes, se encontraron los siguientes porcentajes: en el Desierto de Mojave (Nevada) 97 %; en el Desierto Sonorense 82 %, y en una localidad del Desierto Chihuahuense (Nuevo México) 89.3 %. Las áreas abiertas albergan una menor proporción de semillas que aquéllas localizadas bajo los arbustos.

Barbour (1968) encontró que las semillas eran más abundantes bajo los arbustos de *Larrea tridentata*, y que su número decrecía en función de la profundidad y la distancia de los arbustos. Del estudio que realizó encontró que casi dos terceras partes de todas las semillas fueron encontradas en la superficie del suelo, y sólo 10 % se ubicó entre 1 y 10 cm de profundidad. La densidad de las semillas también varió en grado considerable de un año a otro: en 1971 se encontraron bajo arbustos de *Larrea* 6.5 semillas/dm² y sólo 0.07 semillas/dm² en 1972; la densidad de semillas en las zonas abiertas fue de sólo 1 por 10 dm².

Las variaciones temporales del banco de semillas estuvieron relacionadas con varios factores, como la precipitación y la temperatura, que afectan, a su vez, la germinación y la producción de semillas de las anuales de invierno, así como con la actividad de los depredadores de semillas.

Durante largos periodos la producción de semillas fue mayor en las especies arbustivas que en las demás especies (Nelson y Chew, 1977).

Depredación

De lo que se ha estudiado en relación con la depredación de las semillas por parte de la fauna silvestre, Tenis (1958) menciona que las colonias de hormigas *Veromessor pergandei* pueden consumir 37×10^6 (a la sexta potencia) semillas/ha/año, de las cuales 90 % comprendía semillas de tres especies. Esta cantidad, que podría parecer muy elevada y podría afectar seriamente el banco de semillas de la comunidad, en realidad no lo hace pues la producción estimada es del orden de 3.583×10^6 (a la sexta potencia) semillas/ha/año.

En el caso de los roedores, Nelson y Chew (1977) encontraron una disminución en el contenido de semillas en el año. El roedor *Perognathus formosus* consumió, en un área de alta densidad de esta especie, 28.4 kg de semillas/ha. El consumo de semillas por roedores representó entre 30 y 80 % de la disminución de semillas en la comunidad durante el año de estudio.

Resultan escasas las estimaciones del porcentaje que representa la fracción que es depredada con respecto al banco de semillas de la especie y más bien se han orientado a la identificación de los agentes depredadores. Para el "saguaro" (*Carnegiea gigantea*), Staenberg y Lowe (1969) mencionan una gran depredación de semillas por parte de aves, insectos y mamíferos. Para "jojoba" (*Simmondsia chinensis*), Gentry (1958) apunta que, en la parte del Desierto Sonorense correspondiente a Arizona, una serie de insectos, mamíferos y aves se comportan como depredadores de las semillas.

Por su parte, Sherbrooke (1976) concluyó que sólo una especie de cuatro roedores capturados (*Perognathus baileyi*) pudo subsistir con una dieta basada en semillas de jojoba. La presencia de cianoglucósidos en dichas semillas funciona como un mecanismo de defensa contra su depredación. El hecho de que este roedor pueda subsistir consumiendo sólo semillas de jojoba podría explicarse por la presencia de un mecanismo desintoxicante específico, el cual le permitiría incorporar a su dieta esas semillas que para otros roedores serían tóxicas. Esto sugiere una relación coevolutiva entre la jojoba y este roedor, ya que al parecer el desarrollo del mecanismo desintoxicante (por medio de una enzima específica o por la posesión de una flora intestinal determinada) pudo haber sido una respuesta adaptativa al desarrollo de la toxicidad en las semillas de jojoba. La distribución de ambas especies es cercanamente coincidente, aunque quizá no dependiente.

Latencia

La latencia se ha definido como el estado en el cual las semillas viables no germinan aunque estén en condiciones favorables para hacerlo. Desde el punto de vista ecológico, el estudio del comportamiento de las semillas en el suelo antes

de germinar y establecerse como plántulas, así como los factores ambientales que determinan la latencia y el rompimiento de la misma, son muy importantes para las poblaciones de plantas.

Si comparamos el comportamiento de las semillas de anuales con las de perennes, las primeras llegan a ser de mayor importancia. Bajo condiciones inadecuadas del ambiente, a las anuales se les presenta la disyuntiva de escapar en espacio o en tiempo. Por medio de la dispersión de sus semillas, pueden migrar a sitios más favorables, o bien, evadir una condición desfavorable retrasando su germinación (latencia).

Venable y Lawlor (1980) estudiaron la interrelación entre la dispersión y el retraso de la germinación (latencia) en anuales del desierto. Y concluyeron que el incremento de la dispersión es proporcional al incremento en la fracción óptima de la germinación. Si las plantas tienen semillas con dos tipos de dispersión, los mecanismos de reproducción se maximizan; así, si la dispersión de semillas es baja, las semillas tienen germinación retrasada y si la dispersión es alta, la germinación es rápida.

Viabilidad

Los estudios de viabilidad de semillas de xerófitas perennes bajo condiciones artificiales de almacenamiento, sugieren que mantienen su viabilidad por mucho tiempo. Gentry (1958), menciona el caso de un lote de semillas de jobo almacenadas 11 años que tuvieron un porcentaje de germinación de 38. Martin (1948) menciona que semillas de *Prosopis juliflora* var. *velutina*, mantenidas bajo las condiciones de un herbario, conservaron su viabilidad 44 años. En cambio, en los resultados obtenidos por Tschirley y Martin (1960), también para *Prosopis juliflora* var. *velutina*, bajo las condiciones ambientales propias de una comunidad vegetal, el decaimiento de las semillas llegó a 90 % en los primeros diez años y sólo una semilla mantuvo su viabilidad 20 años, enterrada en el suelo.

Por otro lado, para xerófitas perennes, como *Larrea tridentata* ssp. *tridentata*, hay datos acerca de algunas características propicias para su germinación. Las condiciones óptimas para la germinación de semillas son: oscuridad, temperatura de 23 °C, exposición a temperaturas frías antes de germinar y en un sustrato con

valores de presión osmótica cercanos a cero. Barbour (1968) considera que de cada 100 mericarpios de *Larrea*, sólo es posible esperar el desarrollo de 20 plantas (20%) a los seis meses y bajo condiciones cercanas a las óptimas.

Went (1948) subdivide las plantas del desierto, según su germinación y crecimiento, en cinco grupos:

1. Anuales de verano. Se localizan después de las lluvias del verano, y sus ciclos de vida son cortos, tal vez debido a que se desarrollan bajo temperaturas muy altas. Ejemplos: *Amaranthus fimbriatus*, *Boerhavia spicata*, *Bouteloua aristidoides*, *B. barbata*, *Euphorbia micromera*, *E. setiloba*, *Mollugo cerviana*, *Pectis papposa*, *Portulaca oleracea* y otras.
2. Anuales de primavera. Germinan durante el invierno y florecen en primavera. La mayoría es de tamaño pequeño; a menudo forman rosetas, y son de lento crecimiento por las bajas temperaturas invernales. Ejemplos: *Cryptantha* spp.; *Eriophyllum wallacei*, *Gilia* spp.; *Nemacladus* sp.; *Pectocarya*, *Plantago* spp., etcétera.
3. Anuales de primavera que germinan en verano y otoño. Constituyen un grupo grande de especies, que germinan después de un periodo de crecimiento suficientemente largo en el otoño, debido al efecto de las lluvias de verano y otoño. Son las típicas anuales de primavera, como: *Abronia villosa*, *Erodium cicutarium*, *Oenothera deltoides*, *Salvia columbariae*, entre otras.
4. Plantas cuyas condiciones de germinación no son tan rigurosas, como algunas cucurbitáceas, como *Datura* spp. y *Palafoxia linearis*. Prácticamente pueden encontrarse en cualquier época del año, cuando la temperatura no es muy baja y hay suficiente humedad.
5. Arbustos. Casi todos germinan en verano, como: *Acacia*, *Chilopsis*, *Dalea*, *Fouquieria*, *Hymenoclea*, *Hyptis*, *Larrea*, *Lycium*, etcétera.

Germinación

La germinación de las semillas y el subsecuente crecimiento de las plántulas son fases esenciales en el ciclo de vida de las plantas superiores, pero

representa un periodo de máxima vulnerabilidad a los cambios físicos en el ambiente.

Existe un gran número de factores que afectan la germinación, como temperatura, tanto los promedios como las fluctuaciones durante la germinación; temperatura durante la fase latente, (estratificación por enfriamiento y calor); disponibilidad de humedad; sales o sustancias químicas disueltas en el suelo y diferencias en las concentraciones de gas atmosférico en el suelo. En algunos casos se requiere una escarificación mecánica para que se inicie el proceso de germinación. En efecto, las semillas de testas muy duras de las plantas que se desarrollan a lo largo de cursos intermitentes de agua, son arrastradas por las lluvias, que en zonas áridas suelen ser torrenciales, y por este mecanismo sufren una escarificación mecánica al ser frotadas contra las rocas y guijarros, lo que favorece la hidratación de la semilla para su germinación, como en el caso de *Parkinsonia aculeata*.

Asimismo, aunque los factores abióticos son importantes, los bióticos también tienen influencia en la germinación. Las semillas que como estrategia adaptativa retrasan su germinación, están sujetas a la depredación por hormigas y roedores granívoros; mantenerse latentes en estaciones que podrían ser adecuadas para la reproducción involucra un decremento del potencial reproductivo. Plantas que no germinan de inmediato en respuesta a condiciones favorables, probablemente están sujetas a una mayor competencia con individuos ya establecidos que responden en forma inmediata a la disponibilidad del agua.

Según Went (1973), en el Desierto de California algunas plantas desaparecen porque son comidas por roedores o larvas de insectos (ejemplo: *Oenothera clavaeformis*, comida por *Attica torcuata*) pero la mayoría muere en las primeras etapas de la germinación cuando sus raíces no han penetrado propiamente el suelo; pero una vez establecidas sobreviven casi 100 % de las plántulas hasta que florecen.

En términos generales, la sobrevivencia de plantas anuales del desierto está sujeta a las condiciones ambientales y de germinación, sobre todo físicas, las cuales, inmediatamente después de la germinación, determinan si las raíces de las

plántulas pueden penetrar al suelo, el grado en el cual son comidas por animales, y qué tanto estas semillas pueden no ser removidas por hormigas, roedores, aves y lagartijas.

Sin embargo, Inouye (1980) descubrió que la presencia de plántulas en altas densidades inhibe la subsecuente germinación de anuales del desierto. Puesto que las semillas crecen en altas densidades bajo una seria competencia por fuentes limitadas, esta respuesta de las semillas se podría interpretar como una adaptación para evitar un ambiente desfavorable en el aspecto competitivo, en donde su crecimiento y sobrevivencia podrían ser quizá bajos.

Así, el retraso de la germinación en presencia de una alta densidad de plántulas parece ser una respuesta de las semillas a una competencia severa; por lo tanto, la latencia puede ser una alternativa factible; las semillas de anuales del desierto son de vida larga y se mantienen latentes muchos años antes de que se presenten las condiciones adecuadas para que ocurran la germinación y el crecimiento. El costo del retraso en el crecimiento y la reproducción podría ser menor que la probable reducción como resultado de una alta densidad de competidores.

Alelopatía

Extractos de hojas de algunas plantas del desierto, como *Encelia farinosa*, una de las especies más comunes del Desierto Sonorense, inhiben el crecimiento de semillas de tomate y otras plantas en condiciones de laboratorio (Gray y Bonner, 1948 en Brown, 1968).

Un estudio realizado con 11 especies de plantas del desierto, indicó la presencia de sustancias tóxicas inhibitorias de la germinación o el crecimiento de otras plantas. Estas sustancias se obtuvieron de: *Thamnosma montana*, *Sarcobatus vermiculatus*, *Prosopis juliflora* y *Viguiera reticulata*. La primera resultó la más tóxica (Bennett y Bonner, 1953 en Brown, 1968).

Went (1957) puntualiza que el rompimiento de la latencia y el inicio de la germinación dependen del efecto de lixiviado por parte del agua de lluvia. Went menciona que con una adecuada cantidad de lluvia dentro de un tiempo

determinado, el lixiviado remueve el inhibidor y permite la germinación. Con una menor cantidad de precipitación no se lleva a cabo la germinación. Esta reacción se presenta por las sustancias inhibitorias formadas por otras plantas y presentes en el ambiente (alelopatía o antibiosis). Sin embargo, se ha sugerido que en algunos casos estas sustancias inhibitorias de la germinación las desarrollan las propias especies de las semillas y sólo hasta que son suficientemente lixiviadas se efectúa la germinación. Así se asegura la disponibilidad adecuada del agua, no sólo para la germinación sino también para asegurar que la planta complete su ciclo vital.

ADAPTACIONES DE LAS RAÍCES A LA ARIDEZ

Orians y Solbrig (1977) mencionan que la reserva de agua a lo largo de un perfil de suelo en zonas áridas se localiza a diferentes profundidades y que la disponibilidad del agua difiere en relación con la frecuencia con que son rellenadas, la velocidad con que son vaciadas por la evaporación, la filtración y el escurrimiento, y agregaríamos, las diferencias en la capacidad de retención de agua debidas a las texturas de suelo, es decir, si se trata de un suelo arenoso, arcilloso, limoso o combinaciones de éstos.

Es evidente que las plantas necesitan invertir diferentes cantidades de energía para poder acceder a estas reservas. Estos autores distinguen tres estratos principales en un perfil de suelo, cada uno con una serie de características diferentes en cuanto a la disponibilidad y retención del agua:

1. Capa superficial de 0 a 20 cm. Esta zona se satura con rapidez y con mayor frecuencia, pero por evaporación se seca más rápido. Plantas con raíces capaces de absorber el agua con rapidez ven favorecido su desarrollo y predominio, como las anuales y las suculentas. Además, en ocasiones esta reserva de agua puede ser usada por las raíces laterales de árboles o arbustos que por lo regular tienen un enraizamiento profundo.
2. Capa intermedia de 20 cm a 2 m. Llega menos agua que en las capas superiores, pero como hay poca evaporación, esta agua puede explotarse por más

tiempo; aquí se localizan los sistemas radiculares de los arbustos y hierbas perennes.

3. Capa profunda de más de 2 m. El agua se localiza en grandes profundidades y depresiones (mantos freáticos). En esta zona el agua es abundante y por lo general permanente. Es explotada por arbustos y árboles siempre verdes con sistemas radiculares profundos, que constituyen un grupo ecológico de plantas de zonas áridas muy especializado: las freatofitas.

Por consiguiente, la coexistencia de diferentes especies y formas de vida en algunos desiertos ocurre por sus diferencias en cuanto a la utilización de los recursos, sobre todo el agua.

Un claro ejemplo es la distribución diferencial de las raíces en el perfil del suelo, lo cual evidencia que existe una estratificación en la explotación del agua a diferentes profundidades del perfil del suelo. También hay evidencias de que los recursos, como el agua, son explotados en diferentes épocas del año por varias especies y distintas formas de vida.

Adaptaciones radiculares en plantas de zonas áridas

Los suelos con bajos contenidos de humedad proveen un medio en particular desfavorable para el crecimiento y la actividad normal de las raíces. Las partículas del suelo, resacas o cementadas, pueden dificultar la penetración de las raíces, y con la exposición a la desecación las células pueden perder su turgencia y morir. Las funciones de las raíces, principalmente aquéllas que dependen del crecimiento de las células, casi se restringen a periodos comparativamente cortos que dependen de la disponibilidad del agua en el suelo.

Dos aspectos relacionados con el estudio de las raíces de plantas xerófilas son relevantes: su capacidad para absorber agua y nutrientes desde el suelo y la influencia que las hormonas producidas por las raíces ejercen en el metabolismo de las partes aéreas.

Adaptaciones

La temperatura y la humedad medioambientales son factores que afectan en gran medida la fisiología y el desarrollo radiculares. El conocimiento de una relación más precisa entre los procesos vegetales y la temperatura y humedad del entorno es un tanto difícil de establecer, debido a la extrema variabilidad tanto de la temperatura como de la humedad en el suelo y el aire.

La temperatura de las raíces estará influenciada por la hora del día (variación regular diurna), la época del año (variación regular estacional), la profundidad de las raíces en el suelo y un aspecto muy importante: las propiedades del mismo que determinan la absorción y la transmisión del calor (sobre todo la humedad del suelo, su textura, su estructura, etcétera).

Según Fitter (1981), algunas de las adaptaciones que en el nivel radicular exhiben las raíces son:

- Penetración rápida y profunda de las raíces absorbentes (freatofitas, por ejemplo)
- Sistemas radiculares muy desarrollados
- Adaptaciones que permiten un máximo de captación de agua, principalmente por una gran eficiencia del sistema radicular
- Adaptaciones que permiten asegurar la conservación y el uso eficiente del agua adquirida, lo cual involucra la tolerancia al estrés hídrico, pero también la evasión de aquellas especies que restringen sus actividades a los periodos de disponibilidad de agua
- Adaptaciones (bioquímicas y estructurales) que protegen a las células y tejidos del daño o muerte durante un periodo de desecación seria (Fitter, *op. cit.*).

Zohary (1961) ejemplifica algunas de estas estrategias al relacionarlas con las formas de vida:

- Efímeras de enraizamiento superficial. La profundidad de la penetración del agua, después de lluvias ligeras, alcanza de 10 a 30 cm y rápidamente puede perderse por evapotranspiración. Sin embargo, su persistencia puede ser suficiente para que algunas plantas completen su ciclo vital, como las anuales de rápido crecimiento y las herbáceas perennes. El sistema radicular de estas plantas es muy superficial y con pocas ramificaciones; cuando la humedad del suelo es más profunda las raíces de algunas efímeras pueden penetrar hasta unos 50 cm o más.
- Perennes de enraizamiento superficial. Podemos mencionar algunos cactus como *Opuntia fulgida*, *Ferocactus wislizenii* y *Carnegiea gigantea*, o algunas especies de *Yucca*, o bien *Artemisia herba-alba*, *Zygophyllum dumosum*, *Statice pruinosa*, entre otras.
- Perennes de enraizamiento profundo con raíces laterales superficiales. Durante los periodos de sequía prolongados, la sobrevivencia de los arbustos depende de las reservas de agua profundas, que sólo pueden alcanzar por contar con una raíz principal muy bien desarrollada o bien con raíces laterales y adventicias, las cuales pueden aprovechar las lluvias que sólo alcanzan a penetrar a unos 10 o 30 cm de profundidad del suelo. Tabler describe sistemas radiculares de este tipo para *Larrea divaricata*, *Artemisia monosperma* y otras especies.
- Otra adaptación de los arbustos a la aridez es el desarrollo de un sistema radicular extensivo. Se han encontrado raíces de hasta 30 m de largo, en *Tamarix aphylla* (especie exótica en América) (Zohary, 1961). En *Prosopis* spp. las raíces se extienden hasta 15 m y las de *Larrea divaricata* crecen hasta 6 m a partir del tallo. En pastos perennes puede desarrollarse un sistema radicular muy denso; las raíces de *Aristida* spp. pueden extenderse a una distancia de 10 y 20 m desde el tallo.
- Perennes de enraizamiento profundo que dependen de la humedad de los mantos freáticos. Las llamadas freatofitas son plantas que desarrollan raíces hondas que les permiten alcanzar los mantos acuíferos profundos; son independientes del suministro de agua de lluvia y pueden formar raíces laterales en el nivel medio del manto freático. Las características físicas del suelo, como

textura o estructura, influyen en la penetración de las raíces a profundidades considerables. Así, las freatofitas suelen estar distribuidas de preferencia en áreas de dunas, suelos aluviales, cursos de agua intermitentes y, en general, hábitats que reciben agua de escorrentías. Se han encontrado enraizamientos profundos en *Prosopis* (53 m), cerca de Tucson, Arizona, (Phillips, 1963), *Ziziphus lotus* (hasta 60 m), en Marruecos, (Le Houerouy, 1972), *Retama raetam* (hasta 20 m) y *Atriplex halimus* (8 m) (Zohary, 1961).

En México son notables, como freatofitas, *Prosopis laevigata*, *Koeberlinia spinosa*, *Vallesia glabra* y *Maytenus phyllantoides*. En la cuenca del río Estorax, (cerca de Peña Blanca, en el estado de Querétaro), éstas presentan un sistema radicular visible de hasta 10 y 12 m a lo largo de un curso de agua intermitente, más lo que desarrollan de manera subterránea (González Medrano observación personal).

Las freatofitas pueden actuar como indicadoras de la profundidad de la zona de saturación y a veces de la calidad del agua. Algunas se comportan como verdaderas expulsoras de grandes cantidades de agua desde los mantos freáticos a la atmósfera. Se han hecho estudios para *Tamarix gallica* (especie introducida en México) y se estima que expelle unos 2 000 m³ cúbicos por ha por año, lo cual representa un dispendio enorme de agua, en particular en zonas áridas de México en donde, con frecuencia, se ha sembrado para usarla como rompevientos.

METABOLISMO FOTOSINTÉTICO

La adaptación de una planta a un ambiente determinado puede evaluarse con base en la eficiencia en el uso del agua de que dispone. Esta eficiencia está dada por la cantidad de moléculas de CO₂ que gana la planta con respecto a la cantidad de moléculas de agua que pierde. Cuanto mayor sea su eficiencia en el uso del agua, mayor será su adaptación a un ambiente árido. Las diferencias en el metabolismo fotosintético se reflejan en una pérdida diferencial de agua.

La fotosíntesis, proceso mediante el cual los organismos autótrofos, como plantas verdes, cianofitas o bacterias fotosintetizadoras, utilizan la energía lumi-

nosa proveniente del sol para sintetizar compuestos orgánicos de alto contenido energético, constituye la base fundamental para el desarrollo de toda la diversidad biológica de nuestro planeta (Medina, 1977).

Las características ambientales que influyen en los procesos fotosintéticos son varias, entre las que destacan la luz y el bióxido de carbono, pero, sobre todo, el agua y los factores que afectan su disponibilidad.

Durante el proceso de la fotosíntesis las plantas enfrentan el problema de perder el agua por medio de los estomas para poder fijar el bióxido de carbono. Este problema se incrementa en regiones áridas en las que la disponibilidad del agua es muy baja y los valores de evaporación son elevados.

Estrategias fotosintéticas en plantas de zonas áridas

La eficiencia en los mecanismos de captación de CO_2 de una planta depende de la porosidad de la lámina foliar y de la exposición de una superficie acuosa en los espacios intercelulares del mesófilo. Por esto, una hoja fotosintetizadora es un órgano evaporador de agua muy eficiente. Se ha calculado que un metro cuadrado de terreno cubierto por pasto, que asimile 30 g de CO_2 por hora, puede perder entre 0.5 y 1 kg de agua en el mismo tiempo. Por tanto, los estomas deben cerrarse para no perder agua, pero ello implica que ingrese menor cantidad de CO_2 .

Etherington (1982) sugiere diferentes estrategias adaptativas que las plantas pueden adoptar para asimilar el CO_2 , aun a costa de una pérdida de agua. Estas estrategias son:

1. Producir una cubierta permeable al CO_2 e impermeable al agua en las superficies expuestas a la evaporación, es decir, la posesión de un antitranspirante natural.
2. Modificar la naturaleza física de las hojas de tal manera que al cerrar los estomas afecte más a la pérdida de agua que la ganancia de CO_2 .
3. Disminuir la relación tallo/raíz, aceptando los costos respiratorios que esto acarrearía.

4. Almacenar agua en sus tejidos de manera que el CO_2 pueda ser asimilado bajo condiciones de aridez.
5. Limitar la absorción de energía radiante por la hoja para reducir la evaporación por calor.
6. Incrementar la eficiencia del mecanismo bioquímico de captación de CO_2 , con lo que se aumentaría el cociente ganancia de carbón/pérdida de agua.
7. Transferir el periodo de asimilación de CO_2 a un tiempo, cuando la humedad atmosférica es elevada y la energía radiante es mínima, es decir, el periodo nocturno.

Sin embargo, estas estrategias representan una imposibilidad física para los sistemas vivos.

Existen evidencias experimentales que muestran que hay un cierto grado de cierre de los estomas para limitar la pérdida de agua antes de reducir la entrada de bióxido de carbono. Por su parte, Meidner (1975) sostiene que los sistemas de captación de bióxido de carbono y la pérdida de agua están separados, que el bióxido de carbono es absorbido a través de las paredes celulares del mesófilo, en tanto que casi toda la evaporación de agua ocurre por la cara interna de la epidermis de la hoja, incluyendo las células estomáticas adyacentes a la cavidad subestomatal. De cualquier manera, bajo condiciones de aridez, la pérdida de agua es grande, siempre que hay entrada de CO_2 .

La disminución de la proporción tallo/raíz es, al parecer, una adaptación genotípica más o menos frecuente bajo condiciones de aridez; aumenta la capacidad de absorción de agua del suelo mientras se limita la pérdida por transpiración. Por otro lado, algunas mesófitas responden a la sequía al incrementar la succulencia y el desarrollo de tejidos almacenadores de agua, aunque al aumentar el volumen disminuye la superficie fotosintetizadora.

Las dos estrategias restantes (6 y 7) requieren modificaciones bioquímicas del proceso fotosintético normal (C3) para desarrollar un mecanismo de captura de CO_2 más eficiente, o una separación de la captación de CO_2 y de la energía luminosa.

PATRONES FOTOSINTÉTICOS

Los procesos fotosintéticos se llevan a cabo en dos fases, una que se efectúa bajo la luz y otra bajo condiciones de oscuridad.

La fase luminosa, o reacción de Hills, como su nombre lo indica, requiere de la luz, pero se ve escasamente afectada por las concentraciones de gases y por la temperatura.

Durante esta fase la energía luminosa, una vez absorbida, se utiliza para dos objetivos:

1. Producir un agente reductor NADPH (Adenín-dinucleótido fosfato reducido), cuya molécula puede transferir electrones a moléculas más oxidadas.
2. Convertir la energía luminosa en un compuesto altamente energético, el ATP (Adenosín Tri Fosfato).

Durante la fase que se lleva a cabo en la oscuridad, el NADPH y el ATP, producidos durante el proceso fotoquímico, se utilizan por su poder reductor y como fuente de energía, respectivamente, para la conversión de CO_2 a carbohidratos. Asimismo, se presentan procesos de difusión que favorecen el intercambio de bióxido de carbono y oxígeno entre los cloroplastos y el aire exterior.

RUTAS METABÓLICAS EN EL PROCESO FOTOSINTÉTICO

En las plantas superiores se han podido diferenciar tres tipos de rutas metabólicas durante el proceso fotosintético: tipos de fotosíntesis C3, C4 y CAM.

Fotosíntesis C3

Esta ruta se reconoce por la presencia de la enzima llamada ribulosa difosfato carboxilasa (RuDP-carboxilasa), la cual puede transformar a la RudP (Ribulosa 1-5 difosfato) en PGA (ácido 3 fosfoglicérico). El PGA es un compuesto de tres carbonos, de ahí el nombre de C3. A las plantas que usan exclusivamente la ruta

Calvin-Benson se les denomina C3, puesto que el primer producto estable de la fotosíntesis, el PGA, tiene tres átomos de carbono.

En las plantas C3, una fracción considerable del carbón fijado durante la fotosíntesis se degrada de inmediato, liberando bióxido de carbono en una reacción consumidora de O_2 . Como este proceso se presenta sólo en la luz, ha sido llamado fotorrespiración (Galston, 1980). Asimismo, el proceso se ve afectado en una forma muy directa por la luz, la temperatura y las concentraciones de gases y agua. La luz estimula la entrada de bióxido de carbono al interior de la planta. De igual manera, existe una relación muy directa entre la intensidad luminosa y el volumen de bióxido de carbono que pasa desde la atmósfera. Sin embargo, se alcanza una etapa en que ya no entra más CO_2 a la planta, aunque se aumente la intensidad de la luz; a ésto se le llama "punto de saturación de luz". El CO_2 es asimilado con velocidad para formar azúcares. Puesto que este proceso es muy rápido, la planta debe incorporar grandes cantidades de CO_2 . Cuando el volumen del gas incorporado se corresponde con la misma cantidad de CO_2 asimilado, se define el "punto de saturación de CO_2 ".

De tal modo, en las plantas C3 se tiene un bajo punto de saturación de luz y un alto punto de saturación de CO_2 , lo cual explica la alta productividad de estas plantas. Durante este tipo de fotosíntesis, por cada molécula de CO_2 fijada se deben ceder tres moléculas de ATP y dos de NADPH (producidas en la fase oscura). El costo de CO_2 fijado por este proceso es el más bajo conocido en las plantas. No obstante, el incremento en la fijación de CO_2 trae consigo una pérdida creciente de agua por evapotranspiración, ya que los estomas deben permanecer abiertos para permitir el paso de CO_2 atmosférico. Debido a ello las plantas que tienen este tipo de fotosíntesis son muy productivas, pero con una baja eficiencia en el uso del agua. Las desventajas de esta ruta fotosintética (evaporación y fotorrespiración) se incrementan con la aridez y las altas temperaturas. Según esto, debería esperarse que las plantas C3 fuesen menos frecuentes en zonas áridas y calientes, más frecuentes en zonas áridas frías y dominantes en zonas más húmedas (Fisher y Turner, 1978). Sin embargo, los estudios realizados hasta el momento revelan que las plantas de este tipo tienen una amplia distribución en diferentes zonas áridas, en las cuales las formas de vida son árboles y arbustos

tanto perennifolios como caducifolios, así como hierbas, anuales de invierno y de verano (Elheringer y Mooney, 1983). Los únicos sitios donde estas plantas no son importantes son los desiertos de extrema aridez.

Ruta fotosintética C4

A esta ruta metabólica de la fotosíntesis también se le da el nombre de Hatch-Slack.

La asimilación del CO_2 se realiza durante el día, de forma similar a la de las plantas C3, por medio de la actividad de dos enzimas carboxilantes. La primera carboxilación se lleva a cabo cuando el fosfoenol piruvato (PEP) es transformado en ácido oxaloacético (OAA), por la acción de la enzima fosfoenol carboxilasa (PEP-carboxilasa). El ácido oxaloacético (OAA) es un ácido de cuatro carbonos, y es por esto que a esta ruta fotosintética se le conoce con el nombre de C4. El OAA es transformado posteriormente en ácido málico o aspártico, según la especie de que se trate. En las plantas con este tipo de fotosíntesis el punto de saturación de luz es muy elevado y las plantas no logran saturarse, ni siquiera cuando el sol está en el cenit. Las plantas C4 tienen una mayor eficiencia en la economía del agua, por su menor demanda de bióxido de carbono atmosférico, lo cual les permite fotosintetizar aun con los estomas parcialmente cerrados; este tipo de fotosíntesis se considera muy eficiente bajo condiciones de alta insolación y temperatura.

La ruta fotosintética C4 está restringida a las angiospermas; es característica de plantas herbáceas, pero suele encontrarse en leñosas, aunque parece ser que cuando se encuentra en estas últimas es derivado de formas herbáceas (Percy y Elheringer, 1984).

Si se toma en cuenta que la ruta fotosintética C4 es más cara en el aspecto energético que la C3, pero más eficiente en lo referente a la economía del agua, es lógico suponer que las plantas C4 dominan las zonas áridas, en especial en aquellos sitios donde las C3 enfrentan problemas que reducen su eficiencia.

Se ha visto que es posible hallar a las C4 en casi todos los tipos de vegetación, aunque con bajas frecuencias; no obstante, son muy escasas o no se hallan en sitios fríos y sombreados (Percy y Elheringer, *op. cit.*). En zonas áridas se les

encuentra como arbustos perennifolios o como hierbas anuales, sobre todo de verano, a veces creciendo en suelos salinos o deficientes en nutrientes y con altas temperaturas (Mooney *et al.*, 1974; Elheringer y Mooney, 1983).

Las plantas con una alta capacidad de fotosíntesis tienen una mayor capacidad de adaptación y competitividad en ecosistemas en donde prevalecen diferentes tipos de estrés ambiental. En los ambientes áridos, con altas temperaturas, intensa luminosidad y cortos periodos de humedad, la selección natural permite favorecer a las plantas que tengan una alta capacidad fotosintética y una mayor eficiencia en el uso del agua.

Mooney *et al.* (1976) compararon valores fotosintéticos en *Larrea divaricata* (C3) y *Atriplex hymenelytra* (C4), especies ecológicamente semejantes y que se traslapan de modo extenso en hábitats abiertos, con alta intensidad luminosa, en ambientes muy xéricos, en el Valle de la Muerte, California. Dichos autores encontraron que ambas especies tienen valores de fotosíntesis muy similares en condiciones naturales.

Ruta fotosintética CAM

Esta ruta también se conoce como metabolismo ácido de las crasuláceas. Las plantas crasas o suculentas, tales como cactáceas, crasuláceas y otras, se distinguen por poseer tejidos fotosintéticos suculentos e incorporar CO₂ atmosférico con compuestos de cuatro átomos de carbono. Durante la noche absorben el CO₂ de la atmósfera y lo incorporan dentro de un ácido orgánico de cuatro carbonos, en particular ácido málico.

En apariencia el ácido se guarda en las vacuolas durante la noche y es descarboxilado durante el día. En las plantas CAM también actúan dos enzimas carboxilantes (PEP y RuDP-carboxilasas). En este caso, las enzimas funcionan en la misma célula fotosintética, pero en diferente tiempo. La enzima PEP-carboxilasa actúa en la noche y la RuDP-carboxilasa, durante el día. En las plantas CAM, el OAA producido por la PEP-carboxilasa se transforma solamente en ácido málico, cuya descarboxilación se logra gracias al concurso de varias enzimas. El CO₂ procedente de la descarboxilación del ácido málico es utilizado por la RuDP-carboxi-

lasa para transformar a la RuDP en PGA y llegar, por fin, a la síntesis de azúcares como en el resto de las plantas.

La separación temporal en la actividad de las dos enzimas trae como consecuencia la acidificación de la planta durante la noche y su desacidificación durante el día, de aquí el nombre de metabolismo ácido de las crasuláceas.

Las plantas con este metabolismo fotosintético emplean más energía para sintetizar azúcares, y la incorporación de CO₂ atmosférico es más lenta que en las C4 y C3, por lo que este patrón está considerado como el más costoso y productivo de los tres. Sin embargo, la pérdida de agua por evapotranspiración es sumamente baja.

Ting (1985) caracteriza a las plantas CAM como poseedoras de:

1. Fluctuación diurna en el nivel de los ácidos orgánicos.
2. Fluctuación diurna recíproca, con una fluctuación de carbohidratos de reserva, como almidón, poliglucanos o hexosas solubles.
3. Altos niveles de PEP-carboxilasa y presencia de una descarboxilasa activa.
4. Presencia de grandes vacuolas de almacenamiento dentro de las células fotosintéticas.
5. Grado variable de succulencia.
6. Intercambio gaseoso nocturno.

El hecho de que los estomas de las plantas CAM permanezcan cerrados durante el día y abiertos por la noche, cuando la demanda evaporativa es menor, ha sugerido que este tipo de fotosíntesis puede interpretarse como una adaptación a condiciones de aridez (Ting, 1985).

También se ha observado que algunas suculentas pueden cambiar de una vía fotosintética C3 a CAM, bajo condiciones de alta salinidad o estrés hídrico (Ting, 1985).

Considerando las diferencias mostradas por las plantas en cuanto a la eficiencia en el uso del agua en plantas C3, C4 y CAM, se puede sugerir que con un aumento de aridez, las especies C3 serían reemplazadas por especies C4 y CAM. En relación con esto, Mooney *et al.* (1974) examinaron la distribución de plan-

tas con diferentes patrones fotosintéticos en regiones áridas de Chile, California y México. Sus estudios mostraron que al incrementarse la aridez se presentaba una disminución de plantas C3 perennifolias y un aumento de plantas caducifolias (también C3 y CAM).

En las partes más áridas no crecía casi ninguna planta, pero con incrementos ligeros de la humedad, las CAM eran preponderantes. Al incrementarse la precipitación a 100 mm anuales, las suculentas disminuían su representación hasta 25 %, al ser desplazadas por plantas C3, y aunque en estos sitios se encontraron plantas C4, éstas no aparecen representadas en forma significativa a lo largo del gradiente de aridez; sólo se encuentran en hábitats salinos.

Debido a las marcadas fluctuaciones y a la impredecibilidad de la lluvia en los ecosistemas áridos se presenta una gran variación estacional de la cubierta vegetal. Estas variaciones también dependieron de las diferencias en la temperatura.

Kemp (1983) analizó las rutas fotosintéticas de las plantas del Desierto Chihuahuense durante dos años y medio. Encontró que las plantas anuales C3 predominaron (en densidad y cobertura) durante el invierno, en tanto que en el verano, las plantas anuales y los pastos perennes C4 son más exitosos.

Por su parte, las perennes C3 y las CAM, como las cactáceas, mantuvieron su presencia de una manera más o menos constante a lo largo del tiempo que duró el estudio. La razón es que estas plantas, como ya se mencionó, presentan adaptaciones para la explotación eficiente de reservas de agua permanentes (freatofitas) o para el almacenamiento de agua en sus tejidos (plantas crasas), lo que les permite permanecer activas durante prolongados periodos de sequía. Si bien la capacidad de tener un metabolismo CAM suele estar asociada con la suculencia de hojas y tallos, no todos los órganos fotosintéticos suculentos son capaces de fotosintetizar vía CAM, ya que esta ruta metabólica se encuentra en plantas que no son suculentas, como *Tillandsia usneoides* y, en general, Bromeliaceae, Orchidaceae y Euphorbiaceae.

En otros casos algunas plantas tienen tallos suculentos con metabolismo CAM, pero producen hojas suculentas con metabolismo C3. Pueden distinguirse plantas CAM, facultativas o inducibles, que metabolizan vía CAM, como respuesta a ciertas señales ambientales, como la duración del día y la escasez de

algunos recursos, o bien aquéllas obligadas o facultativas que siempre presentan un metabolismo CAM.

Las especies CAM son capaces de responder con rapidez a la deficiencia hídrica, aun después de periodos considerables de sequía, con un rápido incremento de asimilación neta de CO₂ después de una precipitación.

Winter y von Willert (1972) mostraron que ciertas especies cambian de una ruta fotosintética C3 a CAM, como respuesta a factores externos.

En *Mesembryanthemum crystallinum*, halófito facultativa, se encontró una inducción a CAM cuando las plantas cultivadas en suelos libres de sales eran irrigadas con soluciones de NaCl. La introducción de CAM, por influencia salina, se ha encontrado en otras especies de la familia Aizoaceae, en *Aster tripolium* (Irlanda del Norte) o en piperáceas de la América tropical como, *Peperomia obtusifolia*.

Está bien establecido que la inducción CAM, hacia la ruta CAM, no es un efecto de la salinidad, sino también de la deficiencia de agua, por ejemplo, en *Mesembryanthemum crystallinum*, *Sedum acre* o *Portulacaria afra* (Sudáfrica) y otras.

Suculencia

En las zonas áridas de México, y en general en los desiertos norteamericanos las cactáceas (que en su gran mayoría tienen metabolismo CAM), y en menor proporción las crasuláceas y agaváceas, son los grupos más notorios de suculentas. Presentan diferentes adaptaciones a la aridez y se comportan como ahorradoras extremas de agua. Las características morfofisiológicas de las suculentas están relacionadas no sólo con la disponibilidad de agua sino también con las temperaturas predominantes de las diferentes regiones donde crecen. Las suculentas poseen órganos fotosintéticos masivos que les permiten almacenar una gran cantidad de calor, pues el área superficial para disipación de la energía se ve reducida por el gran volumen que desarrollan.

ADAPTACIONES PRINCIPALES

- Presencia de estructuras que impiden la pérdida de agua, como son cutículas engrosadas, a menudo con desarrollo de cubiertas cerosas
- Ausencia o reducción de hojas asociado con la presencia de espinas
- Desarrollo de tomento
- Bajas relaciones de superficie/volumen
- Tendencia a una reducción de la superficie de transpiración
- Buena capacidad de almacenamiento de agua
- Gran sensibilidad estomática al potencial hídrico
- Máxima eficiencia para el uso del agua
- Diferencias en el tipo y plasticidad del metabolismo fotosintético

Las plantas crasas son buenos ejemplos de control epidérmico del potencial del agua. Szarek (1974) y Nobel (1977, citado en Jones 1982), encontraron que los estomas de dos especies de cactus son muy sensibles a las disminuciones del potencial hídrico de la planta; la pérdida de agua por transpiración cuticular es mínima cuando los estomas están cerrados. Por ejemplo, en *Opuntia basilaris*, el potencial hídrico de la planta con disponibilidad de agua en el suelo varía entre 0.2 y 0.5 Mpa; cuando disminuye a -0.5 Mpa, los estomas se cierran y el potencial de agua se mantiene entre -1 y -1.2 Mpa, aunque el potencial de agua del suelo disminuya hasta -4 MPa después de tres meses sin lluvia.

En *Ferocactus acanthodes* (Nobel, 1977) el cierre estomático se presenta a un potencial hídrico de 0.5 MPa y se encontró que después de siete meses sin lluvia efectiva, cuando el potencial hídrico del suelo era de -1.0 MPa, el potencial de agua de la planta era de 0.6 MPa.

Estos ejemplos ponen de manifiesto la importancia de la resistencia epidérmica para la sobrevivencia de la planta. La reducción del área superficial de hojas y tallos es una adaptación ampliamente distribuida en las suculentas; sin embargo, esta reducción, además de minimizar la superficie transpiratoria, disminuye el área fotosintetizadora, por lo que este síndrome de la suculencia suele estar asociado a la presencia de tallos fotosintetizadores. Ejemplos de esto los tenemos

en plantas que viven bajo condiciones de aridez, semiaridez y aun en ambientes subtropicales, pero con una marcada estacionalidad en la precipitación; en estas plantas la caducifoleidad está vinculada con la posesión de tallos fotosintetizadores. Pueden mencionarse: *Fouquieria* spp., *Euphorbia schlechtendalii*, *Ceiba* spp., *Cercidium* spp., *Jatropha* spp., *Acacia coulteri*, entre otras, las cuales, aunado a su carácter caducifolio, tienen tallos fotosintetizadores. *Cercidium microphyllum* (palo verde), tiene hojas pequeñas, efímeras, y sus tallos fotosintetizadores adquieren una gran importancia funcional durante la época de pérdida del follaje. En *Cercidium floridum* los tallos verdes producen el 40% de la fotosíntesis total, de una manera similar a lo que ocurre en *Fouquieria* (Mac Mahon, 1981; Schimpf, 1981). Otros ejemplos de tallos fotosintetizadores asociados con la pérdida del follaje se encuentran en *Artemisia tridentata* y *Baccharis sarothroides*; ambas especies exhiben dimorfismo foliar y una pérdida variable del follaje en cada estación.

La disminución en superficie implica también un incremento en el volumen y, por lo tanto, en los tejidos de almacenamiento interno no fotosintético. Estas características morfológicas varían a lo largo de gradientes de distribución latitudinal y altitudinal de las especies, de acuerdo con la disponibilidad del agua y la variabilidad de la temperatura.

En *Lophocereus schottii*, cactácea columnar endémica del noroeste de México y sudoeste de Estados Unidos, se observó un aumento en el número de costillas de los tallos y en la relación superficie/volumen, en las poblaciones que se localizan más al sur, en donde las temperaturas y las precipitaciones se elevan. Se han encontrado respuestas parecidas en otras especies de cactus columnares. El aumento de volumen permite un retraso en el calentamiento que les provee de una ventaja selectiva en relación con las bajas temperaturas del norte. Las bajas precipitaciones al oeste del Desierto Sonorense limitan el desarrollo de las especies de cactus columnares (Felger, 1977).

Hacia el sur del Desierto Sonorense son notables los incrementos de la temperatura, a diferencia de las bajas temperaturas que suelen presentarse más al norte; así, diferencias interespecíficas en cuanto a la tolerancia a bajas o altas temperaturas pueden influir en forma muy directa en la distribución de las espe-

cies. En general, las plantas suculentas son ineficientes para disipar el calor por convección, sobre todo los cactus, que alcanzan temperaturas que pueden ser 10 a 20 °C mayores que el ambiente. De tal manera, la tolerancia a temperaturas elevadas puede ser una característica importante para la sobrevivencia durante periodos extremadamente calientes. Características de los cactus, tales como tamaño, orientación de los tallos, tomento, espinas o rugosidad del tallo, pueden aminorar las temperaturas extremas del tejido al efectuar el intercambio de energía con el medio ambiente.

Para el "sahuaro" (*Carnegiea gigantea*), el límite norte de su distribución parece estar determinado por la vulnerabilidad al congelamiento en las etapas más jóvenes, y ocasionales temporadas extremas de frío que pueden alterar, en gran medida, las poblaciones en general al dañar sus meristemas.

NODRICISMO

En un mismo hábitat las plantas más pequeñas tienen temperaturas más bajas que las más grandes; el diámetro del tallo se incrementa con el desarrollo, lo que permite aumentar las temperaturas mínimas aplicables. El desarrollo de plántulas o juveniles junto a plantas nodrizas, o bien cerca de rocas, proporciona a los meristemas apicales un resguardo contra el daño causado por bajas temperaturas. *Carnegiea gigantea* (sahuaro) incrementa el diámetro de sus tallos (de 33 a 44 cm) a medida que avanza hacia el extremo norte de su área de distribución. Aumenta la temperatura mínima del meristemo apical en 2 °C (Nobel, 1980).

Pese a los diferentes mecanismos que las suculentas poseen para evitar el estrés hídrico, algunas de ellas pueden perder hasta 50% de su agua almacenada, lo que trae consigo cambios en sus dimensiones externas.

Especies de las zonas áridas y semiáridas referidas en el texto

Fotos: Francisco González Medrano

PASTIZALES HALÓFILOS GIPSÓLICOS Y CLIMÁTICOS



Pastizal halófilo. Pastizal de toboso (*Hilaria mutica*) con *Atriplex*. Jiménez, Chihuahua.



Pastizal halófilo. Pastizal de toboso (*Hilaria mutica*) con Atriplex. Jiménez, Chihuahua.



Pastizal de "navajita" *Bouteloua gracilis*. Jiménez, Chihuahua.



Pastizal halófilo. Cuatro Ciénegas, Coahuila.



Pastizal de navajita *Bouteloua gracilis*. Ciudad Camargo, Chihuahua.



Pastizal de navajita *Bouteloua gracilis*. Villa Ahumada, Chihuahua.



Pastizal gipsófilo de *Bouteloua chasei* y *Frankenia gypsophila*. San Roberto, Nuevo León.

DESIERTO CHIHUAHUENSE



Matorral rosetófilo de *Yucca carnerosana*, con guajillo *Acacia berlandieri*. Miquihuana, Tamaulipas.



Matorral crasicale espinoso de *Opuntia bradtiana*. Cuatro Ciénegas, Coahuila.



Matorral rosetófilo espinoso de *Agave lechuguilla* con *Yucca rostrata*. Cuatro Ciénegas, Coahuila.



Matorral rosetófilo espinoso de *Dasyllirion miquihuanense*. Dr. Arroyo, Nuevo León.



Ambas fotos de esta página: matorral micrófilo de *Larrea* con *Fouquieria*. San Juan de Guadalupe, Durango.



Matorral micrófilo espinoso, *Fouquieria splendens* con *Yucca filifera*. Tlahualillo, Coahuila.



Matorral rosetófilo espinoso de *Yucca carnerosana* con *Agave lechuguilla*. Al SO de Coahuila.



Ambas fotos de esta página: izotal de *Yucca filifera*, con gobernadora *Larrea divaricata*, cerca de San Roberto, Nuevo León.



Matorral micrófilo subinerme con *Larrea*, *Agave* y *Opuntia*. Sierra de Tlahualillo, Coahuila.



Matorral rosetófilo con *Larrea*, *Agave lechuguilla* y *Yucca rostrata*. Cuatro Ciénegas, Coahuila.



Dunas de yeso con *Dasyllirion*, *Tiqulia* y *Yucca treculeana*. Cuatro Ciénagas, Coahuila.

DESIERTO SONORENSE



Matorral micrófilo de *Larrea* con *Fouquieria* y *Carnegiea gigantea* (Sahuaro). Altar, Sonora.

ZONA SEMIÁRIDA HIDALGUENSE



Matorral alto espinoso con crasicales con *Myrtillocactus geometrizans*, *Opuntia* spp. y *Yucca filifera*. Tecomatlán Hidalgo.



Matorral crasicale espinoso de *Myrtillocactus geometrizans* y *Stenocereus dumortieri*. Barranca de Meztlán, Hidalgo.



Matorral micrófilo inerme de *Larrea divaricata* (governadora). En Peña Blanca, Querétaro.



Matorral rosetófilo espinoso de *Dasyliirion acrotriche* cerca de Emilio Hernández, la Florida, Ixmiquilpan. Hidalgo.



Matorral mediano subinerme con crasicales *Cephalocereus senilis* (viejitos). Barranca de Venados, Hidalgo.



Matorral crasicale espinoso de *Myrtillocactus geometrizans* y *Stenocereus dumortieri*. Barranca de Meztlán, Hidalgo.

ZONA SEMIÁRIDA OAXAQUEÑA



Matorral rosetófilo espinoso con *Dasyliiron*, *Brahea* y *Acacia*. Ixcaixitla, Puebla.



Matorral mediano subinermis con crasicuales.

ZAPOTITLÁN DE LAS SALINAS, PUEBLA



Matorral crasicale con *Beaucarnea gracilis*, *Cephalocereus hoppendstedtii* y *Neobuxbaumia tetetzo*. Zapotitlán Salinas, Puebla.

ZONA SEMIÁRIDA TAMAULIPECA



Matorral espinoso tamaulipeco con *Prosopis glandulosa*, *Porlieria angustifolia*. Ciudad Camargo, Tamaulipas.



Matorral espinoso tamaulipeco, con *Prosopis*, *Pithecellobium ebano* y *Zanthoxylum fagara*.



Matorral mediano subinerme con *Opuntia lindheimeri* y *Leucophyllum frutescens*. NE de Tamaulipas.



Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación

FORMAS DE VIDA EN ZONAS ÁRIDAS

Las clases o formas de vida que adoptan las plantas para su desarrollo se refieren a formas de crecimiento. Para definir las se usan características como la altura, la consistencia, leñosa o herbácea, la forma del tallo y de las hojas, la pérdida o persistencia del follaje y otros aspectos. Las formas de crecimiento son usadas para caracterizar la estructura y la fisonomía de la vegetación debido a que algunas son dominantes o más conspicuas en la comunidad.

La diferenciación o caracterización de las formas de vida o formas biológicas es de gran importancia para entender las diferentes estrategias adaptativas de las plantas al ambiente. Aunque no todas las estructuras de las plantas tienen un valor adaptativo, las formas de vida o formas biológicas, por lo general, son indicadores de las condiciones ambientales bajo las cuales se han desarrollado.

Se han realizado diversos intentos para agrupar a las formas de vida en un sistema único. En la mayoría se hace hincapié en el papel que desempeñan las plantas para definir la fisonomía y la estructura de la vegetación (Humboldt, 1806; Grisebach, 1872 y Hult, 1881). Después de que las ideas darwinistas se extendieron, los órganos vegetativos de las plantas comenzaron a verse desde el

punto de vista de su importancia selectiva y adaptativa. Por tanto, se propusieron nuevos sistemas de clasificación de las formas de vida, como los de Warming (1884), Reiter (1885), Drude (1887) y otros, en los cuales los caracteres fisiológicos fueron subordinados a los fisiológicos. Por su parte, Raunkiaer (1934) propuso una clasificación de las formas de vida fácil de emplear, la cual reemplazó a las anteriores. Este sistema de formas de vida o formas de crecimiento se fundamentó en los órganos de “perennación o persistencia”, y su relación con la superficie terrestre. El tejido embrionario o meristemático puede permanecer inactivo durante el invierno o la estación seca y luego reanudar su actividad con el retorno de la estación favorable. Los tejidos de “perennación o subsistencia”, incluyen yemas que pueden contener ramas pequeñas con hojas que se expanden en la primavera o la estación lluviosa, semillas o esporas. Debido a que los tejidos de “persistencia” hacen posible la supervivencia durante la estación desfavorable, la localización de estos tejidos es un rasgo esencial de la adaptación de las plantas al clima. En las plantas terrestres la posición de los tejidos de “perennación o persistencia”, en relación con el suelo, definen cinco grandes tipos de plantas que Raunkiaer denominó formas de vida:

Fanerófitas. Son plantas leñosas que tienen sus yemas de crecimiento por encima de la superficie del suelo, a una altura mínima de 25 cm, incluyendo lianas y epífitas que se sustentan sobre árboles y arbustos. Se ha propuesto subdividir a las fanerófitas según su altura en:

Nanofanerófitas, de 0.25 a 2 m de alto

Microfanerófitas, de 2 a 8 m de alto

Mesofanerófitas, de 8 a 30 m de alto

Megafanerófitas, de más de 30 m de alto

Caméfitas. Son plantas cuyas yemas de crecimiento o meristemas están por encima del nivel del suelo, pero abajo de 25 cm. Las yemas, por lo tanto, están menos expuestas al frío o a los vientos secos que las yemas de las fanerófitas. Incluyen subarbustos, suculentas pequeñas, arbustos arrosetados, etcétera. En climas fríos sus yemas están protegidas, pues están cubiertas por la nieve.

Hemicriptófitas. Son hierbas perennes, cuyos tejidos de “perennación o persistencia” están en la superficie del suelo. La hojarasca, o remanentes de plantas

en el suelo, dan a las yemas de crecimiento alguna protección; en un clima frío con nevadas, la nieve brinda esta cubierta.

Geófitas. Son hierbas perennes con tejidos de “perennación o persistencia” subterráneos (bulbos, cormos, tubérculos, rizomas, etcétera), lo que las protege de las condiciones adversas que pudiera haber encima del suelo.

Pterófitas. Son hierbas de corta vida, anuales o efímeras, que sobreviven a las estaciones desfavorables (a veces de varios años) sólo como semillas o esporas.

Raunkiaer (*op. cit.*) propuso otra categoría, las plantas de tallos suculentos o también llamadas suculentas. Algunos autores han aceptado esta propuesta y otros la han ampliado para incluir aquellas formas de vida con hojas suculentas. Por el contrario, hay quienes no aceptan estas subdivisiones, y ubican a estas suculentas entre las demás formas reconocidas de acuerdo a su altura. Otra forma de vida que propuso Raunkiaer son las epífitas. Cuando el número de especies, en cada forma de vida en una comunidad o en un área geográfica, se convierte a porcentaje, éstos conforman un “espectro de formas de vida”. A partir de una muestra representativa de toda la flora de plantas vasculares del mundo se calculó el “espectro mundial o normal”:

Fanerófitas	Caméfitas	Hemicriptófitas	Geófitas	Pterófitas
46	9	26	6	13

Los números indican porcentajes de ocurrencia.

Otros consideran que el “espectro mundial normal”, incluyendo epífitas y suculentas, sería:

Epífitas	Fanerófitas	Caméfitas	Hemicriptófitas	Geófitas	Pterófitas	Suculentas
3	41	9	26	4	13	2

Con este sistema se determinaron los “espectros biológicos” de las floras de varias regiones; en ellos se promedia la representación de cada forma de vida, según su sistema, en cada una de las floras comparadas.

Adamson (1939) se refiere a los agrupamientos de las formas de vida propuestos, mencionando que algunos, como los de Du Rietz, son tan complicados que resultan difíciles de usar.

La aplicación de estos diferentes sistemas para el caso de los desiertos norteamericanos no es muy afortunada, pues numerosas formas de vida importantes están ausentes, mientras que otras, que son poco comunes en otras áreas, se les encuentra tan diversificadas que necesitan una subdivisión. Un ejemplo de esto es el espectro de formas de vida para el Desierto Sonorense. Tucson, Arizona:

Epífitas	Fanerófitas	Caméfitas	Hemicriptófitas	Geófitas	Pterófitas	Suculentas
0	18	11	12	12	47	0

Adamson (*op. cit.*) comparó los espectros biológicos de Raunkiaer para diferentes desiertos y encontró una correspondencia muy baja entre éstos. Esto significa que el uso de las clases de Raunkiaer no refleja la diversidad vegetativa de las plantas del desierto, y que los porcentajes en los cuales están representadas tampoco expresan una relación con las diferencias climáticas de las áreas desérticas.

Shreve (1942) desarrolló una clasificación simple de las formas de vida más abundantes o conspicuas de la vegetación de los desiertos norteamericanos, en la que resaltó los rasgos distintivos de las plantas y los ejemplificó con varios géneros representativos (véase el cuadro siguiente).

Formas de vida de los desiertos norteamericanos (Shreve, 1942)

	Géneros
Efímeras	
*Estrictamente estacionales	
- Efímeras de invierno	<i>Daucus, Plantago</i>
- Efímeras de verano	<i>Pectis, Tidestromia</i>
*Perennes facultativas	<i>Verbesina, Baileya</i>
Perennes	
*Partes subterráneas perennes	
- Raíces perennes	<i>Penstemon, Anemone</i>
- Bulbos perennes	<i>Allium, Hesperocallis</i>
*Base y corona del tallo perennes	<i>Hilaria, Aristida</i>
*Tallos perennes	
- Tallos reducidos (a un caudex)	
*Caudex corto, todo o casi todo, folioso	

Formas de vida de los desiertos norteamericanos. *Continúa*

	Géneros
Hojas suculentas	<i>Agave, Hechtia</i>
Hojas no suculentas	<i>Nolina, Dasylirion</i>
*Caudex largo, folioso sólo en la punta	
Hojas simples, semisuculentas	<i>Yucca</i>
Hojas ramificadas, no suculentas	<i>Inodes, Washingtonia</i>
- Tallos alargados	
*Plantas suculentas (suaves)	
-Sin hojas, tallos suculentos	
Tallos no ramificados	<i>Ferocactus, Thelocactus</i>
Tallos ramificados	
*Tallos escasamente ramificados	
-Plantas erectas y altas	<i>Pachycereus, Carnegiea</i>
-Plantas erectas y bajas o semiproscumbentes y bajas	<i>Pedilanthus, Mammillaria</i>
*Tallos profusamente ramificados	
-Segmentos de los tallos cilíndricos	<i>Cylindropuntia</i>
-Segmentos de los tallos aplanados	<i>Platyopuntia</i>
-Con hojas, tallos no suculentos	<i>Talinum, Sedum</i>
*Plantas no suculentas (leñosas)	
-Tallos sin hojas, tallos verdes	<i>Canotia, Holacantha</i>
-Tallos con hojas	
Arbustos bajos, madera suave	<i>Encelia, Franseria</i>
Arbustos y árboles, madera dura	
*Hojas perennes	<i>Larrea, Mortonia</i>
*Hojas decíduas	
-Hojas decíduas en verano (sequía, calor)	
Tallos especializados	
Tallos con superficie endurecida	<i>Fouquieria</i>
Tallos ensanchados hacia la base	<i>Bursera, Idria</i>
Tallos normales	
Tallos no verdes	<i>Jatropha, Plumeria</i>
Tallos verdes	<i>Cercidium, Euphorbia</i>
-Hojas decíduas en invierno (frío)	
Hojas grandes (simples)	<i>Populus, Ipomoea</i>
Hojas pequeñas (compuestas)	<i>Olneya, Prosopis</i>
*Tallos perennes	

La clasificación propuesta no es aplicable para todos los desiertos norteamericanos, ni abarca toda la flora presente. Faltan, por ejemplo, las acuáticas, las parásitas, las saprófitas, las epífitas y las trepadoras.

Miranda (1955) propone una clasificación de las formas de vida de las zonas áridas de México, con base en la estrecha relación que existe entre los rasgos climáticos (tipos de clima) y las formas de vida. Así, correlaciona las formas de vida que caracterizan o son semejantes con los lugares donde las observaciones meteorológicas han señalado la existencia de climas BS y BW, de la clasificación climática de Köeppen, o D y E, de la primera clasificación de Thornwaite. Con respecto a las formas de vida que distingue, destaca las leñosas y a veces las subleñosas, excluyendo las herbáceas, las trepadoras, las epífitas, las parásitas y las hidrófitas.

Fundamenta la clasificación de las formas de vida en varios criterios. Usa caracteres variables ya empleados por otros autores, pero combinados de manera distinta, y otros, como el tipo de polinización, son novedosos. Miranda (*op. cit.*) también considera que el elevado número de formas de vida que distingue para las zonas áridas de México (43) no debe considerarse excesivo; no todas estas ellas son exclusivas de zonas áridas, ya que algunas pueden encontrarse en zonas semisecas, e incluso algunas en zonas húmedas. También enumera con detalle los géneros de plantas más característicos de las formas de vida que distingue.

Rzedowski (1968) destaca que las formas biológicas son particularmente numerosas en la vegetación de tipo desértico y que la flora de las partes áridas de México es de las más ricas al respecto. En una forma general enumera las diez formas biológicas sobresalientes de las zonas áridas de México:

1. Anuales de verano, como *Flaveria*, y de invierno, como *Daucus*
2. Herbáceas perennes (graminiformes), como *Sporobolus*, erectas como *Zaluzania*, rastreras como *Kallstroemia* y, trepadoras como *Maximowiczia*
3. Epífitas como *Tillandsia*
4. De tallo suculento, sencillo como *Ferocactus*, enterrado como *Pelecyphora*, gregario como *Echinocereus*, ramificado como *Myrtillocactus* y articulado *Opuntia*

5. De tallo reducido en forma de caudex (caudex corto, *Agave* o largo, *Yucca*)
6. Sin hojas (*Koeberlinia*)
7. De hoja decídua (*Prosopis*)
8. Cubiertas de exudado resinoso (*Larrea*)
9. Cubiertas de tomento blanco (*Leucophyllum*)
10. De hojas coriáceas (*Mortonia*)

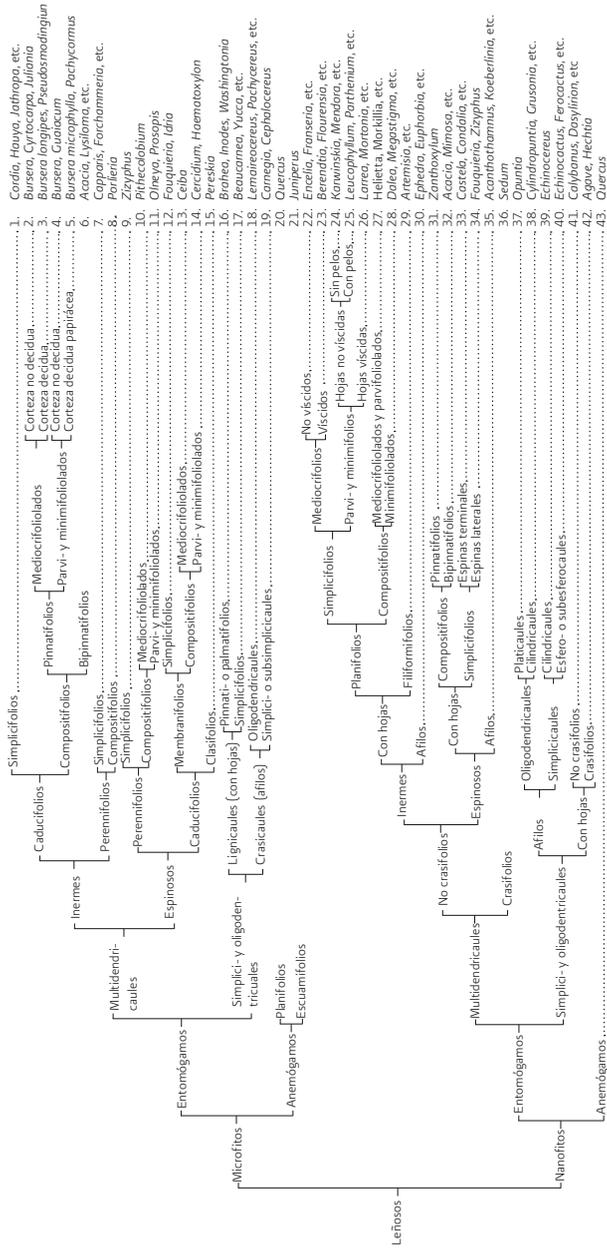
Rzedowski (1968), al referirse a las preferencias ambientales, menciona que las anuales comprenden un gran número de especies, que sus poblaciones fluctúan en gran medida cada año, de acuerdo con las condiciones de humedad u otros factores que abundan en sitios perturbados. Las de verano están ampliamente representadas en muchas partes; las de invierno son abundantes en el norte del Desierto Sonorense, como respuesta a la mayor incidencia de lluvias en esa época. Algunas anuales pueden perdurar más de un año si las condiciones ambientales son favorables; se conocen como perennes facultativas. Las hierbas perennes escasean en condiciones de aridez extrema; en otros lugares compiten con éxito con las anuales y leñosas; en la mayoría de los casos las partes aéreas mueren durante la época seca.

Las de tipo graminoide llegan a ser dominantes en algunos casos, por ejemplo, atenuación de la aridez unida a temperaturas bajas, suelos salinos yesosos, mal drenados o con un manto freático elevado.

Las trepadoras son relativamente poco frecuentes, tanto en número de especies como de individuos, por ejemplo *Ibervillea*. Entre las epífitas destacan plantas como *Tillandsia recurvata*, la cual, junto con algunos líquenes crustáceos y foliosos, también epífitos, son indicadores de mejores condiciones de humedad atmosférica.

Las crasicuales están representadas por diversos tipos de cactáceas. De éstas puede haber de tallos sencillos, como las "biznagas" (*Mammillaria* y *Coryphantha*); de tallos enterrados, en los cuales sólo la superficie superior está en contacto con el aire, como algunas especies de *Mammillaria*, *Coryphantha*, *Lophophora*, etc., y otras que se agrupan y forman densas colonias, como las de algunas especies de *Echinocereus*, *Coryphantha* y *Mammillaria*.

Formas de vida en las zonas áridas de México (F. Miranda)



Una forma de vida conspicua dentro de las crasicaules es aquélla representada por los cactus que alcanzan alturas considerables. Los hay casi sin ramificar o escasamente ramificados: *Cephalocereus*, *Neobuxbaumia*, *Carnegiea*, etcétera, o bien profusamente ramificados: *Myrtillocactus*, *Pachycereus*, *Stenocereus*, *Lophocereus*, entre otros. El género *Opuntia* agrupa plantas crasas con tallos articulados y planos (*Platyopuntia*), como los “nopales”, y plantas crasas con tallos articulados pero cilíndricos (*Cylindropuntia*) como los “tasajillos”, “chollas” y “cardenches”.

Las plantas caudicaules (con caudex) son de mucho interés fisonómico. En algunos sitios de nuestro país proporcionan a la vegetación rasgos característicos, destacando las comunidades en donde se presentan con el tallo (caudex) muy reducido y con una roseta de hojas terminales a menudo espinosas, como los “lechuguillales” de *Agave* spp. con *Hechtia*. En otras, el caudex está muy desarrollado y las hojas forman rosetas terminales; constituyen densas asociaciones, como los “izotales” de *Yucca* y los “sotolares” de *Dasyllirion* o *Nolina*.

Las plantas áfilas están muy bien representadas. Algunas, además, son espinosas, como *Koeberlinia*, *Holacantha*, *Acantothamnus*, o bien áfilas e inermes como *Ephedra*; otras pueden ser espinosas con hojas muy reducidas que pronto se caen, como *Adolphia*, *Condalia*, *Microrhamnus*, entre otras. Un rasgo común a estas plantas áfilas o casi áfilas es la presencia de tallos fotosintetizadores. Tal característica la presentan también arbustos caducifolios como *Cercidium*, *Fouquieria*, *Jatropha*, *Parkinsonia*, etcétera, que, aunque no carecen por completo de hojas, sí pasan la mayor parte de su vida en estado casi áfilo. Un grupo de plantas ampliamente distribuido son las leñosas de hojas caducas, con hojas delgadas y en apariencia sin protección alguna contra la aridez, como tomento, resinas, enrollamiento, etcétera; algunas pierden el follaje durante la época seca, otras lo hacen en la época fría.

Una forma de vida muy peculiar es aquélla que tiene la base de los tallos muy engrosada, lo que Shreve (1942), llamó “sarcofitas”, por ejemplo *Fouquieria*, *Pachycormus*, *Bursera*, *Jatropha* y otras.

Las plantas de follaje perenne, por lo general, tienen estructuras protectoras especiales, como la presencia de tomento en *Franseria*, *Leucophyllum*, *Encelia*, *Par-*

thenium, *Tiquilia*, *Nama*, etc. Algunas recubren sus hojas con una capa resinosa: *Larrea Flourensia*, *Haplopappus*, *Gymnosperma*, *Gutierrezia*, etc. Algunas, como *Mortonia*, *Orthosphenia*, *Berberis*, *Rzedowskia*, etcétera, tienen hojas coriáceas engrosadas. En menor proporción, algunos arbustos tienen hojas crasas, como *Maytenus*, *Simmondsia*, *Vallesia* y algunos sufrútices como *Talinopsis* y *Sedum*.

Miranda y Hernández-X. (1963) reconocen 18 tipos de formas de vida para las zonas áridas del centro y noreste de México:

1. Árboles de 4 a 15 m de alto, de abundante ramificación, no espinosos (ejemplos: *Cordia*, *Porlieria*)
2. Árboles de menos de 15 m, de abundante ramificación, espinosos, perennifolios (ejemplos: *Prosopis*, *Pithecelobium*)
3. Árboles de menos de 15 m, de abundante ramificación, espinosos y decíduos (ejemplo: *Cercidium*)
4. Arbóreos de menos de 15 m, con escasas ramas, o de tronco simple con hojas (ejemplos: *Yucca*, *Samuela*)
5. Plantas altas subarbóreas, de menos de 15 m, con escasa ramificación, de ramas crasas y sin hojas (ejemplos: *Myrtillocactus*, *Lemaireocereus*)
6. Arbustos (menos de 4 m) de muchas ramas, sin espinas, con hojas sencillas pequeñas (ejemplos: *Larrea*, *Flourensia*, *Leucophyllum*, *Mortonia*)
7. Como 6, pero con hojas compuestas (ejemplo: *Helietta*)
8. Arbustos (menos de 4 m), abundantemente ramificados, sin hojas (ejemplos: *Ephedra*, *Euphorbia*)
9. Arbustos (menos de 4 m), abundantemente ramificados, espinosos, con hojas compuestas (ejemplos: *Acacia*, *Mimosa*)
10. Arbustos abundantemente ramificados, con hojas sencillas y espinas terminales (ejemplos: *Castela*, *Condalia*, *Lycium*)
11. Como 10, pero con espinas laterales (ejemplos: *Fouquieria*, *Celtis*)
12. Arbustos abundantemente ramificados, espinosos y sin hojas (ejemplo: *Koeberlinia*)
13. Arbustos de escasa ramificación, de tallos crasos, sin hojas (ejemplos: *Opuntia*, *Grusonia*, *Echinocereus*)

14. Plantas de tallos subsimples o simples, crasos y sin hojas (ejemplos: *Ferocactus*, *Echinocactus*)
15. Plantas de tallos subsimples o simples, con hojas (ejemplos: *Yucca*, *Dasyli-
rion*, *Hesperaloe*)
16. Plantas de tallos subsimples o simples, con hojas crasas en roseta (rosulifo-
lios) (ejemplos: *Agave*, *Hechtia*)
17. Herbáceos o subherbáceos, a veces arbustivos, de hojas generalmente pe-
queñas, crasas (ejemplo: *Suaeda*)
18. Herbáceos con sílice en los tejidos (ejemplo: gramíneas)

COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DE LA VEGETACIÓN DE LAS ZONAS ÁRIDAS DE MÉXICO, SEGÚN RZEDOWSKI (1968)

De acuerdo con Rzedowski (1968), la mayor parte de la vegetación de las zonas áridas de México tiene un origen tropical (*sensu lato*).

- Algunas son pantropicales: *Acacia*, *Mimosa*, *Euphorbia*, *Hibiscus*, *Buddleia*, *Rhus*, *Cassia*, *Boerhavia*, *Jatropha*, *Aristida*, *Croton*, *Panicum*, *Ipomoea*, *Commelina*, *Heliotropium*, *Prosopis*, entre otras
- Del trópico seco (caliente y seco): *Ephedra*, *Peganum*, *Lycium*, etcétera
- Neotropicales, o sea, de las partes cálidas de América del Norte: *Calliandra*, *Bursera*, *Zexmenia*, *Verbesina*, *Flaveria*, *Perezia*, *Dyssodia*, *Tillandsia*
- Comunes con las zonas áridas del sur de América: *Larrea*, *Castela*, *Prosopis*, *Flourensia*, *Opuntia*, *Ximenia*, etcétera
- El elemento mexicano, grupo que aparentemente evolucionó en México o áreas vecinas, comprende: *Agave*, *Hechtia*, *Fouquieria*, *Yucca*, *Cercidium*, *Sartwellia*, *Zaluzania*, *Leucophyllum*, *Mortonia*, *Dasyli-
rium*, *Rzedowskia*, *Neoeplingia*, *Villadia*, *Zinnia*, *Simmondsia*, *Olneya*, entre otras
- Elementos de afinidades boreales: *Penstemon*, *Berberis*, *Antirrhinum*, *Castille-
ja*, *Oenothera*, *Haplopappus*

Este mismo autor, resume los siguientes linajes florísticos:

- a. Autóctonos de las zonas áridas de México.
- b. Mexicanos, que evolucionaron en el territorio del país y zonas vecinas; algunos de sus descendientes se adaptaron al clima árido.
- c. Neotropicales, de origen sudamericano.
- d. Pandesérticos, comunes a todas las zonas desérticas del mundo.
- e. Pantropicales, comunes a todas las regiones calientes del orbe.
- f. Cosmopolitas, distribuidos en todo el globo sin mayor significado geográfico.

La vegetación de las zonas áridas de México es muy diversa en formas de vida y rica en especies. Dominan los arbustos de diferente tipo, asociándoseles pastizales, sobre todo en áreas de transición de ambientes semiáridos a templados. Estas comunidades vegetales de zonas áridas se distribuyen en una superficie calculada en poco más del 50% del territorio nacional. Se estima que la flora que las constituye está representada por unas seis mil especies, de las cuales 50% se restringe a nuestro país (Rzedowski 1990, 1991).

Para una comprensión más clara de la vegetación xerófila de México, a continuación se hará una revisión de ésta, dividiéndola en las siguientes regiones:

1. Zona árida sonoreense
2. Zona árida chihuahuense
3. Zona semiárida tamaulipeca
4. Zona semiárida hidalguense
5. Zona semiárida poblano-oaxaqueña

La zona árida sonoreense

El Desierto Sonorense se ha dividido en siete regiones que corresponden a sus características naturales desde tres puntos de vista: geográfico, fisiográfico y florístico, también considerando el carácter y organización de las comunidades vegetales (Shreve y Wiggins, 1964).

1. DESIERTO MICRÓFILO: región de *Larrea-Flourensia*; valle inferior del Colorado. Es la más grande de las divisiones y ocupa la cuenca baja de los ríos Colorado y Gila, la cuenca Salton, la costa de Baja California, desde la bahía de Los Ángeles hacia el norte y las partes de Sonora, por debajo de los 400 m de altitud, hasta el valle del río Magdalena. El área es drenada por el río Colorado, aunque las dos extensiones hacia el sur derraman sus aguas en el Golfo de California. Esta región es una de las más áridas del Desierto Sonorense y la composición de la vegetación es muy simple: la asociación de *Larrea-Flourensia* cubre cerca del 95 % de la superficie de los grandes planos intermontanos. La escasez de elementos perennes en la vegetación es compensada por una rica flora de especies efímeras que aparecen sobre todo durante las lluvias invernales. Las efímeras de verano rara vez aparecen en gran cantidad y dan cuenta de lo esporádico de las lluvias de verano. La longitud norte-sur de esta región es de 650 km y es suficiente para restringir a algunos de los dominantes importantes al norte o al sur del área. Hay también diferencias florísticas notables entre los extremos este y oeste.
2. DESIERTO CRASICAULE: región de *Cercidium-Opuntia*, tierras altas de Arizona. Comprende la parte nordeste del Desierto Sonorense, con elevaciones entre 150 y 950 msnm; hacia el sur y oeste limita con la región del Valle del Colorado, y hacia el norte y este está flanqueado por una serie de montañas, muchas de las cuales sobrepasan el nivel de condición desértica de la vegetación. El Gila es el río principal; una pequeña área del norte es drenada por el río Bill Williams y otra, en el sur, por el Sonoyta, y la extensión más hacia el sur por los ríos Altar, Magdalena y San Miguel. Toda el área tiene un paisaje tachonado por pequeñas montañas y colinas que cubren una superficie relativamente grande. Las lluvias varían entre 75 y 300 mm anuales y son biestacionales en toda la región. La vegetación excede a la de la región del Colorado en altura, densidad y en número de especies dominantes y codominantes. *Larrea* es aún importante en casi todas las situaciones, pero tiene un número mucho mayor de asociados: *Cercidium microphyllum* es tan abundante como para caracterizar el área. Otras especies relevantes son *Prosopis juliflora* var.

velutina, *Olneya tesota* y *Fouquieria splendens*; los cactus también son numerosos y diversificados. Destacan *Carnegiea gigantea* y *Ferocactus wislizenii* y unas 12 o 15 especies de *Cylindropuntia* y *Platyopuntia*. Las hierbas perennes son localmente abundantes; las efímeras de invierno y verano cubren el suelo bajo condiciones favorables, y en contraste con la región del Valle del Colorado, son más abundantes en el verano.

3. DESIERTO ARBOSUFRTESCENTE: región de *Olneya-Encelia*, llanuras de Sonora. Se localiza entre el piedemonte y la franja costera en el centro de Sonora; la superficie es muy regular, con una inclinación que va de este a oeste de los 750 m a los 100 msnm; las colinas y montañas no exceden 10% de la superficie ocupada por la región. La precipitación es de entre 250-375 mm; las temperaturas bajas son menos frecuentes y menos severas que en el norte del desierto y las temperaturas del verano son más moderadas. La vegetación está dominada por árboles y arbustos. Las especies dominantes son *Olneya tesota*, *Cercidium microphyllum* y *Prosopis juliflora* var. *velutina* entre los árboles, y *Encelia farinosa*, *Cercidium sonora*e y *Fouquieria macdougalii* entre los arbustos; *Stenocereus thurberi* y *Lophocereus schottii* son elementos conspicuos presentes en esta región.
4. DESIERTO ARBORESCENTE: región de *Acacia-Prosopis*, piedemonte de Sonora. Es la división más oriental del Desierto Sonorense. Se extiende desde la vecindad de Arizpe, sobre el río Sonora, hacia el sur, hasta el delta del río Yaqui, descendiendo gradualmente de los mil metros al nivel del mar. En el norte sigue los valles de los ríos Sonora, Moctezuma y Bavispe; hacia el este se extiende hasta los pastizales con encino de las laderas bajas de las montañas, y al sur de los 28° de latitud norte se fusiona de manera gradual con el bosque espinoso. A excepción del extremo sur, la región es ondulada, con sólo algunos planos estrechos a lo largo de los ríos. Es la parte menos árida del Desierto Sonorense y la precipitación anual puede ser de unos 500 mm, con un alto porcentaje de lluvias de verano. A pesar de ello, esta área está sujeta a largos periodos de sequía, y sus efectos sobre la vegetación se acentúan por el hecho de que la estación cálida es más larga y las temperaturas ligeramente mayores que las registradas en otras regiones del desierto.

Es característica la abundancia de árboles pequeños, la presencia de densos manchones de arbustos, la infrecuencia de cactáceas, la ocurrencia de palmas y la presencia entre los dominantes perennes de especies no encontradas en otras partes del desierto. Bajo situaciones comparables las partes norte y sur de esta región difieren en fisonomía y dominantes leñosos; *Prosopis juliflora* var. *velutina* es dominante en el norte de los planos aluviales, pero en el sur los dominantes son *Acacia cymbispina* y *Lysiloma divaricata*. Los árboles más comunes son *Bursera odorata*, *Jatropha cordata*, *Cercidium sonoreae*, *Olneya tesota*, *Fouquieria macdougalii* y *Guaicum coulteri*; los arbustos más abundantes son *Caesalpinia pumila*, *Dodonea viscosa*, *Hematoxylon brasiletto*, *Celtis pallida*, *Karwinskia humboldtiana* y *Franseria cordifolia*. Se tiene un gran crecimiento de herbáceas en el verano y hay unas pocas especies que son activas sólo al final del invierno.

5. DESIERTO SARCOCAULESCENTE. Región de *Bursera-Jatropha*: costa central del Golfo de México. Abarca la costa de Sonora casi desde la desembocadura del río Yaqui hasta la desembocadura del río Magdalena, y en la península se extiende desde la isla Ángel de la Guarda, en una franja estrecha a lo largo de la costa hasta San José del Cabo. La lluvia es muy escasa e incierta y la precipitación puede presentarse en verano o en invierno, pero frecuentemente no cae durante varios años seguidos; la temperatura en verano suele ser muy alta. Si bien la vegetación es casi idéntica en fisonomía en ambas costas, sonorenses y bajacalifornianas, existen algunas diferencias florísticas; entre las plantas más abundantes se cuentan los árboles sarcaulescentes, con troncos exageradamente gruesos, como *Bursera microphylla*, *B. hindsiana*, *Jatropha cinerea* y *Fouquieria columnaris*; aunque estos árboles son distintivos de la región por su abundancia, son sobrepasados por *Olneya tesota*, *Cercidium floridum*, *Fouquieria splendens* y *Prosopis juliflora* var. *torreyana*, así como por arbustos de hoja pequeña. Los arbustos perennifolios son *Larrea tridentata*, *Viscainoa geniculata*, *Maytenus phyllantoides* y *Stegnosperma halimifolium* y los arbustos caducifolios más abundantes son *Jatropha cuneata*, *Encelia farinosa*, *Lycium andersonii* y *Euphorbia misera*.

6. DESIERTO SARCÓFILO: región de *Agave-Franseria*, región del Vizcaíno. Ocupa el tercio central de la costa del Pacífico de la Península de Baja California; se extiende desde las proximidades de Rosario hasta Punta Pequeña, al este de Comondú, y corre tierra adentro hasta el parteaguas de la península, excepto en su extremo sur. El régimen de lluvia es invernal, más segura hacia el norte y en extremo incierta en el interior de la región; ocasionalmente ocurren tormentas de verano en la parte este de la zona. La superficie que cubre esta porción del Desierto Sonorense es ondulada con unas cuantas montañas pequeñas. Su atributo distintivo es el gran desarrollo de plantas sarcófilas o de hojas suculentas, con algunas especies grandes de *Agave* como las más conspicuas; *Franseria chenopodiifolia* es el arbusto más común. *Pachycormus discolor*, un árbol muy característico, se halla casi confinado a esta región y es más abundante hacia el interior.
7. DESIERTO CRASICAULESCENTE: región de *Lysiloma-Machaerocereus*; región de Magdalena. Se localiza en el tercio meridional de la península de Baja California y drena hacia el Pacífico. Muestra abundancia de grandes cactáceas, como *Pachycereus pringlei*, *Stenocereus gummosus*, *Stenocereus thurberi* y *Opuntia cholla*, junto con algunos árboles pequeños, entre los que se incluyen *Prosopis juliflora* var. *torreyana*, *Lysiloma candida*, *Parkinsonia florida*, *Cercidium floridum* subsp. *peninsulare*, *Bursera laxiflora*, *Fouquieria peninsularis* y *Jatropha cinerea*. La característica más distintiva de la región es la similitud de la dominancia entre los árboles y las grandes plantas suculentas.

La zona árida chihuahuense

La otra gran zona árida de México es la del Desierto Chihuahuense, que ocupa la porción septentrional del Altiplano Mexicano, en altitudes variables entre 1 000 y 2 000-2 200 msnm. Comprende parte de los estados de Chihuahua, Coahuila, Durango, Zacatecas y San Luis Potosí, Nuevo León y Tamaulipas. Hacia la parte de Querétaro, y una parte de Guanajuato, colinda con la zona semiárida hidalguense. Su superficie está surcada por numerosas cadenas montañosas; abundan extensas cuencas endorreicas o de drenaje deficiente.

Salvo la porción occidental en donde predomina el material ígneo, en la mayor parte se presentan formaciones de origen sedimentario, principalmente calizas. Existe una profusión de llanuras de origen aluvial, de suelos profundos, grises o de colores claros, de texturas gruesas (arenosas) o a veces arcillosas. Es frecuente un horizonte de induración o caliche; se encuentran afloramientos yesosos esparcidos por algunas partes. Son frecuentes también las cuencas endorreicas o bolsones.

El clima es extremoso, sobre todo en la porción norte y nordeste, pero al sur tiende a ser menos marcada la diferencia climática estacional. Son frecuentes las heladas.

Al igual que la sonoreense, la zona árida chihuahuense tiene una gran variación desde el punto de vista de sus formas de vida y de sus comunidades vegetales; sin embargo, no es comparable con la diversidad de la primera.

Matorral alto espinoso con crasicaules

Se localiza en amplias zonas del centro y sur del Desierto Chihuahuense, en climas semiáridos, con precipitación de 300 a 450 mm; distribuido sobre material ígneo tanto intrusivo (riolitas) como extrusivo (basaltos).

Las formas de vida son matorrales altos espinosos, entre los que destacan los crasicaules altos. Las especies dominantes son: *Myrtillocactus geometrizans*, *Prosopis juliflora*, *Opuntia streptacantha*, *O. leucotricha* y *Stenocereus griseus*.

Una agrupación de arbustos medianos y sufrútices comprende las siguientes especies: *Trixis angustifolia*, *Verbesina oreopola*, *Salvia lasiantha*, *Parthenium incanum*, *Brickellia veronicaefolia*, *Echinocactus visnaga*, *Stenocactus multi-costatus*, *Mimosa zygophylla*, *Dalea tuberculata*, *Agave lechuguilla*, *Zaluzania mollisima*, *Gymnosperma glutinosum*, *Iresine schaffneri*, *Rhus microphylla*, *Eysenhardtia polystachia*, etcétera.

La comunidad de herbáceas llega a ser muy rica. Destacan, entre otras, las siguientes especies: *Tragia nepethaefolia*, *Zaluzania triloba*, *Bouteloua curtispendula*, *Bahia absinthifolia*, *Dichondra argentea*, *Nama dichotomum*, *Talinopsis frutescens*, *Bouteloua gracilis*, *Stipa eminens*, *Bahia schaffneri*, *Lycurus phleoi-*

des, *Leptochloa dubia*, *Euphorbia maculata*, *Haplopappus venetus*, *Dalea brachytachya*, *Menodora coulteri* y *Boerhavia intermedia*.

Matorral rosetófilo espinoso

Se localiza en los cerros y lomeríos derivados de material sedimentario, principalmente calizas y en menor proporción sobre lutitas. Es tal la frecuencia de su distribución sobre las calizas que en algunos trabajos fue referido como "matorral desértico calcícola" (Rzedowski, 1961). Se encuentra ampliamente distribuido en el centro y sur del Desierto Chihuahuense; los lomeríos sobre los que se establece son de fuertes pendientes con suelos someros y pedregosos, y a menudo existen afloramientos de roca madre (calizas), la cual puede aflorar hasta en 30 o 35 %.

Bajo esta denominación quedan comprendidas diversas asociaciones, como los "lechuguillales", dominados por *Agave lechuguilla* y *Agave striata*, las comunidades dominadas por sotoles o "varacohetes", *Dasyllirion* spp. y, se agruparían aquí las asociaciones dominadas por *Yucca*, las que a veces se denominan "izotales".

"Lechuguillales": esta comunidad, dominada por *Agave lechuguilla* y *Hechtia glomerata*, es de las más típicas y características de los matorrales rosetófilos. Además de las especies anteriores, *Agave striata* y *Yucca carnerosana* llegan a ser importantes en esta comunidad. En los sitios donde se ha desarrollado un poco más de suelo, crece un conjunto de arbustos entre ellos: *Salvia ballotaeiflora*, *Mimosa biuncifera*, *Larrea divaricata*, *Lindleyella mespiloides*, *Euphorbia antisiphilitica*, *Opuntia stenopetala*, *Jatropha dioica*, *Echinocactus visnaga*, *Calliandra eriophylla*, *Dalea berlandieri*, *Eupatorium spinosarum*, *Buddleia marrubiifolia*.

La comunidad dominada por herbáceas es muy rica; destacan, entre otras: *Eupatorium calophyllum*, *Bouteloua curtipendula*, *Loeselia coerulea*, *Verbesina schaffneri*, *Oxybaphus comatus*, *Bahia absinthifolia*, *Lesquerella fendleri*, *Zaluzania triloba*, *Aristida adscensionis*, *Lycurus phleoides*, *Stipa eminens*, *Echinocereus* sp., *Sphacele mexicana*, *Linum scabrellum*, *Ageratum corymbosum*, *Leptochloa dubia*, *Calandrinia* sp. y *Zinnia pumila*.

Matorral alto subinermes

Esta comunidad a veces ha sido denominada matorral submontano o matorral de piedmont o de pie de monte. En la mayor parte de los casos se desarrolla sobre matorral sedimentario, lutitas y calizas, pero en algunos sitios, como al este de Guadalcázar, en donde crece sobre laderas riolíticas, llama la atención que cuando la comunidad se presenta sobre este sustrato no es tan rica florísticamente como cuando lo hace sobre calizas o lutitas.

Los dominantes son: *Prosopis juliflora*, *Helietta parvifolia*, *Stenocereus aff. griseus* y *Acacia micrantha*. Otros arbustos frecuentes son: *Karwinskia mollis*, *Trixis angustifolia*, *Eupatorium integrum*, *Celtis pallida*, *Brickellia veronicaefolia*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Salvia lasiantha*, *Opuntia imbricata*, *Flourensia laurifolia*, *Mimosa biuncifera*, *Indigofera suffruticosa* y *Brickellia laciniata*.

Las formas de vida herbáceas son muy abundantes; entre otras, tenemos: *Acalypha phleoides*, *Zinnia multiflora*, *Evolvulus alsinoides*, *Melampodium divaricatum*, *Aristida adscensionis*, *Bouteloua radicata*, *Eragrostis cilianensis*, *Parthenium hysterophorus*, *Tagetes peduncularis*, *Galinsoga parvifolia*, *Zaluzania triloba*, *Turnera diffusa*, *Setaria geniculata* y *Lippia berlandieri*.

Contrastantes por su fisonomía y por su mayor riqueza florística son los matorrales altos subinermes que se desarrollan sobre calizas. En la misma región de Guadalcázar, pero sobre calizas, la composición florística es más variada y rica; resaltan entre los dominantes: *Helietta parvifolia*, *Neopringlea integrifolia*, *Acacia berlandieri*, *Karwinskia mollis*, *Cassia potosina*, *Bernardia mexicana*, *Yucca potosina*, *Brongniartia parryi* y *Pithecellobium pallens*. Otros arbustos frecuentes son: *Forestiera rotundiflora*, *Amelanchier denticulata*, *Lindleya mespiloides*, *Senna wislizeni*, *Myrtus ehrenbergii*, *Colubrina greggii*, *Mimosa leucaenoides*, *Eysenhardtia polystachya*, *Sophora secundiflora*, *Gochnatia hypoleuca*, *Fraxinus greggii*, *Casimiroa pringlei*, *Quercus emoryi*, *Yucca potosina*, *Brahea berlandieri*, *Salvia polystachya*, *Bouvardia ternifolia*, *Hesperozygis marifolia*, *Rhus pachyrachis*, *Pithecellobium elachistophyllum*, *Gymnosperma glutinosum*, *Calliandra eriophylla*, *Krameria cytisoides*, *Rhus virens*, *Dalea me-*

lantha, *Eupatorium espinosarum*, *Brongniartia magnibracteata*, *Bauhinia ramosissima*, *Ptelea trifoliata*, etcétera.

La comunidad de herbáceas y sufrútices es también muy rica. Presenta, entre otras: *Poliomintha* sp., *Gutierrezia eriocarpa*, *Acourtia purpusii*, *Eupatorium bigelovii*, *Nama* aff. *canescens*, *Zexmenia gnaphalioides*, *Z. lantanifolia*, *Chrysactinia mexicana* y *Thalictrum* sp.

La zona semiárida tamaulipeca

Esta zona cubre el centro y noreste de Tamaulipas, norte de Nuevo León y el noreste de Coahuila. Algunas de las comunidades vegetales más características se describen a continuación.

El matorral esclerófilo o chaparral ha recibido diferentes nombres de los autores que se han dedicado al estudio de la vegetación de México: Rzedowski (1961) lo denominó encinar arbustivo, mientras que Rojas Mendoza (1965) lo llamó matorral esclerófilo subperennifolio con *Quercus*, *Cercocarpus*, *Cowania*. Aunque quizás el nombre más usado sea chaparral, el término matorral esclerófilo es más descriptivo.

Los habitantes del río Grande (o río Bravo), principalmente mexicanos o de ascendencia mexicana, llaman chaparral a una comunidad de arbustos espinosos y árboles bajos. El término lo derivan del nombre regional de *Acacia rigidula*, conocida localmente como "chaparro prieto" o "gavia", a veces mal identificada como *Acacia amentacea*. Así, una comunidad con abundancia de "chaparro prieto" es un chaparral.

El uso de este término difiere del usado por Cooper (1923), quien lo empleó para referirse a un matorral esclerófilo latifoliado. Este autor explica que "chaparral" proviene de una palabra de origen vasco, chaparro, y ésta a su vez del eúscaro, txaparro, referida a un encino bajo. Por extensión llaman chaparral a la comunidad donde domina esta especie. En California, Baja California y otras partes en México se ha usado el término chaparral para estos matorrales esclerófilos, pero para el sur de Texas y el nordeste de México parecería no ser muy adecuado.

Se distribuye en alturas variables, desde los 1 850–1 900 m hasta los 2 880 msnm. Con ciertas discontinuidades son frecuentes sobre las partes elevadas de la Sierra Madre Oriental, en particular sobre “filos” o parteaguas, a veces en áreas montañosas localizadas a sotavento de la Sierra Madre Oriental, o bien, en elevaciones presentes en la altiplanicie, como ocurre en la Sierra de Real de Catorce y la región de Villa Hidalgo y Guadalcázar en San Luis Potosí.

En Tamaulipas encuentran su mejor expresión en parte de los municipios de Tula, Palmillas, Jaumave y Gómez Farías. Sobre la parte alta de la cuenca del río San Marcos, en el municipio de Ciudad Victoria, existen pequeños manchones de esta vegetación. En el estado de Nuevo León y Coahuila se encuentra muy bien representada, destacando los chaparrales de la región del sur de Galeana y Pabillos, los del cerro del Potosí, los de los cerros que rodean a la ciudad de Monterrey en Nuevo León y en Coahuila, los de la Sierra de la Marta y alrededores del sureste de Saltillo. Algunos manchones aislados de este matorral se localizan en la Sierra del Burro; hacia la porción occidental de Coahuila son de hecho más abundantes, pero rebasan los límites geográficos asignados para la Zona Semiárida Tamaulipeca.

En el aspecto geomorfológico se localiza principalmente en el parteaguas, en la parte superior de las laderas a sotavento, en las áreas de captación de los conos de deyección, o bien en las partes más elevadas de laderas orientadas al norte, sobre todo aquéllas de fuerte pendiente.

El sustrato geológico sobre el que se desarrollan estos chaparrales origina diferencias en la composición florística y aun en ciertos rasgos fisonómicos. Al sur y al este de San Luis Potosí es frecuente que aparezca sobre laderas de material ígneo, como riolitas y granitos, mientras que en el resto del estado y en Tamaulipas, Nuevo León y Coahuila, lo hace principalmente sobre calizas.

En el aspecto climático, al igual que en el bosque bajo de escuamifolios (bosque de *Juniperus*), se desarrolla en ambientes con climas intermedios, entre los secos y a veces cálidos de las zonas áridas de la Altiplanicie y aquellos semihúmedos de las partes elevadas de las sierras que colindan con los bosques de las zonas templadas.

Las bajas temperaturas y la presencia de nevadas, como en la Sierra de la Charca y Real de Catorce o en el cerro el Potosí y en la Marcela, parecen ser un

rasgo característico de estos matorrales. Las precipitaciones totales anuales escasamente sobrepasan los 1 000 mm, con una época marcada de sequía. Para esta comunidad Muller (1939) (en el caso de Coahuila) y Tamez (en el caso de Nuevo León) reportan temperaturas medias anuales de 11 a 16 °C.

Las propiedades de los suelos donde se desarrollan estos matorrales dependen en gran medida del sustrato geológico en el que crecen, pero son característicamente pedregosos, de texturas gruesas, con buen drenaje producto de su fuerte pendiente, de pH ácidos a casi neutros cuando se deriva de material ígneo (riolitas) y alcalinos en aquéllos derivados de calizas.

En el aspecto fisonómico esta comunidad muestra diferencias. Cuando se establece sobre material ígneo adquiere un porte mayor que cuando lo hace en un sustrato de calizas, alcanzando la altura de un matorral alto. En cuanto a estructura podemos distinguir una simorfia de arbustos de menos de 1 m de alto y otra de hierbas anuales o aun perennes escasamente representadas. En la mayoría de los casos la comunidad es perennifolia o si pierde el follaje es por lapsos muy cortos.

Florísticamente muestran diferencias notables. Los chaparrales localizados sobre sustrato ígneo son más pobres que los situados sobre calizas. En ambos casos es frecuente que se desarrollen comunidades dominadas por una o dos especies, por lo general un encino, o a veces algunas ericáceas como *Artostaphylos pungens*, la pingüica o manzanita, aunque en este último caso parece ser una respuesta a quemas periódicas.

Los matorrales que se desarrollan sobre material ígneo son menos frecuentes que aquéllos que lo hacen sobre material sedimentario. Algunas de las especies de los matorrales sobre material ígneo comprenden entre las arbustivas altas y los árboles bajos, entre otras:

Quercus potosina

Quercus eduardii

Garrya ovata

Fraxinus greggii

Arbutus xalapensis

Quercus crassifolia

Rhus pachyrrachis

Cercocarpus sp.

Artostaphylos pungens

Dentro de los arbustos bajos y sufrútices pueden encontrarse:

<i>Abelia coriacea</i>	<i>Arctostaphylos polifolia</i>
<i>Ceanothus greggii</i>	<i>Dalea tuberculata</i>
<i>Stevia lucida</i>	<i>Eupatorium calaminthaefolium</i>

El estrato con herbáceas es más bien pobre; resaltan gramíneas como:

<i>Aegopogon cenchroides</i>	<i>Bouteloua gracilis</i>
<i>Bouteloua hirsuta</i>	<i>Muhlenbergia rigida</i>
<i>Muhlenbergia robusta</i>	<i>Setaria</i> sp.

O bien herbáceas como:

<i>Ageratum corymbosum</i>	<i>Baccharis potosina</i>
<i>Bidens</i> sp.	<i>Castilleja tenuiflora</i>
<i>Commelina erecta</i>	<i>Loeselia coerulea</i>
<i>Loeselia mexicana</i>	<i>Salvia</i> spp.

Los matorrales que se desarrollan sobre sustrato calizo tienden a ser un poco más bajos, menos desarrollados, muy ricos en lo florístico. Entre las especies arbustivas más frecuentes están:

<i>Amelanchier denticulata</i>	<i>Bauhinia coulteri</i>
<i>Berberis gracilis</i>	<i>Colubrina greggii</i>
<i>Casimiroa pringlei</i>	<i>Cercocarpus mojadensis</i>
<i>Cercocarpus</i> sp.	<i>Lindleya mespiloides</i>
<i>Forestiera rotundifolia</i>	<i>Senna wislizenii</i>
<i>Mimosa leucaenoides</i>	<i>Myrtus ehrenbergii</i>
<i>Eysenhardtia polystachia</i>	<i>Sophora secundiflora</i>
<i>Vauquelinia karwinskii</i>	<i>Vauquelinia latifolia</i>

Yucca carnerosana

Yucca carnerosana

Vauquelinia latifolia

Algunos de los subarbustos más comunes son:

Bauhinia ramosissima

Hesperozygis marifolia

Gymnosperma glutinosum

Eupatorium espinosarum

Chrysactinia mexicana

Bouvardia ternifolia

Pithecellobium

elaschistophyllum

Las hierbas y sufrútices en estos sustratos calizos son más frecuentes; entre otros, comprenden:

Acourtia purpusii

Nama canescens

Gutierrezia seriocarpa

Zexmenia lantanifolia

Variantes y transiciones

Como ya indicamos, las variantes de esta comunidad están influenciadas por las diferencias de sustrato; en otros lugares las diferencias se deben al efecto de quemadas periódicas sobre la comunidad, en la cual las formas de vida tienen algún tipo de preadaptación a las mismas, por ejemplo, propagación vegetativa por rizomas (*Arctostaphylos*, *Quercus*, *Amelanchier*) o bien semillas resistentes al fuego o cuya germinación se ve inducida por este factor, como en algunas especies de *Rhus*, *Arctostaphylos*, *Arbutus*, *Ceanothus*.

En consecuencia, en el caso de ciertas porciones, como al sur de Galeana, el matorral adquiere un aspecto uniforme tanto en su fisonomía y estructura como en su composición florística. En algunos sitios se mezcla de manera gradual con el bosque bajo de pino piñonero (*Pinus cembroides*), con el de *Pinus nelsoni* o a veces con el bosque bajo de escuamifolios de *Juniperus flaccida* y *Juniperus mo-*

nosperma, como ocurre cerca de El Capulín, a unos 40 km al norte de Tula, en la desviación a Bustamante.

Matorral alto subinerme

Este tipo de vegetación ha sido reconocido como matorral submontano y matorral de piedemonte. Se localiza a alturas variables, desde los 300 m en lomeríos de la Planicie Costera Nororiental hasta cerca de los 1 800 m en las regiones a sotavento de la Sierra Madre Oriental.

Es frecuente en las laderas orientadas al norte, en parte de San Luis Potosí, Tamaulipas, Nuevo León y Coahuila. Notable es el localizado hacia la llanura de Río Verde, en la desviación a Guadalcázar, al suroeste de Tamaulipas, al pie de las serranías que bordean los valles de Jaumave, Palmillas y Tula, en los lomeríos al norte de las sierras de San Carlos y Cruillas, y en las laderas de los cerros cercanos a Aramberri y Zaragoza, en Nuevo León y en Coahuila, en parte de la Sierra del Carmen y sobre los lomeríos de la Sierra del Burro.

Desde el punto de vista geomorfológico ocupa los pedimentos, las áreas de colusiones y las porciones superiores de los conos de deyección. Litológicamente parece no mostrar alguna preferencia, pues lo mismo se desarrolla en suelos derivados de material sedimentario, como calizas y lutitas, que en material ígneo, aunque en este sustrato es menos frecuente; en ciertas partes de San Luis Potosí se establece sobre margas.

Debido a las diferentes alturas donde crece, los climas son de los más variados, desde un Cw a, templado subhúmedo con temperatura media del mes más frío entre -3 y 18 °C; con precipitaciones en el mes más seco menores a 40 mm; hasta BShw; secos o áridos, semicálidos con temperaturas medias anuales entre 18° y 22 °C con régimen de lluvias de verano, y cuyas precipitaciones totales anuales oscilan entre 400 y 1 000 mm. En aquellas localidades con precipitaciones muy bajas este matorral se encuentra en las laderas orientadas al norte, con una menor iluminación, insolación y evaporación, por tanto con una mayor disponibilidad de humedad. Los suelos en los cuales se desarrolla esta comunidad son someros, de texturas gruesas, pedregosas, a menudo con porcentajes ele-

vados (40-50%) de afloramiento de roca, con buen drenaje, por lo general de colores grises a grises oscuros y pardos.

En términos fisonómicos son comunidades densas, de arbustos, a menudo con las copas de los dominantes entrelazadas, pero en ocasiones, en lugares un poco más secos, su fisonomía cambia y se hace menos exuberante; a veces emergen plantas entre la comunidad, a menudo de los géneros *Yucca*, *Nolina* y *Dasyliirion*. Otras veces las emergencias están representadas por árboles bajos.

En lo que se refiere a la estructura destaca una simorfía constituida por arbustos de más de 2 m de alto, a veces con algunas plantas arborescentes de igual o mayor tamaño, que alcanzan hasta 4 y 5 m de alto. Una simorfía subordinada a ésta la representan sufrútices de 1 m o menos de altura, entre los cuales se mezclan las herbáceas y gramíneas.

Durante la época desfavorable, en cuanto a la disponibilidad del agua, un porcentaje de 30 a 35% de las plantas pierde el follaje, sobre todo de las especies que dan la fisonomía y parte de la estructura a la comunidad. Cerca de 40% de las especies es de hojas compuestas, el resto son simplicifolias. Los porcentajes de especies espinosas en la comunidad son bajos, a menudo no sobrepasan el 20%; con frecuencia las especies espinosas son los elementos codominantes que le proporcionan el carácter de subinvernal al matorral. Florísticamente estos matorrales llegan a ser muy ricos. Por la composición florística pueden reconocerse varias asociaciones.

En suelos pedregosos, de fuerte pendiente y derivados de caliza, algunos de los arbustos de más de 2 m de alto son:

Helietta parvifolia

Prosopis juliflora

Acacia rigidula

Acacia berlandieri

Gochnatia hypoleuca

Bernardia myricaefolia

Amyris madrensis

Amyris texana
Celtis pallida
Cordia boissieri
Cercidium macrum
Yucca filifera
Fraxinus greggii
Pithecellobium pallens

Los arbustos varían de menos de 1 m a más de 2 m de altura, y pertenecen, entre otras, a las siguientes especies:

Leucophyllum frutescens
Porlieria angustifolia
Karwinskia humboldtiana
Krameria ramosissima
Forestiera angustifolia
Citharexylum brachyanthum
Castela tortuosa
Croton cortesianus
Lippia alba
Turnera diffusa
Opuntia leptocaulis
Zanthoxylum fagara

Las gramíneas son frecuentes, sobre todo si la comunidad no está sobrepastoreada. Destacan:

Bouteloua radicata
Bouteloua curtipendula
Asistida pansa
Laptochloa dubia
Sataria geniculata

Sataria macrostachya

Leptoloma cognatum

En condiciones de pastoreo moderado las siguientes especies de gramíneas tienden a incrementarse:

Heteropogon contortus

Bouteloua trifida

Tridens texanum

Muhlenbergia confusa

Enneapogon desvauxii

Eragrostis cilianensis

Tragus berteronianus y otras

Algunas cactáceas comunes en esta comunidad son:

Mammillaria haemisphaerica

Homalocephala texensis

Echinocereus blanckii

Variantes y transiciones

Debido a la diversidad de ambientes y alturas donde se encuentra este matorral presenta algunas variantes. Por ejemplo, en lomeríos con material de origen ígneo (basaltos), además de los arbustos altos que dan la fisonomía a la comunidad, se intercalan cactus candelabriforme como *Stenocereus griseus*, *Cephalocereus palmeri* e incluso, garambullos, *Myrtillocactus geometizans*. Además, son frecuentes otras especies de arbustos como: *Euphorbia schlechtendalii*, *Bursera fagaroides* y *Podopterus mexicanus*.

A medida que ascendemos por encima de los 1 700 msnm comienzan a intercalarse especies propias de los chaparrales o matorrales esclerófilos, o bien, intergradan con las especies propias de los bosques bajos de escuamifolios. Por el contrario, al descender se entremezclan con los matorrales xerófilos, como el matorral micrófilo bajo o matorral desértico aluvial.

Matorral espinoso tamaulipeco

Con este nombre se designa a una de las comunidades vegetales más características del nordeste de México, ya que abarca parte del centro oriente de Coahuila, la región adyacente de Nuevo León y las partes bajas y planicie del centro, norte y nordeste de Tamaulipas, así como el sur-sureste de Texas.

Delimitada así, su área de distribución se corresponde en gran parte con la de la cuenca de Burgos.

Quizá la mención más antigua de esta unidad de vegetación sea la de Shreve (1917), quien, en su mapa de vegetación de los Estados Unidos, la reconoce como distinta de todos los otros tipos de vegetación estadounidense, y la denomina Semidesierto de Texas (*Texas Semidesert*). Los nativos de esta parte de Texas denominan chaparral a esta comunidad vegetal; Clover (1937) adoptó el nombre y designa así a una parte de la vegetación del valle bajo del río Grande.

Este término de uso local parece no ser muy adecuado tanto desde el punto de vista etimológico ni del conceptual.

Posteriormente, Muller (1939) se refiere a esta vegetación como *Eastern Coastal Plain Scrub* (matorral de la planicie costera oriental), y menciona que esta comunidad vegetal es muy similar a la que se desarrolla en el altiplano desértico del norte de México (*desert plateau*). Pero marca ciertas diferencias: una mayor densidad y desarrollo de arbustos y árboles bajos; la mayor abundancia de gramíneas y herbáceas, la escasez o falta de algunas especies del Altiplano, como *Opuntia imbricata*, *Larrea divaricata*, *Dasyllirion texanum*, *Agave falcata*, *Fouquieria splendens* y otras, características del Desierto Chihuahuense. Destaca la presencia en la Planicie Costera Oriental de algunas especies características de este matorral como: *Cordia boissieri*, *Acacia rigidula* (*Acacia amentácea*), *Acacia wrightii*, *Acacia berlandieri*, *Yucca treculeana*, *Lippia macrostachya*, *Salvia ballotaeflora*, *Leucophyllum minus*, *Forestiera angustifolia*, *Prosopis chilense*, *Eysenhardtia polystachia*, *Opuntia lindheimeri*.

Hace notar que la planicie Costera Oriental del Norte de México está más relacionada florísticamente con la del Valle del Río Grande y con el "brush coun-

try", de la porción sur central de Texas que con el Desierto del Altiplano (*desert plateau*).

El mismo Muller, en otro trabajo (1947), se refiere a una comunidad vegetal que se desarrolla en la parte centro oriental de Coahuila, destacando que esta vegetación está mucho más relacionada con la que ocupa el sur de Texas y norte de Nuevo León y Tamaulipas, a la que denominó *Tamaulipan thorn shrub* (matorral espinoso tamaulipeco), mencionando algunas de sus especies más características: *Acacia rigidula* (*Acacia amentacea*), *Amyris texana*, *Leucophyllum frutescens*, *Cercidium floridum*, *Castela texana*, *Colubrina texensis*, *Porlieria angustifolia*, *Achaefferia angustifolia*, *Zanthoxylum fagara*.

En algunas áreas con suelos más profundos, con mayor disponibilidad de humedad, conocidas como "derramaderos", se desarrolla una comunidad vegetal exuberante, con árboles y arborescentes de los géneros *Prosopis*, *Celtis*, *Cercidium*, *Parkinsonia*, *Bumelia*, *Cercidium praecox* y ébano, *Pithecellobium ebano*, etc., dando la apariencia de un bosque bajo, al cual denominó *Tamaulipan thorn forest* (o bosque espinoso tamaulipeco), y que correspondería a los mezquites.

En una reunión efectuada en Reynosa, Tamaulipas (en noviembre de 2003) con investigadores del entonces Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática, la Universidad Autónoma de Tamaulipas y la Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco, en la cual participó el autor de esta obra, se decidió seguir empleando el término matorral espinoso tamaulipeco para las comunidades que se distribuyen en el noreste de Coahuila y norte de Nuevo León y Tamaulipas, en áreas de planicies y lomeríos bajos, con mayor precipitación pluvial y por su exposición a los vientos húmedos provenientes del Golfo de México.

Estas diferencias ambientales se reflejan en una comunidad vegetal caracterizada por el incremento de plantas espinosas, mayor abundancia de pastos (gramíneas) y una densidad y mayor desarrollo de arbustos. Asimismo, este matorral tamaulipeco es mucho más rico en especies, siendo algunas de las más características las siguientes:

Acacia rigidula
Acacia berlandieri
Leucophyllum frutescens
Porlieria angustifolia
Karwinskia humboldtiana
Prosopis glandulosa
Prosopis reptans var. *cinerascens*
Cordia boissieri
Schaefferia cuneifolia
Cercidium floridum
Lippia ligustrina
Parkinsonia aculeata
Castela tortuosa
Colubrina texensis
Zanthoxylum fagara

Otro grupo de especies, de amplia distribución en otros matorrales del norte de México, pero frecuentes en el matorral espinoso tamaulipeco, resultan ser las siguientes:

Celtis pallida
Opuntia lindheimeri
Opuntia leptocaulis
Opuntia imbricata
Condalia lycioides
Echinocereus cinerascens
Jatropha dioica
Koeberlinia spinosa
Agave lechuguilla
Microrhamnus ericoides
Lycium berlandieri
Eysenhardtia texana

Sophora secundiflora
Bernardia myricifolia
Condalia obovata
Sideroxylon lanuginosum
Diospyros texana
Forestiera angustifolia
Citharexylum berlandieri
Salvia ballotaeflora
Leucophyllum minus
Viguiera stenoloba
Yucca treculeana
Yucca filifera
Manfreda sp.

Hacia el área de Nuevo Laredo es posible encontrar individuos aislados de *Larrea tridentata* y *Flourensia cernua*.

Como se mencionó, los pastos (gramíneas) son abundantes, sobre todo después de las lluvias. Resaltan entre ellos:

Asistida purpurea
Bouteloua trifida
Andropogon scoparius
Andropogon saccharoides
Buchlœ dactyloides

La zona semiárida hidalguense

Ocupa parte de los estados de México, Hidalgo, Querétaro y sitios contiguos; se localiza en los valles intermontanos y las barrancas de los afluentes del río Pánuco. Debe su aridez a su posición a sotavento de la Sierra Madre Oriental. Las diferencias en la fisiografía han influido sobre la vegetación. La presencia de cursos de agua, aun aquéllos intermitentes en los barrancos, hace menos drásticas las

condiciones de la aridez, lo que por otro lado diversifica mucho los ambientes y, en consecuencia, las comunidades vegetales que se establecen en ellos.

La mayor condición de aridez se presenta en la región de los valles de Tolimán, Vizarrón y Cadereyta en Querétaro, en donde la "gobernadora" (*Larrea divaricata*), se asocia con el mezquite (*Prosopis laevigata*), el "abrojo" (*Opuntia imbricata*), el "granjeno" (*Celtis pallida*), la "tullidora" (*Karwinskia humboldtiana*), el "ocotillo" (*Fouquieria splendens*), algunos "huizaches" como (*Acacia farnesiana*) y "falso peyote" (*Lophophora diffusa*) para constituir un matorral alto espinoso.

Intercalados en el matorral espinoso se observan los cactus de ramificación múltiple, como el "candelabro" (*Stenocereus dumortieri*) y el "garambullo" (*Myrtillocactus geometrizans*).

Los valles de Actopan, Ixmiquilpan y Zimapán constituyen el llamado Valle del Mezquital, tan característico de la zona semiárida hidalguense. La fisiografía es muy variada en la parte baja de los valles, con suelos profundos de aluvión donde se establecen matorrales espinosos como mezquites, huizaches y los "uñas de gato", (*Mimosa* spp.), las palmas o izotes (*Yucca filifera*) aunque no son abundantes resultan frecuentes. Actualmente los mezquites tienden a ser reemplazados por una planta exótica, el "pirul" (*Schinus molle*).

En los cerros calizos se establecen unos matorrales de rosetófilos que recuerdan a los de más al norte, en donde la lechuguilla, *Agave lechuguilla*, el "espadín", *Agave striata* y la "guapilla", *Hechtia podantha*, son de los elementos más comunes. Las grandes "biznagas", *Echinocactus grandis*, son también elementos conspicuos del paisaje. Florísticamente estos matorrales son muy ricos.

En los terrenos de origen ígneo la vegetación dominante está constituida por matorrales de crasicaules, dominados por *Opuntia streptacantha* (nopal cardón) o por *Opuntia leucotricha* (nopal "duraznillo"), a menudo enriquecidos con grandes garambullos, *Myrtillocactus geometrizans* y *Stenocereus dumortieri*.

González-Medrano y Sánchez-Mejorada (1972) mencionan la presencia de un matorral crasicaule de *Stenocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* creciendo sobre suelos derivados de rocas basálticas, en la barranca de Mezquitlán (El Zoquital). Este matorral tiene dos estratos con arbustos, el mayor constituido

por los crasicales antes mencionados, los cuales alcanzan hasta 5 o 6 m de alto, y el otro formado por arbustos de 2 a 3 m de alto con especies principalmente espinosas.

El estrato arbustivo está representado por:

<i>Prosopis laevigata</i>	<i>Acacia tortuosa</i>
<i>Hesperothamnus ehrenbergii</i>	<i>Tephrosia tenella</i>
<i>Karwinskia mollis</i>	<i>Acacia farnesiana</i>
<i>Bursera fagaroides</i>	<i>Cassia wislizeni</i>
<i>Leucophyllum ambiguum</i>	<i>Calliandra oaxacana</i>
<i>Neopringlea integrifolia</i>	<i>Phyllanthus sp.</i>
<i>Croton rzedowskii</i>	<i>Dahlia sp.</i>
<i>Zaluzania augusta</i>	<i>Stevia pilosa</i>
<i>Artemisia mexicana</i>	<i>Acalypha langiana</i>
<i>Anisacanthus sp.</i>	<i>Dalea sp.</i>
<i>Celtis pallida</i>	<i>Tecoma stans</i>
<i>Cnidoscolus sp.</i>	<i>Calliandra biflora</i>
<i>Montanoa xanthiifolia</i>	

Los géneros de herbáceas comprenden *Talinum*, *Portulaca*, *Cardiospermum*, *Sanvitalia*, entre otros.

Las cactáceas más comunes, aparte de las ya citadas, son: *Opuntia imbricata*, *Opuntia pubescens*, *O. tomentosa*, *O. cantabrigiensis*, *O. hyptiacantha*, *O. streptacantha*, *O. robusta*, *Echinocereus ehrenbergii*, *Ferocactus histrix*, *Dolichothele longimamma*, *Mammillaria tetracantha*, *M. geminispina*, *M. wildii*, etcétera.

En la Cañada del Salitre, sobre suelos derivados de caliza, se desarrolla un matorral alto subinermé. La cañada se localiza entre dos cerros elevados cuyas calizas se encuentran colocadas casi verticalmente.

Estos matorrales son muy ricos florísticamente. Aunque aquí se les encuentra a lo largo de una cañada, su hábitat más común es sobre las estribaciones inferiores de las serranías, por lo que se denomina matorral submontano o de piedemonte.

Los arbustos y árboles bajos más comunes son:

Morkillia mexicana
Neopringlea integrifolia
Stachytarpheta acuminata
Polyaster boronoides
Burseramorelensis
Ipomoea wolcottiana
Senecio salignus
Justicia medranii

Tecoma stans
Perymenium subsquarrosum
Euphorbia antisiphilitica
Cassia wislizeni
Leucaena aff. glauca
Anisacanthus quadrifidus
Nisolia aff. frutescens
Arwinkia mollis

Sobre las rocas destacan:

Tillandsia mauryana
T. albida
Agave lechuguilla
A. striata

T. schiedeana
T. fasciculata
A. attenuata

Las cactáceas más comunes son:

Opuntia pubescens
O. cantabrigiensis
O. stenopetala
Selenicereus spinulosus
Cephalocereus selinis
Astrophytum ornatum

O. tomentosa
O. streptacantha
Stenocereus dumortieri
Stenocereus marginatus
Myrtillocactus geometrizans
Ferocactus glaucescens

Hiriart y González-Medrano (1983) estudiaron las comunidades vegetales de la Barranca de Tolantongo, Hidalgo, destacaron principalmente sus rasgos fitogeográficos, distinguieron siete tipos de vegetación o formaciones vegetales, y describieron su fisonomía, estructura, composición florística y sus relaciones fitogeográficas. Una estas comunidades vegetales es el matorral mediano inerte, con dos asociaciones, una dominado por *Flourensia resinosa* y otra por *Dalea doryc-*

nioides, intercalados en estos matorrales es posible encontrar algunos árboles bajos aislados de *Ipomoea wolcottiana*, *Juniperus flaccida* y *Casimiroa greggii*.

Los arbustos altos y árboles bajos son abundantes, entre los que destacan:

Acacia malacophylla

Bauhinia coulteri

Bernardia mexicana

Casimiroa pubescens

Colubrina ehrenbergii

Condalia mexicana

Decatropis bicolor

Gochnatia hypoleuca

Juniperus monosperma var. *gracilis*

Karwinskia mollis

Krugiodendron ferreum

Leucaena cuspidata

Coutaportla ghiesbreghtiana

Randia sp.

Senna wislizenii

Zanthoxylum affine

Un estrato con arbustos bajos intercalados con individuos de *Flourensia resinosa* comprende las siguientes especies:

Brickellia veronicifolia

Bouvardia multiflora

Brongniartia discolor

Calliandra eriophylla

Croton rzedowskii

Dalea dorycnioides

Echites coulteri

Eupatorium hostile

Mimosa biuncifera

Lippia graveolens

Opuntia sp.

Pithecellobium elachistophyllum

Salvia sp.

Sida sp.

Zexmenia lantanifolia

Una variante de este matorral, en la que *Dalea dorycnioides*, *Karwinskia mollis* y *Mimosa dapauperata* son los dominantes, alberga especies subfruticasas como:

Agave xylonacantha

Jatropha dioica

Loeselia scariosa

Helianthemum sp.

Gymnosperma glutinosum

Notholaena copelandii

Las cactáceas más frecuentes son *Coryphantha clava*, *Mamillaria schiedeana* y *Opuntia cantabrigiensis*. Las gramíneas están muy bien representadas destacan:

Aristida adscensinis

Eragrostis sp.

Lycurus phleoides

Bouteloua curtipendula

Erioneuron pulchellum

Matorral rosetófilo espinoso

El matorral rosetófilo espinoso es característico de los cerros calizos que se localizan dentro del Valle del Mezquital, y que geológicamente corresponden a calizas del Cretácico que forman parte de la Sierra Madre Oriental. La altura sobre el nivel del mar donde crecen estos matorrales es de unos 1 900 m, con una precipitación de 556 mm anuales y una temperatura media anual de 17.4 °C.

La comunidad está dominada por *Agave lecheguilla*, *A. striata*, *Flourensia resinosa* y *Machaonia coulteri*. Existe un grupo de arbustos cuyas alturas no rebasan los 2.5 m. Algunos de los más frecuentes son: *Berberis ilicina*, *Bouvardia ternifolia*, *Bursera schlechtendalii*, *Condalia mexicana*, *Citharexylum lycioides*, *C. oleinum*, *Dasyllirion acrotriche*, *Decatropis bicolor*, *Eysenhardtia polystachya*, *Flourensia resinosa*, *Forestiera angustifolia*, *Fouqueria campanulata*, *Fraxinus greggii*, *Gochnatia hypoleuca*, *Leucophyllum ambiguum*, *Machaonia coulteri*, *Mimosa biuncifera*, *Montanoa tomentosa*, *Mortonia hidalgensis*, *Salvia regla* y *Zantoxylum affine*.

El estrato con subarbustivas y herbáceas perennes está formado por *Agave lecheguilla*, *A. striata*, *Chrysactinia mexicana*, *Croton dioicus*, *C. ehrenbergii*, *Dalea dorycnoides*, *Dalea filiformis*, *Echinocactus ingens*, *Ephedra aspera*, *Eupatorium spinosarum*, *E. scordioides*, *Haplopappus venetus*, *Hechtia scariosa*, *Jatropha dioica*, *Koeberlinia spinosa*, *Lippia graveolens*, *Menodora helianthemoides*, *Parthenium incanum*, *Pithecellobium revolutum*, *Opuntia microdasys*, *O. stenopetala*, *Rhus microphylla* y *Salvia coulteri*.

La zona semiárida poblano-oaxaqueña

La zona semiárida poblano-oaxaqueña ocupa parte del este, sureste y sur del estado de Puebla, así como parte del noroeste del de Oaxaca. A diferencia de las regiones antes reseñadas, en ésta los elementos arbustivos y arborescentes son, sobre todo, caducifolios; las formas de vida crasicaules y con escasa ramificación o sin ramificar son más frecuentes; en las barrancas más o menos profundas que rodean el Valle de Tehuacán son comunes las “tetecheras”, comunidades vegetales dominadas por *Neobuxbaumia tetetzo*, cacto sin ramificar conocido localmente como “tetecho”, endémico de la región de Tehuacán y alrededores. Resalta por sus tallos ensanchados hacia la base, y su roseta terminal de hojas, es la “palma culona” o “soyate” *Beaucarnea gracilis*, aunque el término “soyate” es empleado en otras partes de la república para referirse a otras especies del género. Abundan los copales (*Bursera* spp.) y la “palma de micheros” (*Brahea dulcis*), en particular hacia la parte de la Sierra Mixteca, de gran interés económico por su uso para la elaboración de sombreros. Muchos de los copales de esta región casi coinciden con la pérdida del follaje y el desprendimiento de la corteza papirácea de su tronco. Estas tetecheras, o matorrales altos de crasicaules espinosos son ricas florísticamente. Algunas de las especies más importantes en esta comunidad son, según Osorio *et al.* (1996):

<i>Mimosa luisana</i>	<i>Agave karwinskii</i>
<i>Agave marmorata</i>	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>
<i>Bursera aloexylon</i>	<i>Cordia curassavica</i>
<i>Fouquieria formosa</i>	<i>Calliandra eriophylla</i>
<i>Ipomoea arborescens</i>	<i>Caesalpinia melanadenia</i>
<i>Ferocactus flavovirens</i>	<i>Karwinskia humboldtiana</i>
<i>Castela tortuosa</i>	<i>Acacia coulteri</i>
<i>Iresine calea</i>	<i>Coryphantha pallida</i>
<i>Malpighia mexicana</i>	<i>Bursera fagaroides</i>
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	<i>Ferocactus recurvus</i>
<i>Myrtillocactus geometrizans</i> var. <i>grandiaerolatus</i>	

Los mismos autores mencionan las especies de plantas del matorral espinoso con espinas terminales presentes en la zona de Zapotitlan de las Salinas, Puebla, destacan las siguientes:

Mimosa luisana

Agave karwinski

Caesalpinia melanadenia

Bursera aloexylon

Opuntia filifera

Karwinskia humboldtiana

Cnidoscolus tehuacanensis

Agave marmorata

Cordia curassavica

Mammillaria carnea

Cercidium praecox

Ipomoea arborescens

Ferocactus flavovirens

Fouquieria formosa

Castela tortuosa

Abundan las plantas que al contacto causan dermatitis, como los "cuajjotes" (*Pseudosmodium perniciosum*, *P. andrieuxii*), los "tetlates" (*Comocladia* sp.) y la "tetlatilla blanca" (*Actinocheitia potentillifolia*).

Plantas útiles e impacto humano en las zonas áridas y semiáridas de México

Se estima que de las tierras emergidas del mundo, 43% corresponde a zonas áridas y semiáridas. En el continente americano estos desiertos ocupan extensas superficies. En América del Norte se calcula que un tercio de su superficie puede considerarse como árido o semiárido. Usando diferentes criterios, en especial la cantidad total de precipitación de la lluvia expresada en mm y algunos indicadores socioeconómicos, la Comisión Nacional de las Zonas Áridas (CONAZA 1994) considera que México tiene alrededor de 41% de zonas áridas y semiáridas, en donde vive cerca del 18% de la población nacional.

Estas regiones, lejos de ser homogéneas, son lo bastante diferentes como para que podamos hacer una regionalización natural. En ella se distinguiría la zona árida localizada en las partes bajas de los estados de Sonora y las dos Baja Californias, extendiéndose a los Estados Unidos de América; esta región se conoce como Desierto Sonorense. La otra región de aridez se presenta en la Altiplanicie Mexicana, en parte de los estados de San Luis Potosí, Zacatecas, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Durango y Chihuahua; conocida como Desierto Chihuahuense, la cual también se extiende hasta los EE.UU.

Existen otras regiones de aridez variable, como la localizada al noroeste de Tamaulipas, norte de Nuevo León y noreste de Coahuila, conocida como Zona

Semiárida Tamaulipeca, otra situada al centro de México, es la zona semiárida de los valles localizados a sotavento de la Sierra Madre Oriental, en parte de los estados de Querétaro e Hidalgo, conocida como Zona Semiárida Hidalguense. Por último, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en parte de los estados de Puebla y Oaxaca, se localiza la Zona Semiárida Poblano-Oaxaqueña.

Estas regiones han estado ocupadas desde tiempos antiguos por diferentes grupos étnicos, nómadas o seminómadas, algunos en particular al norte, o bien sedentarios al centro y sur. De una u otra manera han satisfecho sus necesidades con los recursos naturales que las diferentes regiones les han brindado.

Por tradición la población rural, sobre todo la indígena, ha tenido siempre un conocimiento muy vasto de los recursos naturales que les rodean, en especial las plantas. Aunque en algunas regiones, debido a un proceso de transculturación se ha perdido parte de ese conocimiento, todavía queda una gran cantidad de información, que poco a poco se ha recuperado.

Muchas comunidades rurales asentadas en zonas áridas y semiáridas han cambiado en forma gradual su economía y muchas de sus necesidades son satisfechas desde el exterior de su ambiente. Sin embargo, todavía dependen en gran medida de los recursos vegetales espontáneos para su economía, ya sea de modo directo o indirecto, por medio de la explotación de la fauna silvestre o de aquella bajo domesticación.

La humanidad, de una manera directa o indirecta, ha tenido una influencia notoria sobre el ambiente de las zonas áridas y semiáridas. Esto se refleja en la modificación de las comunidades bióticas por las actividades agrícolas, pecuarias y por la extracción de plantas.

En el suroeste de Tamaulipas y zonas adyacentes de San Luis Potosí y Nuevo León, las actividades agrícolas han logrado que desaparezca casi toda la vegetación natural. Después de esta remoción y el cultivo de maíz o frijol, el cual generalmente resulta infructuoso, los terrenos se abandonan y prontamente son invadidos por la "gobernadora", *Larrea divaricata*, constituyéndose comunidades vegetales en las cuales la dominancia de esta especie es absoluta.

En la misma región, el libre pastoreo, principalmente con ganado caprino, afecta notoriamente la comunidad vegetal original, favoreciendo el desarrollo

y la dominancia de plantas de rápido crecimiento y que prontamente aumentan sus densidades, pues se ven favorecidas por la disminución de la competencia de plantas que son más buscadas o más palatables para el ganado, como: *Larrea divaricata*, *Opuntia imbricata*, *Opuntia tunicata*, *Flourensia cernua*, *Flourensia laurifolia*, *Karwinskia humboldtiana*, *Jatropha dioica*, *Zaluzania angusta*, *Koeberlinia spinosa*, etcétera. En otras zonas, la modificación de las comunidades vegetales, por la intensa recolección de plantas para diferentes usos, afecta de una manera notoria las densidades de las poblaciones de las mismas. Sin embargo, en algunas partes del Desierto Chihuahuense, en las cuales tradicionalmente se llevaba a cabo la explotación de "lechuguilla" (*Agave lechuguilla*), "candelilla" (*Euphorbia antisiphilitica*), "guayule" (*Parthenium argentatum*), "palma samandoca" o "palma barreta" (*Yucca carnerosa*) y otras, se ha notado una recuperación de las poblaciones de estas especies, debido a que dicha región, como otras del país, se ha significado por el éxodo de la gente joven y madura que realizaba esta labor. Posiblemente ésto sucede en otras partes del país, en las cuales es significativa la emigración de este sector de la población.

RECURSOS VEGETALES SILVESTRES EN ZONAS ÁRIDAS

Uno de los recursos naturales más íntimamente ligados a las comunidades humanas del medio rural son los vegetales; las zonas áridas del país abarcan una superficie de 806 663.44 km², o sea, 41% de la superficie total del país.

La enorme diversidad de las condiciones ambientales de las zonas áridas de México, más la riqueza genética de las plantas, se refleja en una gran variedad de las formas de vida o formas de crecimiento de las plantas.

Las sustancias que producen las plantas del desierto, y que tienen cierto interés económico, varían desde gomas, resinas, látex, almidón, granos y proteínas, ácidos grasos, hasta compuestos secundarios del metabolismo, algunos con posibilidades de uso en la farmacopea, entre otras industrias. Estas sustancias se concentran en los frutos y semillas o en tallos, raíces, rizomas o bulbos.

Los habitantes de las zonas áridas de México, en particular los del norte, han explotado de una manera preferente un grupo reducido de especies dentro de las muchas que de manera real o potencial pueden usarse. Su interés se ha centrado en plantas como candelilla (*Euphorbia antisyphilitica*) para obtener cera; guayule (*Parthenium argentata*) para obtener hule; lechuguilla (*Agave lechuguilla*) para obtener fibra para cordelería; pita o palma (*Yucca filifera*) para usarla como cerca y para obtener flores y frutos comestibles; palma zamandoque (*Yucca carnerosana*) para obtener fibra y también flores comestibles; zamandoque (*Hesperaloe funifera*) para fibra; mezquite (*Prosopis laevigata* y *Prosopis juliflora*) para usar las vainas y el follaje como forraje, y la madera para construcción y combustible.

De manera tradicional, la utilización de los recursos vegetales de las zonas áridas de México se ha restringido a la explotación sostenida de un grupo muy reducido de plantas silvestres, destacando entre ellas:

Candelilla	<i>Euphorbia antisyphilitica</i>
Guayule	<i>Parthenium argentatum</i>
Lechuguilla	<i>Agave lechuguilla</i>
Pita	<i>Yucca filifera</i>
Mezquite	<i>Prosopis</i> spp.
Costilla de vaca	<i>Atriplex canescens</i>
Jojoba	<i>Simmondsia chinensis</i>
Pinos piñoneros	<i>Pinus cembroides</i> , <i>P. nelsonii</i> , <i>P. pinceana</i>
Garambullo	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>
Cardón	<i>Pachycereus pringlei</i>
Pitaya	<i>Stenocereus griseus</i>
Mezcal	<i>Agave</i> spp.
Bacanora	<i>Agave pacífica</i>
Sotol	<i>Dasylirion leiophyllum</i>
Cañagría	<i>Rumex hymenosepalus</i>
Orégano	<i>Lippia palmeri</i> y <i>L. graveolens</i>
Zamandoca	<i>Hesperaloe funifera</i>

La explotación de algunos de estos recursos naturales se ha hecho en forma tan intensiva que las poblaciones naturales se han abatido considerablemente, como en el caso del guayule en las primeras etapas de su explotación.

Por su amplia distribución, la gran diversidad de ambientes de zonas áridas en el país alberga un gran número de plantas con utilidad real o potencial, las cuales, previa evaluación, podrían significar una posibilidad de ingresos económicos para los pobladores, o bien la satisfacción de algunas necesidades. Sin embargo, la realidad es que menos de 2 % de ellas son utilizadas en nuestro país de manera sistemática. Muchas son fuente de diferentes productos, como gomas, resinas, alimentos, medicinas, forrajes, para construcción, ornamentales, etcétera.

La riqueza florística de las comunidades vegetales de México es bien conocida. Según cálculos conservadores, las zonas áridas del país albergan unas 6 000 especies, de las cuales 50 % está restringido al país, es decir, son endémicas.

Muchas comunidades rurales asentadas en zonas áridas y semiáridas han cambiado en forma gradual su economía y buena parte de sus necesidades es satisfecha desde el exterior. No obstante, todavía dependen en gran medida de los recursos espontáneos, ya sea en forma directa o indirecta, mediante la explotación de la flora y la fauna silvestres. Sus necesidades varían desde forraje para el ganado, leña para combustible, madera para construcción, plantas para comida y bebida, para usos industriales como curtientes, colorantes, plantas con propiedades medicinales para ellos y sus animales domésticos, productoras de néctar, y hasta plantas fijadoras y formadoras de suelo.

NIVELES DE APROVECHAMIENTO

Las plantas de los desiertos proveen a los pobladores de diversos productos, los que aprovechan en formas diferentes:

- a) Recolección y uso directo (comestibles, forrajeras, ornamentales).
- b) Recolección y una incipiente transformación para su uso (productoras de fibras, las cuales son talladas directamente o previo remojo en agua acidulada

y empleadas así o a veces teñidas). Otras plantas como las utilizadas para construcción o para artesanías, reciben un tratamiento previo.

- c) Recolección y un tratamiento que requiere de una mayor cantidad de trabajo como el procesado del “cerote” de la cera de candelilla, la elaboración de cestería, sombrerería o jarcería.
- d) Por último, aquéllas en las que se presupone un proceso más elaborado, que llega a la industrialización del producto, como en el caso de la “jojoba” para explotar el aceite, el champú, el hule del “guayule”, o los productos esteroides de los frutos y semillas de *Yucca* spp. y *Agave* spp.

Con respecto a la porción sudeste del Desierto Chihuahuense, en parte de Tamaulipas y zonas adyacentes de Nuevo León y San Luis Potosí, se logró la información sobre la utilización real o potencial de las plantas con diferentes usos (Hernández y González Medrano, 1984) tales como:

Plantas medicinales. Quizás éste sea el renglón que más número de plantas registró (cerca de 245); se identificaron los siguientes usos:

- Vermífugas (10), como las flores de estafiate (*Artemisia mexicana*), o la corteza del chaparro amargoso o bizbirinda (*Castela tortuosa*)
- Febrífugas (15), como el tallo del guayacán (*Porlieria angustifolia*)
- Emenagogos (8), como la corteza y hojas del “chile pájaro” (*Citharexylum brachyanthum*) o las hojas del “orégano” (*Lippia alba* o *L. graveolens*)
- Laxantes (7), como las semillas y raíces de (*Croton dioicus*) el fruto de la “perilla” (*Chiococca alba*)
- Tónicas (17), como las hojas y ramas de la “damiana” (*Turnera diffusa*) y la corteza y ramas del “pinacatillo” (*Ptelea trifoliata*)
- Analgésicas (3), como la corteza de la “gavia” (*Acacia rigidula*) o las inflorescencias de “manrubio” (*Marrubium vulgare*)
- Diuréticas (17), como las hojas y raíces de la “hierba de San Pedro” (*Tecoma stans*), el tallo de la “vara dulce” (*Eysenhardtia polystachya*)
- Enfermedades venéreas (20), como la resina del “cuajote colorado” (*Bursera fagaroides*), el látex y corteza del “sangregrado” (*Jatropha spathulata*)

- Astringentes (20), como el tallo y las hojas del "guamúchil" (*Pithecellobium dulce*) y el fruto del "granjeno" (*Celtis pallida*)

Otras mostraron diferentes propiedades, que variaron desde las usadas contra enfermedades de la piel, afecciones pectorales y cardiovasculares, estreñimiento, pasando por sedantes, antirreumáticas, estimulantes, anestésicas, cicatrizantes, vomitivas, abortivas, e inclusive afrodisíacas.

Asimismo, se utilizaron desde las más conocidas, como el "estafiate" (*Artemisia mexicana*), hasta algunas restringidas al ámbito local, como la "pata de vaca" (*Cercis canadensis*).

Algunas de las Asteraceae, como *Chrysactinia mexicana*, tuvieron un amplio uso, pues lo mismo servía como febrífugas que como diuréticas, para el reumatismo y como afrodisíacas.

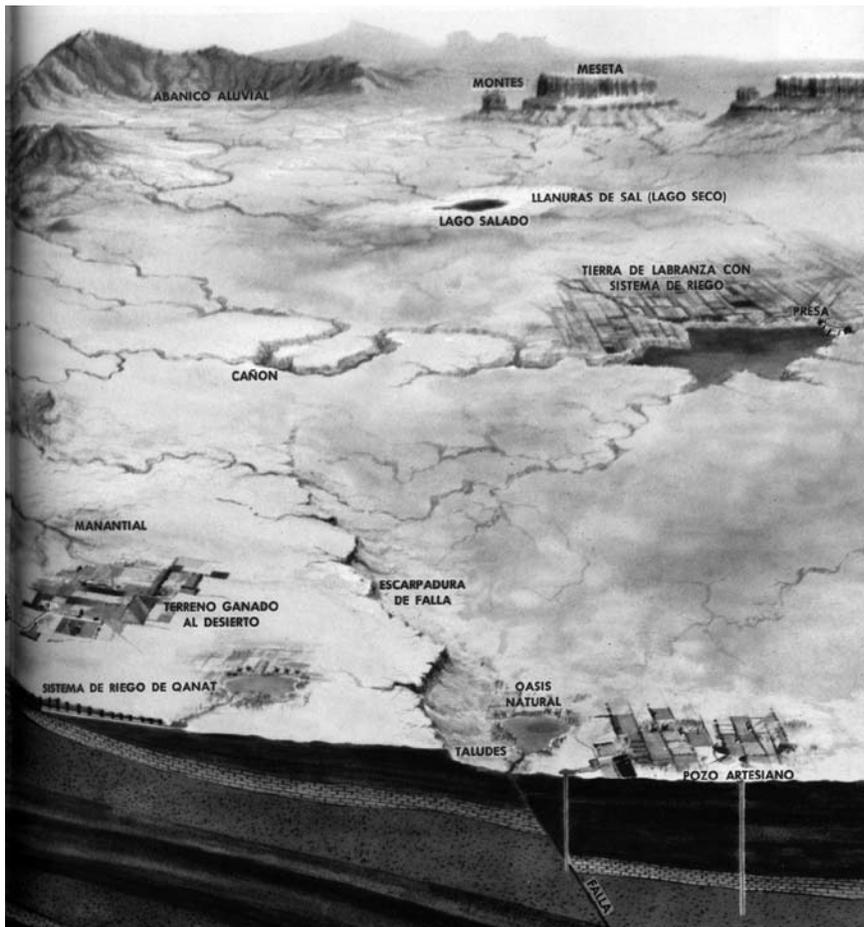
Un grupo por demás interesante fue el de los comestibles de las que se se aprovechan el fruto, las flores y las semillas. Algunas son de interés, por su elevada proporción de proteínas, como en la "calabacilla loca" (*Cucurbita foetidissima*); su alto contenido de azúcares, como en el mezquite (*Prosopis* spp.) y en algunos cactus, como la "pitaya" (*Stenocereus griseus*) y otros. Una planta de amplia distribución, *Larrea divaricata*, la conocida "gobernadora", es muy usada en la medicina popular regional como antirreumática, para baños de pies, para curar golpes contusos, llagas, como diurético, para disolver cálculos biliares y otros padecimientos. En algunos poblados y rancherías las ramas de "la gobernadora" se usan como desodorantes en los mingitorios.

IMPACTO HUMANO SOBRE LA VEGETACIÓN DEL DESIERTO

Se sabe que la vegetación del desierto está continuamente expuesta al impacto total de las condiciones ambientales drásticas y extremas, además del papel de las poblaciones humanas como factor ecológico, que desde su llegada o advenimiento a la biosfera han jugado un papel relevante en el cambio ambiental.

Los resultados son obvios: debido al continuo incremento de las poblaciones en las zonas áridas y semiáridas se observan cambios de gran alcance en la

Figura 6.1. En este panorama imaginario se muestra la topografía típica de un desierto y los artificios del hombre para hacerlo productivo



vida vegetal. Dado el precario balance entre los componentes de los ecosistemas del desierto, la huella humana se refleja en cambios dramáticos en la vegetación, resultado del impacto directo de la acción humana sobre ésta o sobre el medio ambiente físico, el cual la afecta de manera inevitable. Como

una consecuencia de la fragilidad de los ecosistemas desérticos, los cambios a veces son irreversibles.

El efecto puede ser directo sobre la cobertura de la vegetación, o indirecto, mediante la influencia sobre los otros componentes del ecosistema.

Efectos directos

Las actividades humanas afectan la cobertura vegetal de manera directa, por lo que traen como consecuencia un deterioro de la vegetación del desierto, que incluye: corte o desenraizamiento de las perennes para usarlas como combustible, sobrepastoreo, recolecta intensiva de plantas medicinales, comestibles, ornamentales, remoción de plantas durante la construcción de caminos y cañerías, entre otras.

En el caso del corte o desenraizamiento de las especies leñosas para combustible cabe mencionar que la biomasa leñosa (incluyendo las raíces principales) de las zonas áridas es de cerca de 700 a 800 kg de materia seca por hectárea. El consumo mínimo diario de leña es de 1 kg de materia seca. De ocho a doce millones de personas dependen de este tipo de combustible, por lo que podemos concluir que cada año se destruyen cerca de dos millones de estepas leñosas (Le Houérou, 1974).

La degradación de la vegetación natural debida a sobrepastoreo es notoria en casi todos los desiertos del mundo, pues se traducen en:

- a. Cambios en la condición (estado de salud del pastizal)
- b. Incremento de las especies menos deseables y las indeseables o invasoras
- c. Desaparición de las especies más deseables
- d. Baja de la biodiversidad
- e. Modificación de la cobertura
- f. Compactación del suelo
- g. Modificación del drenaje
- h. Formación de un pavimento de erosión
- i. Explotación de material vegetal espontáneo
- j. Uso de las plantas del desierto para construcción

Efectos indirectos

En particular, en las zonas áridas las características del suelo juegan un papel importante en la distribución y el crecimiento de las plantas. Los cambios de la vegetación por la influencia edáfica son de dos tipos:

- a. Sucesionalmente progresivos, es decir, la acumulación de materiales suaves y la construcción gradual de sedimentos superficiales elevados favorecen el desarrollo de ciertas plantas por la creación de un nuevo hábitat.
- b. Los cambios retrogresivos son causados por la destrucción de sedimentos superficiales, los cuales son seguidos por procesos erosivos.

Las actividades humanas, por medio de sus efectos sobre los componentes físicos del frágil ecosistema desértico, contribuyen al rompimiento del equilibrio natural entre los componentes del ecosistema. Esto se manifiesta en cambios retrogresivos de la vegetación, cambios que, por lo regular, se reflejan en un mayor xerofitismo.

Introducción de la agricultura de riego

Si bien es cierto que esta práctica crea nuevos ambientes más favorables para numerosas plantas, a veces genera consecuencias negativas, como salinización y anegamientos.

Otros factores que podrían causar procesos de degradación del suelo en zonas áridas y semiáridas serían:

- a. Búsqueda de una productividad intensiva, sin considerar las condiciones de aridez prevalecientes, que son factores limitantes incontrolables.
- b. El uso extravagante de agua para irrigación y la ausencia de técnicas adecuadas.
- c. Falta de un drenaje adecuado, lo que trae consigo procesos de lixiviación.

DESERTIFICACIÓN Y DESERTIZACIÓN EN MÉXICO

El término desertificación fue acuñado por la Asamblea General de las Naciones Unidas (ONU), la cual le adjudicó el siguiente significado: “La disminución o la destrucción del potencial biológico de la tierra que puede desembocar en definitiva en condiciones de tipo desértico. Constituye un aspecto del deterioro generalizado de los ecosistemas y ha reducido o liquidado el potencial biológico, es decir, la producción vegetal y animal, con múltiples fines”. Por su parte, la desertización “se refiere al acrecentamiento de los desiertos por causas ‘naturales’, principalmente cambios climáticos a muy largo plazo”. A todo esto, Medellín (1978) agrega que hay que hacer hincapié en que la desertificación es principalmente incrementada por actividades humanas.

Causas de la desertificación

Las causas de la desertificación son objeto de polémicas encontradas. Por ahora, sólo se señalaron desde el punto de vista de dos trabajos que se consideran representativos. En el primero, la Conferencia de Naciones Unidas sobre la Desertificación. Visión de conjunto (1977), establece textualmente las siguientes causas:

1. Los cambios climáticos
2. Los cambios climáticos inducidos por el hombre
3. Fluctuaciones climáticas
4. La sensibilidad y fragilidad de ecosistemas de tierras secas
5. Presiones externas de mercados comerciales, las expectativas de los usuarios y el crecimiento de la población que con frecuencia se asocian a la introducción de tecnología inadecuada
6. Cambios tecnológicos que tienen una alta demanda en los limitados recursos naturales
7. Uso inadecuado del suelo
8. Cambios menores en los ecosistemas que pueden conducir a niveles críticos en los que la recuperación natural no se puede desarrollar

9. Perturbaciones severas y repentinas debido a la actividad humana
10. La interacción entre el hombre y un ambiente difícil y cambiante

En el segundo trabajo, *La desertificación en México* (Medellín, 1978), identifica las principales causas de la desertificación como:

1. El uso inadecuado de la tecnología
2. La inadecuada tenencia de la tierra
3. Los asentamientos humanos sobre terrenos fértiles
4. La transferencia asimétrica de recursos
5. El deterioro de determinadas zonas por tipos sofisticados de entretenimiento y diversión.

Epílogo

Como se ha puesto de manifiesto, las zonas áridas y semiáridas de nuestro país ocupan un poco más de la mitad del territorio nacional. Se estima que albergan unas 6 mil especies vegetales, de las cuales, un poco más del 50 % son endémicas, es decir, restringidas a nuestra nación. Todas estas plantas constituyen comunidades muy diversas, algunas muy singulares, con una gran diversidad en sus formas de vida, clara expresión de sus estrategias adaptativas para un ambiente tan selectivo, y muchas de ellas con una utilidad real o potencial. Todo esto se conjuga para constituir un verdadero laboratorio viviente.

El autor de esta obra espera que el esfuerzo y el tiempo empleados para conseguir e integrar la información vertida en esta obra logre despertar el interés de los jóvenes, pero sobre todo de los funcionarios del sector que están en los niveles de toma de decisiones, por conocer más acerca de los procesos e interacciones de los seres vivos que pueblan estos ambientes tan interesantes y peculiares, pero sobre todo favorecer su conservación.

Al respecto, Platón (427–347 a. C.) ya alertaba acerca de este problema: “El suelo se fue desprendiendo sin cesar de las regiones montañosas... continúa deslizándose hasta desaparecer en el mar... se ha consumido toda la tierra fértil y blanda y únicamente subsiste la estructura desnuda de la tierra... lo que aho-

ra son montañas fueron elevadas colinas recubiertas de suelo; las pedregosas llanuras de hoy estaban repletas de rico suelo y las montañas estaban pobladas de densos bosques. Las lluvias anuales no se perdían, como en la actualidad, al resbalar al mar por la superficie descarnada, sino que en toda su abundancia, eran recibidas por el país en su seno, donde las almacenaba en su arcilla impermeable y podía evacuar las aguas sobrantes de las alturas a los valles en forma de manantiales y ríos de abundante caudal y amplia distribución territorial.”

Bibliografía

- Adamson, R. S. 1939. The classification of life-forms of plants. *Botanical Review* 5: 546-561.
- Aubreville, A. 1962. Clasificación de las principales formaciones vegetales de México. En: *Temas fitogeográficos*. Ediciones del Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México. Pp. 35-66.
- Axelrod, D. I., 1950. *The evolution of desert vegetation in western North America*. Carnegie Institute Washington Publishing 590, EE.UU. Pp. 215-306.
- . 1958. Evolution of the Madro-Tertiary Geoflora. *Botanical Review* 24: 433-509.
- . 1967. Drought, diastrophism and quantum evolution. *Evolution* 21: 201-209.
- . 1972. Edaphic aridity as a factor in angiosperm evolution. *American Naturalist* 106: 311-320.
- . 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Annals Missouri Botanical Garden* 62(2): 280-334.
- . 1978. Origin of coastal sage vegetation, Alta and Baja California. *American Journal of Botany* 65: 117-1131.
- Baker, H. G. 1955. Self compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution* 9 (3): 347-348.

- Barbour, M. G. 1969. Age and space distribution of the desert shrub *Larrea divaricata*. *Ecology* 50: 679-685.
- Beard, J. S. 1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology* 25: 127-158.
- . 1955. The classification of tropical american vegetation types. *Ecology* 36: 89-100.
- Brand, D. D., 1937. The natural landscape of northwestern Chihuahua. *University of New Mexico Bulletin, Geological Series* 5: 2 (todo el número 316).
- Bravo, H. 1936. Observaciones florísticas y geobotánicas en el Valle de Actopan. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México* 7: 169-233.
- . 1937. Observaciones florísticas y geobotánicas en el Valle del Mezquital. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México* 8: 3-82.
- Brown, G. W., Jr. (ed.). 1968. *Desert biology*. Vol 1. Academic Press, New York.
- Bryan, K. 1948. Los suelos complejos y fósiles de la Altiplanicie de México en relación a los cambios climáticos. *Boletín de la Sociedad Geológica de México* 13: 1-20.
- Buller, R. E., E. Hernández X. y M. H. González. 1960. Grassland and livestock regions of Mexico. *Journal Range Management* 13: 1-6.
- Cain, S. A. 1950. Life forms and phytoclimates. *Botanical Review* 16: 1-32.
- Childs, S. y D. W. Goodall. 1973. Seeds reserves of desert soils. *US/IBP Desert Biome Research Memorandum* 73-75.
- Cloudsley-Thompson, J. L. 1979. *El hombre y la biología de zonas áridas*. Blume Ecología, Barcelona. 255 pp.
- Clover, E. U. 1937. Vegetational survey of the Lower Rio Grande Valley, Texas. *Madroño* 4:41-66, 77-100.
- Comisión Nacional de las Zonas Áridas (CONAZA). 1994. Mezquite (*Prosopis* spp.). Cultivo alternativo para las zonas áridas y semiáridas de México. CONAZA, Instituto Nacional de Ecología, México. 30 pp.
- Contreras-Arias, A. 1955. Definición de las zonas áridas y su delimitación en la República Mexicana. En: E. Beltrán (ed.). *Problemas de las zonas áridas de México*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México. Pp. 3-40.
- Cooper, W. S. 1923. The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska: II. The present vegetation cycle. *Ecology* 4: 223-246.

- Dice, L. R. 1943. *The biotic provinces of North America*. University of Michigan Press. Ann Arbor, EUA. 78 pp.
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 1970. Decreto por el que se crea la Comisión Nacional de las Zonas Áridas, como institución promotora del desarrollo de las zonas áridas del país. Secretaría de Gobernación, México. 5 de diciembre.
- Drude, O. 1887. *Atlas der Pflanzenverbreitung. Berghaus' Physikalischer Atlas, Abteilung V*, Gotha, Justus Perthes.
- Ehleringer, J. 1980. Leaf morphology and reflectance in relation to water and temperature stress. En: N. C. Turner y P. J. Kramer (eds.). *Adaptations of plants to water and temperature stress*. Eiley-Interscience, New York, EUA. Pp. 295-308.
- . 1983. Ecophysiology of *Amaranthus palmeri*, a Sonoran desert summer annual. *Oecologia* 57:107-112.
- Ehleringer, J. R. e I. N. Forseth. 1980. Solar tracking by plants. *Science* 210:1094-1098.
- Ehleringer J. R. y H. A. Mooney. 1983. Photosynthesis and productivity of desert and Mediterranean climate plants. En: *Encyclopedia of plant physiology*. Springer-Verlag, New York, EUA. Vol 12D. Pp. 205-231.
- Emiliani, C. 1966. Paleotemperature analysis of Caribbean cores P-6-304-8 and P-6-304-9 and a generalized temperature curve for the past 425, 000 years. *Journal Geology* 74: 109-124.
- Epling, C. y H. Lewis. 1947. The centers of distribution of the chaparral and coastal sage association. *American Midland Naturalist* 18: 393-462.
- Ezcurra, E. (ed.). 2006. *Global Deserts Outlook*. United Nations Environment Programme (UNEP), Kenia.
- Fairbridge, R. W. 1982. Historia del clima de la Tierra. En: V. V. Belousov, E. Bullen, G.W. Cameron, H. Colbert, F. Chieppi, J. F. Dewey, W. R. Dickinson, S. E. Dwornik, A. E. J. Engel, R. W. Fairbridge, M. F. Glaessner, G. A. Gross, X. Le Pichon, P. T. Molton, S. Fairweather y P. G. (eds.). State of environment indicators of 'river health': exploring the metaphor. *Freshwater Biology* 41:211-220.
- Felger, R. S. 2000. *Flora of the Grand Desierto and Rio Colorado of Northwestern Sonora*. University of Arizona Press, EE.UU.

- Felger, R. S. 1977. Mesquite in Indian Cultures of Southwestern North America. En: B. Simpson (ed.). *Mesquite: its biology in two desert scrub ecosystems*. Dowden, Hutchinson, and Ross. Stroudsburg, Pennsylvania. Pp. 150-176.
- Felger, R. S. y B. Broyles (eds.). 2007. *Dry Borders: Great Natural Reserves of the Sonora Desert*. The University of Utah Press, Salt Lake City, EE.UU.
- Fisher J. y A. Turner. 1978. Plant productivity in the arid and semi-arid zones. *Annual Review of Plant Physiology* 29:227-317.
- Fitter, A. H. 1981. *Environmental Physiology of Plants*. *Bulletin Department of Biology*, University of York, Gran Bretaña.
- Flores, M. G., J. Jiménez, X. Madrigal, F. Moncayo y F. Takaki 1971. *Memoria del mapa de tipos de vegetación de la República Mexicana*. Secretaría de Recursos Hidráulicos, México. 59 pp.
- García, E., 1965. *Distribución de la precipitación en la República Mexicana*. Publicaciones del Instituto de Geografía, México. Pp. 173-191.
- . 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Segunda edición. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía, México. 246 pp.
- . C. Soto y F. Miranda. 1960. Larrea y clima. *Anales del Instituto de Biología Mexico* 31: 133-171.
- Gentry, H. S. 1957. *Los pastizales de Durango*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México. 361 pp.
- Gentry, H.S. 1958. The natural history of jojoba (*Simmondsia chinensis*) and its cultural aspects. *Economic Botany* 12: 261-295.
- Goldman, E. A. y R. T. More. 1945. The biotic provinces of Mexico. *Journal Mammalogist* 26: 347-360.
- Gómez, G. A. 1973. *Ecología del pastizal de Bouteloua chasei*. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México. 90 pp.
- Gómez-Pompa, A. 1965. La vegetación de México. *Boletín Sociedad Botánica de México* 29: 76-120.
- González-Medrano, F. 1972a. La vegetación del noreste de Tamaulipas. *Anales del Instituto de Biología México Serie Botánica* 43: 11-50.

- González-Medrano, F. y Sánchez-Mejorada H. 1972. Excursión a la Barranca de Meztitlán, Hidalgo. En: *Guías botánicas de excursiones en México*. Sociedad Botánica de México. Pp. 63-68.
- Goodall, G. W. y S. J. Morgan. 1974. Seed reserve in desert soil. Final Report. US/IBP Desert Biome Research Memo RM, Utah State University. Pp. 16-74.
- Grande, L. R. 1967. Morfología y génesis de suelos yesíferos de Matehuala, S.L.P. Tesis, Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México.
- Grisebach, A. 1872. *Die Vegetation der Erde nach Ihrer Klimatischen Anordnung*. W. Engelmann, Leipzig.
- Guzmán, E. y , Z. de Cserna. 1963. Tectonic history of Mexico. *American Association Petroleum Geologist Memories* 2: 113-129.
- Heine, K., 1973. Variaciones más importantes del clima durante los últimos 40,000 años. *Comunicaciones del Proyecto Puebla Tlaxcala* 7: 51-58.
- Hernández, S. L. y F. González-Medrano, 1984. La importancia de las plantas útiles de Tamaulipas. Revista "Tamaholipa", Órgano de Difusión de la Cultura del Gobierno del estado de Tamaulipas 1(1): 1-29.
- Hernández, X. E. 1953. Zonas fitogeográficas del noreste de México. *Memorias del Congreso Científico Mexicano* 6: 357-361.
- . 1964. Los pastos y pastizales. En: *Las zonas áridas del centro y noreste de México*, Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, D. F. Pp. 97-133.
- Hiriart Valencia P. y González-Medrano F. 1983. Vegetación y fitogeografía de la Barranca de Tolantongo, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología* 54, Serie Botánica (número único): 29-96.
- Howell, J. T. 1957a. The California flora and its province. En: *Leaflet Western Botany* 8: 133-138.
- . 1957b. The California flora province and its endemic genera *Leaflet Western Botany* 8: 138-141.
- Hubbs, C. L. y C. I. Roder. 1971. Oceanography and marine life along the Pacific Coast of Middle America. *Handbook of Middle American Indians*. Vol. 1: 143-186. University of Texas Press, EE.UU.
- Hult, R. 1881. Försök till analytisk behandling af växtformationerna. *Meddn Soc. Fauna Flora fenn.* 8: 1-155.

- Humboldt, A. V. 1806. Ueber die urvölker von Amerika, und die Denkmähler welche von inhen übrig geblieben sind, Vorgelesen in der Philomathischen Gesellschaft. En: F. N. Biester (ed.). *Neue Berlinische Monatsschrift*. Berlin/Stettin. Pp. 177-208.
- Hunziker, J. H., R. A. Palacios, A. G. de Valesi y L. Poggio. 1972. Evolución en el género *Larrea*. *Memorias de Simposia I Congreso Latinoamericano y V Mexicano de Botánica*. Sociedad Botánica de México, México. Pp. 265-278.
- Inouye, D. W. 1980. The terminology of Floral larceny. *Ecology* 61: 1251-1253.
- Jauregui, O. E. y M. C. Soto. 1965. *Temperaturas extremas e índices de aridez en la República Mexicana*. Instituto de Geografía Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Jones, J. B. 1982. Hydroponics: its history and use in plant nutrition studies. *Journal of Plant Physiology* 5: 1005-1030.
- Johnson, A. W. 1968. The evolution of desert vegetation in western North America. En: G. W. Brown, Jr. (ed.). *Desert biology*. Vol. 1. Academic Press, Nueva York y Londres. Pp. 101-140.
- Johnson, B. H. 1958. The botany of the California Academy of Sciences expedition to Baja California in 1941. *Wasman Journal Biologist* 16: 217-315.
- Johnston, I. M. 1924. Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921. *Proceedings California Academy Science* IV. 12: 951-1218.
- . 1940. The floristic significance of shrubs common to North and South American deserts. *Journal Arnold Arboretum* 21: 356-363.
- . 1941. Gypsophily among Mexican desert plants. *Journal Arnold Arboretum* 22: 145-170.
- . 1943. Plants of Coahuila, eastern Chihuahua, and adjoining Zacatecas and Durango. *Journal of the Arnold Arboretum* 24: 375-421.
- . 1963. Past and present grassland of southern. Texas and northeastern Mexico. *Ecology* 44: 456-466.
- Kemp, P. R. 1983. Phonological patterns of Chihuahuan desert plants in relation to timing of water availability. *Journal of Ecology* 71: 427-436.
- King, J. E. y, T. R. Van Devender. 1977. Pollen analysis of fossil packrat middens from the Sonoran Desert. *Quaternary Research* 8: 191-204.

- Kobayashi, T. y T. Shikama. 1961. The climatic history of the Far East. En: A. E. M. Nairn (ed.). *Descriptive Palaeoclimatology*. Interscience, New York y Londres. Pp. 292-306.
- Kräusel, R. 1961. *Lycopodiopsis derbyi* Renault und einige andere Lycopodiales aus dem Gondwana-Schichten. *Palaeontographica* 109: 62-92.
- Leopold, A. S. 1950. Vegetation zones of Mexico. *Ecology* 31: 507-518.
- Le Hourou, H. N. 1974. Fire and the vegetation in the Mediterranean Basin. *Annual Tall Timbers Fire Ecology Conference* 13: 237-277.
- LeSueur, H. 1945. *The ecology of the vegetation of Chihuahua, Mexico, north of parallel 28*. University Texas Publications 4521, EE.UU. 92 pp.
- Levitt, J. 1981. Responses of plants to environmental stresses. En: T. T. Kozlowski (ed.). *Water, radiation, salt, and other stresses*. Academic Press, Toronto. Pp. 28-53.
- MacDougal, D. T. 1908. *Botanical features of North American deserts*. Carnegie Institution Washington Publications 99. 111 pp.
- Marroquín, J. S. 1959. Observaciones ecológicas comparativas de la vegetación de tres áreas salinas de Nuevo León. Tesis de licenciatura. Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad de Nuevo León, México.
- , G. Borja, R. Velázquez y J. A. de la Cruz. 1964. *Estudio ecológico dasonómico de las zonas áridas del norte de México*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Publicación Especial 2, México. 165 pp.
- Martin, P. S. 1963. *The Last 10,000 Years, a Fossil Pollen Record of the American Southwest*. University of Arizona Press, Tucson.
- Martin, P. S. y B. E. Harrell, 1957. The Pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States. *Ecology* 38(3):468-480.
- Martin, P. S. y P. J. Mehringer. 1965. Pleistocene pollen analysis and biogeography of the Southwest. En: H. E. Wright, Jr. y D. G. Frey (eds.). *The Quaternary of the United States*. Princeton University Press, EE.UU.
- Martin, S. C. 1948. Mesquite seeds remain viable after 44 years. *Ecology* 29: 393.
- McGinnies, W. G., B. J. Goldman y, P. Laylore, 1968. *Deserts of the world: an appraisal of research into their physical and biological properties*. University of Arizona Press, Phoenix. 788 pp.
- McMahon, J. A. 1981. Successional processes: comparisons among biomes with special reference to probable roles of and influences on animals. En: D. C. West, H. H.

- Shugart y D. B. Botkin (eds.). *Forest succession*. Springer-Verlag. New York, EE.UU. Pp. 277-304.
- McMahon, J. A. y D. J. Schimpf. 1981. Water as a factor in the biology of North American desert plants. En: D. D. Evans y J. L. Thames (eds.). *Water in Desert Systems*. US/IBP Synthesis Series, vol. 11. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Stroudsburg, PA. Pp. 114-171.
- Medellín-Leal, F. (ed.) 1978. *La desertificación en México*. Ediciones del Instituto de Investigación de Zonas Desérticas. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, México. 130 pp.
- Medina, E. 1977. *Introducción a la ecofisiología vegetal*. Monografía Científica 16. 102 pp.
- Meidner, H. 1975. Water supply, evaporation, and vapour diffusion in leaves. *Journal of Experimental Botany* 26: 666-673.
- Meigs, P. 1953. World distribution of arid and semi-arid homoclimates. *Arid Zone Hydrology, Review of Research (Arid zone)*. UNESCO, París. Pp. 203-210.
- Miranda, F. 1941. Estudios sobre la vegetación de México. I. La vegetación de los cerros al sur de la Meseta de Anáhuac-El Cuajiotal. *Anales Instituto de Biología México* 12: 569-614.
- . 1942a. Estudios sobre la vegetación de México. III. Notas generales sobre la vegetación del suroeste del estado de Puebla. *Anales Instituto de Biología México* 13: 417-450.
- . 1948b. Datos sobre la vegetación de la Cuenca Alta del Papaloapan. *Anales Instituto de Biología México* 19: 333-364.
- . 1955. Formas de vida vegetales y el problema de la delimitación de las zonas áridas de México. *Mesas redondas sobre problemas de las zonas áridas de México*. Ediciones Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México. Pp. 85-119.
- y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- . 1963. Fisiografía y vegetación. *Las zonas áridas del centro y noreste de México*. Ediciones Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México. Pp. 1-27.
- Mooney, H. A., J. Ehleringer y J. A. Berry. 1976. Hight photosynthetic capacity of a winter annual in Death Valley. *Science* 194: 322-324.

- Mooney H. A., D. J. Parsons y J. Kummerow. 1974. Plant development in Mediterranean climates. *Ecological Studies* 8: 225–267.
- Mooney, H. A. y A. T. Harrison. 1972. The vegetation gradient on the lower slopes of the Sierra San Pedro Martir in northwest Baja California. *Madroño* 21: 439-445.
- Morello, J. 1958. La provincia fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* 2: 1-155.
- Mosiño, A. P., 1966. *Factores determinantes del clima en la República Mexicana con referencia especial a las zonas áridas*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México. Pp. 1- 22.
- Muller, C. H. 1937. Plants as indicators of climate in northeast Mexico. *American Midland Naturalist* 18: 986-1000.
- . 1939. Relations of the vegetation and climatic types in Nuevo Leon, México. *American Midland Naturalist* 21: 687-729.
- . 1940. Plant succession in the *Larrea-Flourensia* climax. *Ecology* 21: 206-212.
- . 1947. Vegetation and climate in Coahuila, Mexico. *Madroño* 9: 33-57.
- Mulroy, T. W. y P. W. Rundel. 1977. Annual plants: adaptation to desert environments. *Bioscience* 27: 109-115.
- Nelson, J. F. y R. M. Chew. 1977. Factors affecting seed reserves in the soil of the a Mojave Desert ecosystem, Rock Valley, Ney County, Nevada. *American Midland Naturalist* 97: 300-320.
- Nobel, P. S. 1980. Morphology, surface temperatures, and northern limits of columnar cacti in the Sonoran Desert. *Ecology* 61: 1-7.
- . 1977. Water relations and photosynthesis of a barrel cactus, *Ferocactus acanthodes*, in the Colorado Desert. *Oecologia* 27: 117-133.
- ONU. 1977. *I Conferencia Mundial sobre Desertificación*. ONU, Kenia.
- Orians, G. y O. Solbrig. 1977. *Convergent evolution in warm deserts*. Dowden, Hutchinson y Ross, Inc. Stroudsburg, Pennsylvania, EE.UU. 333 pp.
- Osorio B. O., P. Valiente y R. Dávila. 1996. Tipos de vegetación y diversidad beta en el Valle de Zapotitlan de las Salinas Puebla, México. *Boletín Sociedad Botánica de México* 59: 35-58.
- Palacios, R. A. y Hunziker, J. H. 1972. Observaciones sobre la taxonomía del género *Larrea* (Zygophyllaceae) *Darwiniana* 17: 473–476 (Buenos Aires).

- Pearcy, R. W. y J. Elheringer. 1984. Comparative ecophysiology of C3 and C4 plants. *Plant, Cell and Environment* 7: 1-13.
- Perrin de Brichambaut, G. 1958. Estudio preliminar de las formas de clima y en sus relaciones con la vegetación. *Boletín Sociedad Botánica de México* 23: 132-145.
- Pringle, C. G. 1888. Forest vegetation of northern Mexico. (Gard. For. 1:70, 105, 117, 141, 226, 238, 429, 441, 524, illus.).
- Powell, A. M. y B. L. Turner. 1974. Aspects of the plant biology of the gypsum outcrops of the Chihuahuan Desert. En: *Transactions of the Symposium on the biological resources of the Chihuahuan Desert Region, United States and Mexico*. Sul Ross State University, Alpine, Texas. Pp. 315-325.
- Quintero, L. G. 1968. *Tipos de vegetación del Valle del Mezquital, México*. Serie Paleoecología, Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México. Pp. 1-53.
- Ramos, A. C. H. y F. González-Medrano. 1972. La vegetación de la zona árida veracruzana. *Anales Instituto Biología México Serie Botánica* 43: 77-99.
- Raunkiaer, C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford. 632 pp.
- Raven, P. H. 1963. Amphitropical relationships in the floras of North and South America. *Quaternary Review Biology* 38: 151-177.
- y D. I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 539-673.
- Reiter, H. 1885. *Die Consolidation der Physiognomik. Als Versuch einer Oekologie der Gewächse*. Graz. Apud Du Rietz.
- Robert, M. F., 1973. Contribution a l'étude des forêts de Pinus cembroides dans l'est du Mexique. Tesis de tercer ciclo. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, Francia.
- Rojas-Mendoza, P. 1965. Generalidades sobre la vegetación del estado de Nuevo León y datos acerca de su flora. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Romer, A. S. 1961. Palaeozoological evidence of climate: vertebrates. En: A. E. M. Nairn (ed.). *Descriptive Palaeoclimatology*. Interscience, New York. Pp. 183-226.

- Rzedowski, G. C. de. 1960. Notas sobre la flora y la vegetación del estado de San Luis Potosí. VII. Vegetación en el Valle de San Luis Potosí. *Acta Científica Potosina* 4: 5-112.
- Rzedowski, J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15: 47-64.
- Rzedowski, J. 1992. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. En: G. Halffter (ed.). *La diversidad biológica de Iberoamérica*. Xalapa, Ver. Pp. 313-335.
- Rzedowski, J. 1961. La vegetación del estado de San Luis Potosí. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 228 pp.
- . 1955. Notas sobre la flora y la vegetación del estado de San Luis Potosí. II. Estudio de diferencias florísticas y ecológicas condicionadas por ciertos tipos de sustrato ecológico. *Ciencia* 15: 141-158.
- . 1956. Notas sobre la flora y la vegetación del estado de San Luis Potosí. III. Vegetación de la región de Guadalcázar. *Anales Instituto de Biología* 27: 169-228.
- . 1957b. Vegetación de las partes áridas de los estados de San Luis Potosí y Zacatecas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 18: 49-101.
- . 1960. La vegetación como indicador de rocas en la parte árida del estado de San Luis Potosí. *Boletín de la Sociedad Geológica de México* 23: 79-85.
- . 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México. I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico en la flora mexicana. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 27: 52-65.
- . 1965. Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 29: 121-177.
- . 1966. Vegetación del estado de San Luis Potosí. *Acta Científica Potosina* 5: 5-291.
- . 1968. Las principales zonas áridas de México y su vegetación. *Bios. Revista del Seminario de Estudios Biológicos* 1: 4-24.
- . 1972a. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México. II. Afinidades geográficas de la flora fanerogámica de diferentes regiones de la República Mexicana. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas de México* 19: 45-48.

- . 1973. Geographical relationships of the flora of the Mexican dry regions. En: A. Graham (ed.). *Vegetation and vegetational history of northern Latin America*, Elsevier Science Publication Company, Amsterdam, Londres y Nueva York. Pp. 61-72.
- . 1975. An ecological and phytogeographical analysis of the grasslands of Mexico. *Taxon* 24: 67-80.
- Sarmiento, G. 1976. Evolution of arid vegetation in tropical America. En: D. W. Goodall (ed.). *Evolution of desert biota*. University of Texas Press, Austin y Londres. Pp. 65-100.
- Schwarzbach, M. 1963. *Climates of the Past: An Introduction to Paleoclimatology*. Van Nostrand Company, Ltd., Londres. 328 pp.
- Shantz, H. L. 1956. History and problems of arid lands development. En: G. F. White (ed.). *The Future of Arid Lands*. American Association for the Advancement of Science, Washington 43: 3-25.
- Sharp, A. J. 1966. Some aspects of Mexican phytogeography. *Ciencia* 24: 229-232.
- Shelford, V. E. 1926. *Naturalist's guide to the Americas*. Williams & Wilkins, Baltimore. 761 pp.
- Shreve, F. 1917. A map of the vegetation of the United States. *Geographical Review* 3:119-125
- Shreve, F. 1924. Across the Sonoran desert. *Bulletin Torrey Botanical Club* 51: 283-293.
- . 1926. The desert of northern Baja California. *Bulletin Torrey Botanical Club* 53: 129-136.
- . 1934. Vegetation of the northwestern coast of Mexico. *Bulletin Torrey Botanical Club* 61: 373-380.
- . 1936. The transition from desert to chaparral in Baja California. *Madroño* 3: 257-264.
- . 1942. The desert vegetation of North America. *Botanical Review* 8: 195-246.
- . 1942b. Grassland and related vegetation in northern Mexico. *Madroño* 6: 190-198.
- . 1951. *Vegetation of the Sonoran Desert*. Carnegie Institution Washington Publications 591, EE.UU.

- e I. L. Wiggins. 1964. *Flora and vegetation of the Sonoran Desert*. Vols. I y II, Stanford University Press, EE.UU.
- Smith, G. E., Jr. 1965. Flora, Tehuacan Valley. *Fieldiana Botany* 31: 105-143.
- Solbrig, O. T. 1972. The floristic disjunction between the 'monte' in Argentina and the 'Sonoran Desert' in Mexico and the United States. *Annales of the Missouri Botanical Garden* 59: 218-223.
- . 1976. The origin and floristic affinities of the South American temperate desert and semidesert regions. En: D. W. Goodall (ed.). *Evolution of desert biota*. University of Texas Press, Austin y Londres. Pp. 7-50.
- Soto, M. C y E. Jáuregui O. 1965. *Isotermas extremas e índices de aridez en la República Mexicana*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía, México. 117 pp.
- Stebbins, G. L. 1952. Aridity as a stimulus to plant evolution. *American Naturalist* 86: 33-44.
- Stretta, E. J. P. y P. A. Mosiño. 1963. Distribución de las zonas áridas de la República Mexicana, según un nuevo índice de aridez derivado del de Emberger. *Ingeniería Hidráulica México* 17: 1-8. 1 mapa
- Szarek, S. R. 1974. Physiological mechanisms of drought adaptation in *Opuntia basilaris* Engelm. & Bigel. Ph. D. Dissertation, University of California, Riverside.
- Thayer, W. N. 1916. The physiography of Mexico. *Journal of Geology* 24:61-94.
- Thorntwaite, C. W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review* 38: 55-94.
- Ting, I. P. 1985. Crassulacean acid metabolism. *Annual Review of Plant Physiology* 36: 595-622.
- Trewartha, G. T. 1954. *An Introduction to Climate*. McGraw-Hill, New York. 402 pp.
- Tschirley, F. H. y S. C. Martin. 1960. Germination and longevity of velvet mesquite seed in the soil. *Journal of Range Management* 13: 94-97.
- Turner, N. C. 1979. Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. En: H. Mussell y R. C. Staples (eds.). *Stress physiology in Crop Plants*. Wiley-Interscience, New York. Pp. 181-194.
- Valdés, G. J. 1958. Contribución al estudio de la vegetación y de la flora de algunos lugares del norte de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 23: 99-131.

- Valdez, T. V. 1981. Contribución al conocimiento de los tipos de vegetación, su cartografía y notas florístico-ecológicas del municipio de Santiago, Nuevo León, México. Tesis. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México.
- Venable, D. L. y L. Lawlor. 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia* 46: 272-282.
- Vivó, J. A. y J. C. Gómez. 1946. *Climatología de México*. Instituto Panamericano de Geografía e Historia, México.
- Wahrhaftig, C. y J. H. Birman. 1965. The quaternary of the Pacific Mountain system in California. En: H. E. Wright, Jr. y D. G. Frey (eds.). *The quaternary of the United States—a review volume for the VII Congress of the International association for Quaternary Research*. Princeton University Press, New Jersey, EUA. Pp 299-340.
- Walter, H. y E. Stadelmann. 1974. A new approach to water relations of desert plants. En: G. W. Brown (ed.). *Desert biology*. Volume II. Academic Press, New York, EE.UU. Pp. 213-310.
- Warming, E. 1884. *Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse*. Festskr. Naturh. Foren, Kjöbenhavn.
- Wells, P. V. 1966. Late Pleistocene vegetation and degree of pluvial climatic change in the Chihuahuan Desert. *Science* 153: 960-975.
- . 1976a. Post-glacial origin of the Chihuahuan Desert less than 11,500 years ago. En: R. H. Wauer y D. H. Riskind (eds.). *Transactions of the symposium on the biological resources of the Chihuahuan Desert, United States and Mexico*. National Park Service Transaction Proceedings 3, EE.UU.
- y J. H. Hunziker. 1976. Origin of the creosote bush (*Larrea*) deserts of southwestern North America. *Annals Missouri Botanical Garden* 63: 843-861.
- y J. H. Hunsiker. 1976. Origin of the creosote bush (*Larrea*) deserts of southwestern North America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63: 843-861.
- y R. Berger. 1967. Late Pleistocene history of coniferous woodland in the Mohave Desert. *Science* 155: 1640-1647.
- Went, F. W. 1973. Competition among plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 70: 585-590.

- . 1957. *The experimental control of plant growth*. Ronald Press, New York, EE.UU.
- . 1948. Ecology of desert plants. I. Observations on germination in the Joshua Tree National Monument, California. *Ecology* 29: 242-253.
- . 1949. Ecology of deserts plant. II. Effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology* 30: 1-13.
- y M. Westergaard. 1949. Ecology of desert plants III. Development of plants in Death Valley Nat'l Mon. *Cal. Ecology* 30: 26-38.
- White, S. S. 1940. Vegetation of Cerro de la Silla, near Monterrey, Mexico. *Michigan Academy of Sciences Papers* 26: 87-98.
- . 1949. The vegetation and flora of the region of the Rio Bavispe in northeastern Sonora. *Lloydia* 11: 229-309.
- Wiggins, I. L. 1969. Observations on the Vizcaino Desert and its biota. *Proceedings California Academy the Sciences* 36: 317-346.
- Whittaker R. H. 1975. *Communities and Ecosystems*. Mac Millan Publishing Company, Inc. EUA. 385 pp.
- Winter, K. y D. J. von Willert. 1972. NaCl-induzierter Crassulaceen-Sauerstoffwechsel bei *Mesembryanthemum crystallinum*. *Z Pflanzenphysiol* 67: 166-170.
- Yang, T. W. y C. H. Lowe, Jr. 1956. Correlation of major vegetation climaxes with soil characteristics in the Sonoran Desert. *Science* 123: 542.
- Yang, T. W., 1970. Major chromosomal races of *Larrea divaricata* in North America. *Journal of the Arizona Nevada Academy of Science* 6: 41- 45.
- Yensen, N. P. 2001. *Halophytes of the Gulf of California and their uses*. Universidad de Sonora, Hermosillo, Sonora, Mexico. 293 pp.
- Zohary, M. 1961. On hydro-ecological relations of the Near East desert vegetation. En: *Plant-water relationships in arid and semi-arid conditions*. UNESCO, París. Pp. 199-212.

Álbum de fotos de las zonas áridas y semiáridas mexicanas



Baja California Sur

Fotos: Claudio Contreras Koob









Durango



Durango









Puebla



Puebla





Sonora



Sonora





Sonora



Sonora





Tamaulipas

Tamaulipas



Tamaulipas





Tamaulipas



Tamaulipas

Tamaulipas



Tamaulipas





Zacatecas

Zacatecas



Zacatecas



Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación, de Francisco González Medrano, se terminó de imprimir y encuadernar en los talleres de Impresora y Encuadernadora Progreso, S.A. de C.V. (IEPSA), Calzada de San Lorenzo 244, 09830, México, D.F., durante el mes de marzo de 2012

Se tiraron 800 ejemplares