

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL

DIVERSIDAD ESPECIFICA Y FUNCIONAL (SÍNDROMES
ADAPTATIVOS) EN COMUNIDADES SEMIDESERTICAS DEL
NOROESTE ARGENTINO

TESIS DE GRADO

Presentada por: María Cristina Perea

Tutor: Doctor Guillermo Sarmiento

Requisito parcial para optar al título de
M. Sc en Ecología Tropical

Mérida, febrero de 1997
VENEZUELA

RESUMEN

El estudio de los *Síndromes adaptativos* presentes en el ecosistema semidesértico del Monte, en el sector de valles intermontanos del noroeste Argentino, fue posible mediante el empleo de las técnicas de análisis multivariado que permitieron definir los gradientes ambientales que dirigen y condicionan la estructura y comportamiento de las 8 comunidades vegetales seleccionadas. De este modo se identificaron 3 síndromes adaptativos: de *escape, evasión y resistencia a la sequía*, resultantes de grupos de adaptaciones con respuestas específicas para diferentes ambientes del valle. La diversidad específica y funcional fue establecida mediante el uso de índices de diversidad (Simpson, Shannon y N° de Hill), resultando más diversas en ambos atributos las comunidades de "laderas", las que presentaron mejores condiciones de humedad superficial y alta ocurrencia de micrositios favorables, mientras que la comunidades de "fondo de valle", con mayores situaciones de estrés hídrico, fueron las menos diversas. Estos resultados fueron respaldados con mediciones de la humedad relativa del suelo, de potenciales hídricos foliares, determinación del área foliar específica (AFE), seguimiento de los eventos fenológicos y estudios anatómicos, los que indicaron en todos los casos mayores adaptaciones a las condiciones de déficit hídrico (*resistencia a la sequía*) en las comunidades de "fondo de valle", presentando a las comunidades de "laderas" muy dependientes de los aportes estacionales del agua de lluvia, manifestando los síndromes de *escape o evasión a la sequía*.

1.- INTRODUCCIÓN

1-1.- LOS AMBIENTES DESERTICOS: Características Generales

Los ecosistemas desérticos son los más ampliamente desarrollados sobre la superficie de la tierra, ocupan según Köppen (1954) el 26% del área continental, de ese total el 14% son semidesiertos o estepas y el 12% restante corresponde a desiertos.

El término "desierto" , en un sentido amplio, incluye a todas aquellas áreas de la superficie de la tierra cuya potencialidad biológica está severamente limitada por la carencia de agua (Goodall, 1976). La característica común a todos ellos es la aridez, las causas de esa aridez son varias, puede ocasionarse por la presencia de suelos extremadamente porosos donde la infiltración es rápida quedando poca agua retenida para el uso de las plantas, así surgen los *desiertos edáficos*, otras situaciones de aridez la encontramos en el Artico, la Antártida y en las partes altas de las montañas de todas las latitudes donde el agua esta presente en forma de hielo no disponible para la vegetación , constituyendo los *desiertos fisiológicos*. Para los llamados *desiertos verdaderos*, la aridez es básicamente un fenómeno climático donde las precipitaciones son significativamente menores a la evapotranspiración potencial. Las causas que originan estos climas son variadas puesto que los desiertos de este tipo se encuentran en un amplio rango de latitudes y bajo la influencia de los principales cinturones de presión, sin embargo, es posible identificar tres situaciones que actúan individualmente o en combinación como son: la separación del mar por la topografía o la distancia, la formación de masas de aire secas y estables que resisten las corrientes

convectivas y la carencia de un sistema de tormentas que origine condiciones favorables para las precipitaciones.

Especial atención se ha puesto en la circulación general de la atmósfera, sobre todo en la caracterización de los desiertos cálidos, ya que en esas latitudes ocurren centros de alta presión. En esos cinturones o "células" el aire seco y frío de las partes altas desciende hacia la superficie, incrementándose su temperatura a través del calentamiento por compresión. Ese aire seco y caliente no puede producir precipitaciones en tanto que la carencia de nubes permite la penetración de la radiación solar con un mínimo de dispersión y muy poca absorción del calor por la atmósfera (Solbrig & Orians, 1977).

Basándose en las causas de la aridez, los desiertos del mundo pueden ser divididos climáticamente en 5 tipos: los desiertos subtropicales, los desiertos fríos de las costas, los desiertos de sombra de lluvias, los desiertos continentales interiores y los desiertos polares. Estas áreas desérticas se encuentran separadas unas de otras por el océano o por la zona húmeda ecuatorial, sin embargo, es posible definir dos anchos cinturones de desiertos ubicados aproximadamente a los 30° de latitud norte y sur (Fig.1) (Mc Ginnies, 1968, 1979)

Los mapas climáticos revelan una desigual distribución de las regiones áridas, pero con cierto grado de simetría en el arreglo global de los desiertos por su distribución balanceada hacia ambos lados del ecuador y a distancias similares (Köppen, 1954).

Actualmente se cuenta con varias clasificaciones climáticas, entre ellas la de Köppen (1954), un sistema esencialmente fitogeográfico basado en la importancia de las lluvias y las temperaturas en la distribución de las formaciones vegetales. Esta clasificación reconoce 5 grupos principales de climas de los cuales el grupo B reúne a los ambientes áridos. En este grupo se separan, de acuerdo al grado de sequía, los climas áridos casi sin



Fig. 1 – Las zonas áridas en el mundo

lluvias (BW) de los climas semiáridos (BS), donde la corta temporada húmeda permite el desarrollo de una mayor biomasa vegetal. Así, el clima BW corresponde a los tipos de vegetación desértica y semidesértica (arbusativa), mientras que el BS corresponde a veces a estepas de gramíneas y otras veces a matorrales (*Scrub*, espinares).

La extensión geográfica del clima BW es del 3.9% mientras que el BS representa un 6.1% de la superficie de la tierra, generalmente en la periferia de los centros de aridez. En los lugares donde las estaciones difieren mucho en temperaturas y precipitaciones, el límite entre los climas semidesérticos y los desérticos puede ser establecido a través de la relación:

$$r = t + 7 \quad \text{donde } r = \text{precipitación anual (cm)}$$

$$t = \text{temperatura media anual (}^{\circ}\text{C)}$$

(Fig. 2)

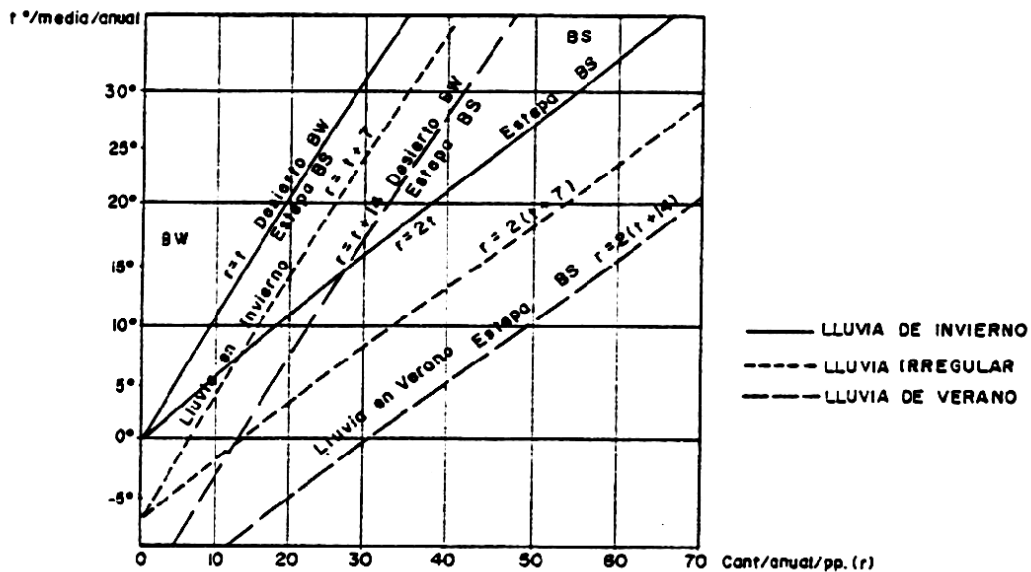


Fig.2.- Límite entre los climas secos y húmedos
Cantidad anual de precipitaciones (r) en cm.

La sequía representa la principal condición de estrés para las especies en los ecosistemas desérticos, la aridez resultante ha sido cuantificada a través de diversos índices, de los cuales mencionaremos los de: de Martonne (1926), Emberger (1930) y Shanbhag (1956), basados en las precipitaciones y temperaturas; los de Transeau (1905), Meyer (1926), Thornthwaite (1933, 1948), Capot-Rey (1951) y Bharucha & Shanbhag (1957), que relacionan las precipitaciones con la evaporación, y los de Stefanoff (1930), Thomas (1932), Walter (1938), Aubreville (1949) y Bagnouls & Gaussen (1953), referidos al número de días o de meses secos. En la caracterización de algunos de esos índices también intervienen otros factores como las condiciones físicas del suelo y la topografía que actúan en la desigual disponibilidad de agua para las plantas; como factores secundarios pero igualmente importantes se encuentran los niveles de radiación solar, la nubosidad, la exposición, la elevación, la intensidad y regularidad de las precipitaciones, los procesos erosivos y la salinidad.

Grandes zonas del centro y norte del Sahara así como gran parte del desierto de Atacama en Chile y regiones de otros continentes, son áreas virtualmente sin lluvias. Estas se encuentran ocupadas por superficies rocosas o grandes extensiones de dunas limitando la vida a lugares donde el agua aflora en la superficie (oasis) o a áreas montañosas permanentemente humedecidas por la neblina. Aún más extensos que los desiertos mismos son las áreas con matorrales semidesérticos, estas zonas semidesérticas o subhúmedas normalmente experimentan una corta estación lluviosa, marcada por un número reducido de lluvias torrenciales cada año (20-200 mm) que resultan suficientes para acumular humedad en los niveles superiores del suelo y permitir el establecimiento de pastizales o arbustales (Walter, 1971). Durante y después de estas lluvias, las especies locales trabajan activamente para lograr su cuota anual de nuevo tejido (biomasa). Durante unas pocas semanas o pocos meses la productividad biológica es alta, unas semanas después del fin de las lluvias, el verdor y la actividad desaparecen. El sistema espera el siguiente período anual de lluvias,

restringido en su productividad pero capaz de activarse cuando el agua reaparece en el suelo (Hare & Ogallo, 1993).

Los paisajes de los ambientes desérticos son muy variados en formas del relieve, flora, fauna y características hidrológicas. Los cambios en las temperaturas, la acción de las heladas y el viento, son agentes secundarios que sumados a la fuerza de gravedad, son responsables de las principales formas del relieve en estas regiones. Los procesos de erosión por el agua, de transporte y deposición, son muy lentos e intermitentes, separados por prolongados periodos de sequía.

Adquieren importancia los procesos erosivos ocasionado por acción del viento el cual extrae y deposita los materiales sueltos, modelando activamente el paisaje. La evapotranspiración consume gran parte del agua de lluvia, de modo que no se forman ríos permanente sino únicamente torrentes ocasionales o estacionales. Cuando ocurren fuertes tormentas parte del agua que se infiltra en el suelo sube nuevamente a la superficie por capilaridad y se evapora. Por consiguiente, en vez de una lixiviación del suelo a veces se produce un enriquecimiento de los horizontes superiores con sales solubles, las que pueden permanecer en el lugar o bien ser arrastradas por las lluvias y depositarse en depresiones formando salinas o salares.

La vegetación es típicamente esparcida en una distribución muy abierta dejando gran parte del suelo desnudo. Esa condición sumada a la baja altura de los arbustos xerófitos, permite una amplia visión del horizonte en muchas áreas de desierto (Köppen, 1954).

Una característica importante de muchos ambientes de desierto es su impredecibilidad. Las precipitaciones tienen un alto coeficiente de variabilidad, los rangos de temperaturas pueden también ser extremos con variaciones diurnas y estacionales. La alta radiación en los

desiertos subtropicales determina que la superficie del suelo alcance elevadas temperaturas con lo cual pocos organismos pueden sobrevivir, mientras que en los desiertos fríos las temperaturas de invierno extremadamente bajas son las que limitan la vida. Los médanos y dunas representan formas de relieve inestables a las cuales deben adaptarse los organismos que las habitan.

Los desiertos no parecen haber sido geográficamente estables, sino por el contrario, la deriva continental, los movimientos tectónicos, y los cambios en la rotación y en la extensión de los hielos polares han ocasionado consecuentes cambios en el área y distribución de estas regiones secas, pero a diferencia de otras zonas climáticas, las regiones áridas han sido fragmentadas constituyendo un número de áreas discretas separadas unas de otras por zonas muy diferentes climáticamente. Los procesos evolutivos actuaron independientemente en esas áreas separadas, lo que determinó biotas diferentes. Son pocos los elementos en común entre las principales áreas de desierto, presentándose un elevado número de endemismos (Goodall, 1976). Ciertas áreas pequeñas de desierto, como los valles longitudinales o transversales abiertas que se extienden a lo largo de los Andes orientales desde Argentina septentrional hasta las últimas estribaciones en Venezuela, son equivalentes a islas en un océano de ambientes más húmedos. La permanencia de estas áreas se explica a través del efecto de secamiento de las masas de aire en movimiento sobre una barrera montañosa mayor en la cual depositan su humedad, (sombra de lluvia), aunque también la influencia secadora de los vientos dentro de los mismos valles puede ser una posible causa (Hueck, 1959, Sarmiento, 1975).

1-2.- EL MONTE: un ecosistema semidesértico de América del Sur

En Sur América más de la mitad de la superficie al sur del trópico de Capricornio, puede ser clasificada como desierto o semidesierto. Los climas secos se ubican a lo largo del borde occidental del continente desde el Golfo de Guayaquil (pocos grados al sur del Ecuador) hasta el estrecho de Magallanes a los 52° S, una segunda área desértica mucho menos extensa, se extiende a lo largo de las costas del Caribe en el sector continental y en las islas próximas. A pesar de la gran distancia entre estas dos áreas (1700 Km.) ellas están conectadas a través de varios valles secos aislados distribuidos a lo largo de los Andes húmedos del norte. Una tercera región árida, bastante extensa, ocurre en el nordeste del Brasil a bajas altitudes y en latitudes tropicales, la región de las "Caatingas", aislada de las dos anteriores por el cinturón de bosques lluviosos y sabanas tropicales y subtropicales (Sarmiento, 1975).

En la parte subtropical y templada de América del Sur se reconocen cinco formaciones áridas: el Monte (Haumann, 1947; Morello, 1958), la Estepa Patagónica (Cabrera, 1947), la Prepuna (Cabrera, 1971) y la Puna (Cabrera, 1958) en Argentina y los desiertos de las Costas Pacíficas en Chile y Perú (Goodspeed, 1945; Ferreyra, 1960). Otras tres áreas, el Matorral o región Mediterránea en Chile (Mooney & Dunn, 1970), el Chaco occidental y el Espinal en Argentina (Fiebrig, 1933; Cabrera, 1953, 1971) aunque no son semidesiertos se caracterizan por una extensa estación seca. También se presentan adaptaciones a las sequías en las altas montañas de los Andes (Solbrig, 1976).

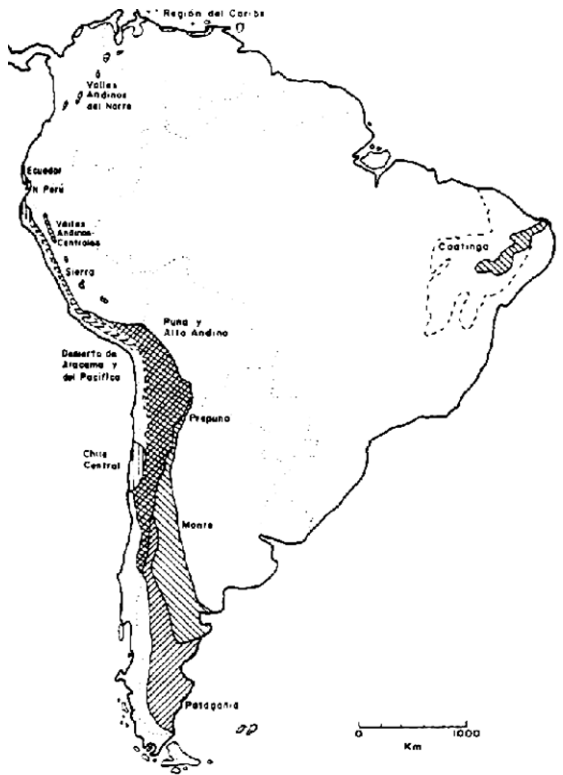
Las regiones áridas de Sur América ocurren bajo una amplia variedad de condiciones ambientales, así en las áreas tropicales cálidas prevalecen ritmos ambientales casi constantes, en las latitudes bajas a lo largo de la Costa Pacífica se desarrollan los desiertos costeros de neblinas, mientras que en las altas latitudes, bajo diferentes regímenes de

temperaturas y precipitaciones, se presentan marcados contrastes estacionales (Sarmiento, 1975) (Fig. 3).

Enmarcado en la Región Neotropical, en el Dominio Chaqueño (Cabrera, 1971), se presenta el "Monte", un ecosistema semidesértico que se extiende por el oeste de la Argentina desde los 25° S a los 44° S y desde el nivel del mar hasta una altitud de 3.000 m, por encima de estas alturas es reemplazado por la Prepuna o la Puna. Representa un estrecho cinturón de orientación norte-sur a lo largo de la base oriental de la Cordillera de Los Andes en el noroeste y centro-oeste de la Argentina, el límite sur más ancho llega a la costa Atlántica en las provincias de Río Negro y Chubut, mientras que el límite norte, más angosto, está confinado a los valles intermontanos de las provincias de Tucumán, Salta y Catamarca (Morello, 1958), donde forma amplios ecotonos con la Prepuna, formación vegetal de los faldeos rocosos.

El área está limitada en el oeste por las Sierras Pampeanas cuyas alturas sobrepasan los 5.000 m, por el norte la región limita con el altiplano de Bolivia (3.000-5.000 m) y por el este con otros cordones de las Sierras Pampeanas, que varían en altura desde los 3.000 m a 5.000 m en el norte (Aconquija, Famatina, Velazco) a menos de 1.000 m (Sierra de Hauca Mahuida) en el sur. El Monte ofrece una superficie discontinua en la región norte donde ocupa el sector de valles intermontanos pero se torna más o menos continuo desde aproximadamente los 32° S hacia el sur del país. (Solbrig, 1976).

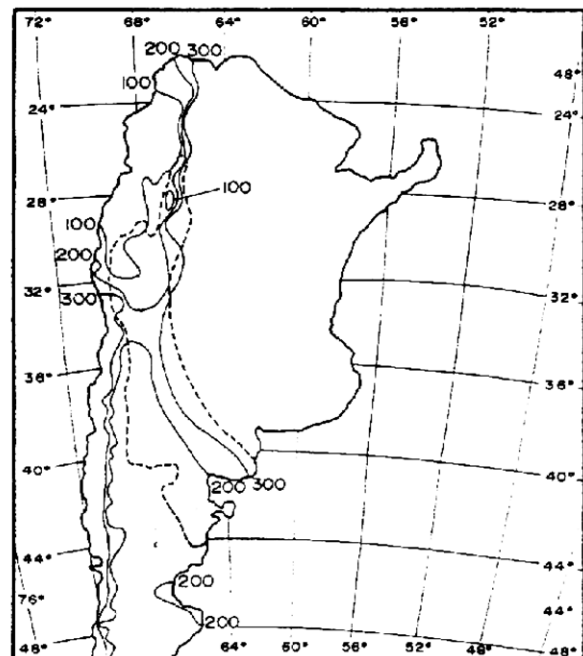
La vegetación que limita al Monte abarca desde el semidesierto frío de la Patagónica al sur hasta los bosques espinosos del Chaco y el Espinal al este y las frías tierras altas de la Puna seca al norte. Sus límites siguen aproximadamente la isoyeta de 200 mm (Fig. 4), de modo que las precipitaciones anuales son relativamente constantes en el Monte, con una distribución anual que cambia desde el tipo monzónico con lluvias en verano en el norte a una



10

Fig. 3.- Distribución de las formaciones secas en América del Sur.
Tomado: Sarmiento (1975).

Fig. 4.- Límites del Monte (---)
(Cabrera & Willink, 1973)
Isoyetas (300, 200, 100 mm)
(—). Tomado: Ezcurra et al
(1991).



mayor regularidad mensual en su distribución hacia la costa Atlántica sur, o con un pico de lluvias en invierno en el sector cercano a los Andes Patagónicos (Ezcurra, et al, 1991).

Las formaciones vegetales predominantes del Monte son los arbustales xerófitos, pudiéndose diferenciar solamente dos estratos constantes, el más alto con cactáceas arborescentes del género *Trichocereus* y otro más bajo formado por un dosel abierto de árboles, arbustos y suculentas. Las formas siempreverdes son las más conspicuas como las del género *Larrea* (posiblemente el género de arbustos desérticos más ampliamente distribuido en el continente Americano) con 4 especies: *L. cuneifolia*, *L. divaricata*, *L. nitida* y *L. ameghinoi* (Zygophyllaceae), que se asocian con un número de otros arbustos xerófitos (siempre verdes, decíduos o áfilos) de los géneros *Bougainvillea*, *Bulnesia*, *Caesalpinia*, *Cassia*, *Cercidium*, *Mimosa* y *Zuccagnia*, principalmente. Donde la napa freática se encuentra próxima a la superficie del suelo, los arbustos xerófitos son reemplazados por bosques de *Acacias*, *Celtis* y *Prosopis* (Sarmiento, 1975; Solbrig, 1976).

Florísticamente, el Monte, presenta estrechas relaciones con la vegetación de los desiertos de Sonora, Gran Cuenca y Chihuahua (EE.UU y México). Las similitudes florísticas entre estas áreas desérticas se presentan principalmente a nivel genérico siendo más afines la vegetación de los desiertos de Sonora y Chihuahua entre sí y con el Monte, con marcadas convergencias evolutivas, mientras que el desierto de la Gran Cuenca es más afin a la Patagonia.

En la vegetación semidesértica de América del Sur; la flora del Monte tiene afinidades con la Chaqueña (Cabrera, 1953, 1971; Sarmiento, 1972; Vervoorst, 1973). Sarmiento (1972)

indica que los arbustos del Monte presentan similitudes florísticas y ecológicas con los bosques Chaqueños secos contiguos. Vervoorts (1973) por su parte establece que ciertas comunidades del Monte, particularmente aquellas presentes en las pendientes montañosas, ofrecen mayor número de especies Chaqueñas que otras comunidades más xerófilas. Así, más del 60% de las especies y más del 80% de los géneros del Monte aparecen también en el Chaco (citado en Solbrig, O., 1976).

Otras conexiones florísticas que se presentan a lo largo de la formación andina comprenden: el sector Chileno, donde se encuentra *L. cuneifolia* entre el Matorral y el comienzo del Desierto de la Costa Pacífica, *Larrea divaricata* en la provincia central, *Prosopis chilensis* en el centro y norte chileno, así mismo, en el Matorral y en localidades del interior del Desierto Pacífico. *Monttea aphylla*, un endemismo del Monte, tiene una especie muy relacionada (*Monttea chilensis*) en el norte chileno. Otras afinidades florísticas se presentan con Bolivia y Perú donde aparece *Larrea divaricata* en el Valle de Chuquibamba en Perú y en la región de Tarija en Bolivia (Morello, 1958; Hunziker et al, 1973). El género *Cercidium* se presenta en la zona cordillerana desde Perú a Venezuela; *Bulnesia retama* en Ica y Nazca en el Desierto Pacífico, mientras que *Bougainvillea spinosa* se encuentra en el departamento de Moquegua (Perú) donde crece junto a *Cercidium praecox* (Solbrig, 1976). Otras formaciones vegetales de condición estacional que pueden ser relacionadas con el Monte serían las de la región del Caribe donde las similitudes estarían basadas tanto en condiciones fisiológicas de la vegetación como en su composición florística.

1-3.- ESTUDIO DE LOS SINDROMES ADAPTATIVOS: su caracterización para un ecosistema semidesértico.

Las comunidades de desierto presentan patrones estructurales y funcionales que les permiten aprovechar más eficientemente los recursos que se encuentran limitados (agua, nutrientes), minimizando al mismo tiempo el efecto de factores como la radiación, temperatura o salinidad.

La mayor diversificación morfoestructural y funcional ocurre en ecosistemas sujetos a diversas tensiones ambientales, como los semidesiertos, tundras, páramos, praderas, estepas y bosques secos. En ellos aparecen estrategias evolutivas divergentes que permiten solucionar por diversas vías el problema básico de supervivencia frente a medios relativamente difíciles (Sarmiento, 1984). Los desiertos son obviamente los ecosistemas más extensos y también los más pobres florísticamente, mostrando pocas especies distribuidas ampliamente en una cobertura dispersa de arbustos bajos, suculentas y herbáceas anuales.

En contraposición a esta escasa diversidad específica se ha visto que existe un gran número de opciones adaptativas para sobrevivir en los ambientes desérticos (Solbrig, 1977), representando ciertas tendencias o patrones conforme al lugar y el tiempo en las cuales se manifiestan. Estos patrones o conjuntos de respuestas adaptativas que resultan comunes a un gran grupo de especies presentes en un ambiente particular han sido definidos como *Síndromes Adaptativos*, expresión ésta que abarca un comportamiento general de la comunidad vegetal y a los cuales hacen referencia algunos autores como, Sarmiento (1984, 1985, 1992), Mabberley (1986), Armesto *et al.*, 1989, Keeley, 1991, entre otros.

El estudio de los *Síndromes adaptativos*, requiere tener en consideración un gran número de variables cuyas condiciones particulares y sus relaciones en el conjunto, permitan

caracterizar el comportamiento general de la comunidad vegetal conforme al ambiente que se este estudiando. Puesto que la identificación de los *Síndromes Adaptativos* representa la síntesis del comportamiento general de la comunidad vegetal o de una situación particular que se investigue (dispersión, acción del fuego, pastoreo, herbivoría, etc.) en relación a las condiciones físicas del medio, es preciso definir claramente el tipo de variables y el tiempo requerido para lograr una adecuada caracterización.

Entre las variables que comúnmente son consideradas en estudios de éste tipo se encuentran: formas de vida y crecimiento, características morfoecológicas, fenológicas, funcionales, anatómicas, interacciones positivas y negativas entre las especies (alelopatía, herbivoría, protección "refugio", etc.) . Cada una de estas variables a su vez comprenden un gran número de criterios u opciones a evaluar, por lo que resulta casi imposible emprender el estudio de los "*Síndromes Adaptativos*" sin aplicar análisis multivariados que permiten trabajar con un número elevado de variables y detectar las relaciones entre ellas y el medio ambiente.

Teniendo en cuenta esta situación, nos propusimos caracterizar los "*Síndromes Adaptativos*" en la vegetación de un área semidesértica presente de América del Sur: el semidesierto del Monte en la Argentina, a partir de la aplicación de modelos de análisis multivariado, clasificación y ordenamiento.

Dentro de este amplio ambiente del "Monte", el área elegida para realizar el estudio de los "Síndromes Adaptativos" corresponde a una porción de los Valles Calchaquíes ubicados en el sector noroeste de la Argentina, donde las causas de la aridez son principalmente de origen orográfico. Ese sector conocido como Valle de Santa María, ofrece paisajes basados en una gran diversidad geomorfológica, que potenciada con condiciones climáticas severas (inviernos rigurosos de eventuales precipitaciones y frecuentes heladas, y veranos calientes con pocas

lluvias torrenciales que hacen el grueso de la precipitación anual), y procesos erosivos intensos, fomenta el desarrollo de suelos inmaduros y condiciones microclimáticas especiales que dirigen el establecimiento y comportamiento de la comunidad vegetal. Bajo estas condiciones se ha desarrollado una vegetación arbustiva, solo interrumpida en el fondo del valle por bosques freatófilos de *Prosopis* sp "algarrobo", característicos de las "islas secas" de los Andes Meridionales (Hueck, 1959). Debido a esta diversidad, el Valle de Santa María representa un ambiente semidesértico interesante para estudiar respuestas adaptativas.

Esta zona de valle constituyó un centro habitado desde antes de la conquista, actualmente concentra una población considerable y resulta una ruta obligada hacia importantes centros comerciales del noroeste Argentino (Salta, Tucumán y Catamarca).

De este modo la zona se ha encontrado desde hace bastante tiempo sometida a una presión económica y social, principalmente por la explotación de los bosques de algarrobo y del arbustal para extraer madera y leña. En los últimos años las obras de ingeniería destinadas a la extracción de minerales representan una amenaza creciente, ya que eliminan la cubierta vegetal en un tiempo relativamente insignificante en relación al que ella necesita para poder recuperarse. Estas áreas degradadas son cubiertas rápidamente por arenales y médanos, ambientes de difícil colonización y etapas iniciales en el proceso de desertización.

El presente estudio pretende informar sobre la diversidad florística y funcional de diferentes ambientes contenidos en los gradientes del valle, analizando el comportamiento o los *Síndromes Adaptativos* en la vegetación y su relación con el ambiente semidesértico estudiado. Es también de nuestro interés que los *Síndromes Adaptativos* caracterizados pongan de manifiesto la precaución que se debe tener al emprender actividades que involucren a las comunidades vegetales, incluidas las prácticas conservacionistas destinadas a la recuperación y protección del ecosistema presente en la zona de los Valles Calchaquies.

1.4.- OBJETIVOS

1.4.1.- OBJETIVOS GENERALES:

1.-Determinar la diversidad específica y funcional de comunidades vegetales en los diferentes gradientes ambientales del Valle de Santa María y establecer sus relaciones.

2.-Caracterizar los *Síndromes Adaptativos* en diferentes comunidades vegetales de un área semidesértica particular del noroeste Argentino: el Valle de Santa María en la provincia de Tucumán.

1.4.2.- OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

1.- Determinar mediante un enfoque multivariado las relaciones entre diversidad específica, funcional y factores ambientales en las comunidades seleccionadas.

2.- Comparar diversos tipos de análisis multivariado (clasificación y ordenamiento) y su aplicabilidad según la estructura y las características de las matrices de datos.

- 3.- Comprobar mediante el análisis multivariado si las comunidades seleccionadas *a priori* en el campo representan entidades discretas en relación a los gradientes ambientales.
- 4.- Identificar mediante el análisis multivariado las principales variables y los gradientes primarios y secundarios que determinan la estructura y comportamiento de las diferentes comunidades vegetales.
- 5.- Determinar los patrones o “grupos fenológicos” que se manifiestan en relación a la ocurrencia estacional de las precipitaciones, que en el ecosistema estudiado se concentran en verano.
- 6.- Caracterizar las relaciones hídricas en el complejo planta-suelo para la estación lluviosa a través de las mediciones de potencial hídrico foliar en diferentes momentos del día y de la humedad relativa del suelo.
- 7.- Mediante el estudio de las estructuras anatómicas foliares de diferentes especies, interpretar las relaciones morfoanatómicas y su vinculación con el medio ambiente en el cual se presentan,
- 8.- Mediante la determinación del Area Foliar Específica (AFE) conocer su variación en especies de diferentes sectores del valle y su relación con los gradientes ambientales.
- 9.- Integrar los objetivos enunciados anteriormente e interpretar la estructura específica y funcional del ecosistema semidesértico estudiado y su comportamiento en relación a un factor externo determinante: las lluvias.

2.- ANTECEDENTES:

2-1.- CARACTERIZACIÓN DE LAS ADAPTACIONES, ESTRATEGIAS Y SINDROMES ADAPTATIVOS: Su relación con los Ambientes Aridos.

El objetivo de esta revisión de los trabajos concernientes a la determinación de los Síndromes o Estrategias Adaptativas en diferentes ecosistema es poner de manifiesto las múltiples variables y situaciones que pueden ser consideradas en la caracterización de respuestas adaptativas y su relación con el medio ambiente en el cual se encuentran.

Para lograr una adecuada caracterización de los *Síndromes Adaptativos* es preciso explicar antes los fundamentos de las adaptaciones como punto de partida en la determinación de las estrategias y posteriormente de los síndromes que presenta la comunidad vegetal en relación al medio ambiente en el cual se encuentra. Es posible definir a las *adaptaciones* en relación al origen evolutivo de un carácter o bien en relación a la contribución de éste a la supervivencia de un organismo en su hábitat actual. Con respecto a esta última, es posible describir a las adaptaciones como modificaciones heredables en estructuras y funciones que permiten a un organismo sobrevivir y reproducirse en un medio particular. Sin embargo, es difícil determinar cuando una modificación particular es un carácter beneficioso o sea tiene valor adaptativo, según Willians (1966), la presencia de un carácter no indica que sea esencial o eventualmente beneficioso para el mantenimiento de un organismo. En la evolución del reino vegetal innumerables modificaciones en estructuras y procesos han

ocurrido como resultado de mutaciones al azar y recombinaciones, muchas de esas modificaciones desaparecieron pero unas pocas permanecieron por permitir a las plantas sobrevivir y reproducirse, y ellas fueron preservadas por la selección natural.

Las plantas que crecen en hábitats con incremento en las condiciones de sequía fueron acumulando varias modificaciones de caracteres con valor adaptativo tales como : cutículas gruesas, sistemas radicales extensos, tolerancia a la deshidratación , etc que incrementaron las posibilidades de supervivencia. Sin embargo, las adaptaciones de plantas que sobreviven a las sequías y viven en hábitat secos no se originaron a partir de esas situaciones sino que provienen de mutaciones al azar y recombinaciones que probablemente ocurren también en hábitats húmedos pero que no permanecieron por no tener un valor adaptativo (Kramer, 1980).

La selección natural puede favorecer fenotipos "óptimos" para ciertas condiciones ambientales, solamente si el medio se mantiene constante en el tiempo. En un ambiente variable, los fenotipos deben ser tales que ellos puedan sobrevivir a más de una circunstancia ambiental. Ningún ambiente es totalmente invariable o predecible, por lo que los organismos deben hacer frente a un número de posibles configuraciones ambientales que ocurren en el tiempo y el espacio. El fenotipo seleccionado no necesita ser "óptimo" en un sentido absoluto, sino que debe ser capaz de crecer y reproducirse en una variedad de circunstancias. Esto es lo que se conoce como *principio de satisfacción* (Mesarovic et al; 1973), el cual establece que los fenotipos que sobreviven y se reproducen son aquellos capaces de mantenerse en cada una de las fases de medio ambiente aún cuando ellos no puedan funcionar óptimamente o más eficientemente (Solbrig & Orians, 1977b).

La selección natural actúa ininterrumpidamente sobre los organismos desde el momento de su aparición hasta el momento en que éste produce descendientes mediante la reproducción (Toledo, 1976). Los mecanismos evolutivos no se dan en el vacío sino dentro

del ámbito concreto de los ecosistemas, esto implica que la presión de selección que recibe un organismo se encuentra en función del estado sucesional del ecosistema. Esto ha llevado a postular a algunos autores dos tipos diferentes de selección (r y k) las cuales producen en los organismos estrategias adaptativas diferentes (Mc Arthur & Wilson, 1967).

Partiendo de la base de que las *estrategias adaptativas* pueden ser definidas como agrupamientos de características genéticas semejantes que ocurren ampliamente entre las especies o poblaciones y hacen que las mismas exhiban semejanzas ecológicas, según Grime (1982), o bien, que representan características de organismos individuales que son directamente determinadas por selección natural (Solbrig & Orians, 1977), es posible describir a las estrategias "r" (las que representan el extremo cuantitativo) como aquellas que ocurren en organismos que no reciben efectos de la densidad y la competencia, de modo que la estrategia óptima será la de disponer la mayor cantidad posible de materia y energía en la reproducción, donde cada descendiente estará representado por la menor cantidad posible de materia, de este modo la estrategia "r" tiende a la productividad. En el caso de la estrategia "k" (representa el extremo cualitativo), el efecto de la densidad se maximiza y el medio ambiente se encuentra saturado de organismos, la competencia es muy intensa y finalmente la estrategia óptima implica canalizar la mayor cantidad posible de materia y energía en el mantenimiento y la producción de pocos descendientes perfectamente adaptados. La estrategia "k" tiende a incrementar la eficiencia en la utilización de recursos (Pianka, 1970). Estas dos estrategias se presentan en los ecosistemas desérticos ligadas a factores selectivos predominantemente abióticos como lo son el clima, la topografía y las características del suelo.

En el intento de caracterizar más precisamente las estrategias adaptativas, surge la necesidad de considerar fases diferentes en el ciclo de vida de un mismo organismo. Aunque pueden estar sometidas a las mismas condiciones de hábitats, las etapas juveniles y maduras

pueden responder a formas diferentes de selección. Con base en esas dos situaciones, Grime (1982) define 3 tipos de estrategias correspondientes a la fase de planta establecida: *competitiva (C)*, *tolerantes a restricciones (S)* y *ruderales (R)*, en relación a las condiciones de "estrés" y "perturbación", reconociendo a ésta última como la destrucción total o parcial de la biomasa vegetal mientras que las restricciones o "estrés" representarían las limitaciones extremas que frenan o reducen la tasa de producción de toda la vegetación o parte de ella (Andersen, 1995). Así las estrategias (C) predominan en sitios con bajas perturbaciones y estrés, las (S), en condiciones de alto estrés y bajo disturbio y las (R), en sitios con bajo estrés y altas perturbaciones. Esos tres tipos de ambientes están sujetos a las selecciones r y k respectivamente (Mac Arthur & Wilson, 1967; Greenslade, 1983).

En hábitats altamente estresados y crónicamente improductivos como lo son los ecosistemas áridos, el efecto más conspicuo es el de eliminar o debilitar las especies con alta capacidad competitiva y reemplazarlas por plantas capaces de tolerar las formas de restricciones más dominantes. Así, la competencia se vuelve poco significativa en la vegetación que crece en estos ambientes, al respecto existen bastantes estudios que indican este comportamiento, como el aportado por el *modelo de ordenamiento triangular* de las estrategias primarias (Ramenskii, 1938; Grime, 1974, 1977, 1979, 1988, 1989; Pugh, 1980; Coske & Rayner, 1984; Reynolds, 1989, citados en Campbell & Grime, 1992), el cual puede ser sintetizado en dos hipótesis centrales:

1.- La competencia (o sea la relación de vecindad en la captura de alguna unidad de recurso), declina en importancia e intensidad en la vegetación con el incremento de la intensidad de estrés y disturbios.

2.- Los diferentes equilibrios que se establecen en la vegetación entre estrés, disturbio y competencia, han sido asociados con la evolución de estrategias distintivas y predecibles,

cuya naturaleza es determinada por la longitud y cualidad en la oportunidad de captar recursos, crecer y reproducirse.

Las estrategias tolerantes a restricciones "estrés", se presentan en un grupo muy variado de plantas con diversas formas de vida y características ecológicas. Sin embargo, todas presentan una serie de características comunes necesarias para la supervivencia en condiciones donde el nivel de producción permanece bajo. En los ambientes áridos, marcados por fuertes "estreses", se desarrolla una biomasa vegetal relativamente reducida impuesta por restricciones ambientales manifiestas a través de la escasez de agua disponible para los organismos que los habitan (Grime, 1982).

En el intento de englobar a las diversas estrategias adaptativas que se presentan en una determinada comunidad y definir las a través de una expresión simple, se recurre al concepto de *Síndromes Adaptativos*, que consisten según Stebbins (1974) en las respuestas de ciclos biológicos y formas de vida que, correlacionadas con regímenes ambientales, son compartidas por un grupo de especies. Su estudio en los diferentes ecosistemas representa un enfoque que resume las respuestas adaptativas presentes en la vegetación, permitiendo una caracterización general. Sin embargo, su determinación no resulta una tarea fácil puesto que involucra un número de situaciones o variables propias de cada ecosistema. En el caso de los ambientes desérticos, donde las condiciones externas para la supervivencia de los organismos son tan fuertes, existen pocos patrones viables en el comportamiento de la vegetación, los que pueden ser definidos claramente en el tiempo y el espacio en el cual se manifiestan. Una gran variedad de especies se fue adaptando a la escasez de agua a través de diversos mecanismos morfofuncionales de gran significado ecológico (Sarmiento, 1984).

Entre las variables que poseen mayor peso en la caracterización de los Síndromes Adaptativos para los ambientes semidesérticos se encuentran:

2-1-1.- FORMAS DE VIDA Y CRECIMIENTO:

Representan modos de caracterizar los diferentes componentes estructurales de las comunidades vegetales. Las formas de vida han sido definidas como aquellas características morfológicas de las especies que son sensibles a los factores y cambios ambientales. Mientras que las formas de vida representan una condición estructural estable de las plantas, las formas de crecimiento han sido consideradas como manifestaciones dinámicas que aportan respuestas discretas y cuantitativas para diferentes hábitats y condiciones (Schulze, 1982). El determinar las formas de vida y crecimiento dominantes en la vegetación ayuda a identificar que factores ambientales pueden estar actuando y en que medida intervienen en el desarrollo de la vegetación.

En los desiertos del mundo, han evolucionado formas de vida especiales y peculiares, aportándole ventajas a las especies que habitan el medio árido (Beard, 1976). Similares formas de vida se encuentran en regiones con similitud climática, a pesar de que sus especies puedan pertenecer a familias taxonómicas muy distantes (Grisebach, 1845; Humboldt, 1849, citados en Beard, 1974). De este modo se producen amplias convergencias a través de adaptaciones de las plantas a contrariedades similares impuestas por el medio físico (Schimper, 1903).

En Norte y Sur América la Familia *Cactaceae* ha aportado un amplio rango de formas de crecimiento basadas sobre tallos suculentos, lo cual encontró una réplica muy estrecha (convergencia) en las especies de *Euphorbiaceae* de los ecosistemas secos de África. Otro ejemplo en las similitudes de formas de vida la encontramos en la dominancia de hojas suculentas presentes en los desiertos de Sudáfrica, característica que se desarrolla en muchas familias especialmente en las *Aizoaceae* y *Liliaceae*, su equivalente ecológico en América serían las *Bromeliaceae* arrosadas con hojas suculentas que crecen en el norte

árido del Brasil y en la fría Puna andina, o las *Agavaceae* de los desiertos mexicanos y del Norte de Sudamérica.

En todos los casos de ambientes áridos es común observar formas con hojas deciduas, tallos con espinas y plantas con órganos subterráneos perennes como bulbos o cormos. Sin embargo, así como se manifiestan estrechas similitudes de las formas de vida y crecimiento en la vegetación de numerosos desiertos, también es posible encontrar casos particulares donde la flora presentó una evolución diferente, tal el caso de la vegetación desértica de Australia. En estos desiertos es notable la ausencia de formas de vida xerófitas como las suculentas de tallo y hojas, las plantas en rosetas, los árboles espinosos deciduos y las plantas con bulbos o cormos (Beard, 1976).

Es así como encontramos formas de vida tanto similares como muy divergentes en ecosistemas bajo condiciones ambientales similares en la actualidad. Las explicaciones a estas situaciones se basan en las ideas de la deriva continental o más recientemente en la teoría de las placas tectónicas, en el proceso de cambios climáticos, principalmente los relacionados a variaciones cíclicas en las temperaturas y cantidad de lluvias, y en las características de la flora con la cual los continentes arribaron a su posición actual. Un ejemplo concreto lo encontramos en la vegetación desértica de Australia que evolucionó gradualmente desde fines del Eoceno con el movimiento del continente hacia el norte y su ubicación en latitudes con climas más áridas. Puesto que la vegetación previa fue principalmente un bosque húmedo subtropical, se ha sugerido (Burdge, 1960) que la vegetación sobre la cual se realizó esa evolución hacia la aridez estuvo asociada con las áreas de costas, dunas de arenas y hábitats de tipo salinos. Las especies no sólo se adaptaron a la aridez sino también a suelos empobrecidos por la meteorización ocurrida en anteriores etapas húmedas y no rejuvenecidos, los que serían responsables del patrón predominante esclerófilo en estos desiertos (Beard, 1976).

En relación a las clasificaciones propuestas para diferenciar los tipos de formas de vida y crecimiento, el primer esquema fue propuesto por Humbolt (1806), basado en las observaciones realizadas en sus viajes donde la descripción de la vegetación fue principalmente influenciada por la presencia o ausencia de árboles ya sea siempreverdes o deciduos, palmas, bambúceas, cactus, pastos, etc. A. De Candolle (1818), Kerner (1863), Grisebach (1872) y Hult (1881 citados en Shreve, 1955), propusieron sistemas más completos, la mayoría de estas clasificaciones agrupan los tipos de plantas de acuerdo a su rol en la determinación fisiológica de la vegetación. Luego de Darwin los órganos de las plantas adquieren mayor importancia en las clasificaciones puesto que son considerados desde un punto de vista adaptativo o de valor selectivo (Shreve, 1955).

Una caracterización más amplia la ofrece el Sistema de Raunkiaer (1934) sobre formas de vida y espectros biológicos basados en la posición de las yemas de renuevo durante la estación desfavorable cuyo factor limitante para el crecimiento son las bajas temperaturas de invierno. Su aplicación resultaría más problemática en aquellos ecosistemas que no presenten condiciones similares de frío invernal, sin embargo ha sido ampliamente empleada para comparar las floras de muchos lugares del mundo (Sarmiento & Monasterio, 1983).

Para Shreve (1951) las formas de vida juegan un papel importante en la apariencia de la vegetación y contribuyen a caracterizar el paisaje natural. Este autor realiza una descripción adaptada a las formas de vida de los desiertos de Norte América, basada en los sistemas propuestos por Warming (1884), Drude (1887) y Du Rietz (1931) entre otros, con información detallada sobre las características relacionadas con la supervivencia de las plantas bajo condiciones de desierto, como son: presencia o ausencia de hojas, su duración, características del tallo, cantidad y manera de ramificación, etc. Esta clasificación ha sido aplicada a otras áreas desérticas del mundo.

2-1-2.- PATRONES FENOLÓGICOS:

Las características morfológicas y los patrones fenológicos de las especies han sido considerados en el estudio de los ecosistemas terrestres como expresión de las principales tendencias en la morfología externa (hojas, tallos y raíces) y en la organización general del individuo, como también del desarrollo secuencial de las estructuras de la planta durante cada ciclo anual.

Las variables fenológicas pueden ser consideradas como piezas o fases de información que sumadas a las características morfológicas-arquitectónicas permiten un conocimiento general de la organización de la planta, la modalidad en la inversión de recursos, el balance hídrico y de carbono y los sistemas reproductivos y genéticos, dándonos una visión más integral de las estrategias evolutivas de las especies (Monasterio & Sarmiento, 1976). Las características morfofenológicas de las especies observadas en un determinado ecosistema son el resultado de ajustes adaptativos al medio ambiente en el cual las especies se desarrollaron.

El nivel fenológico toma en cuenta las manifestaciones estacionales de la actividad meristemática que parecen estar determinadas por pulsos ambientales, delimitándose así las *fenofases*, o sea los diferentes estados de desarrollo de una planta que pueden ser definidos claramente en el tiempo, en un sitio y ecosistema dado durante un periodo preciso de observación, de este modo las fenofases constituyen un fenómeno de observación directa. Fenofases tales como el crecimiento del tallo, de las hojas, la formación de pimpollos, floración, etc. pueden ser tratadas como variables estadísticas en cada uno de los individuos observados.

El ciclo anual de los eventos fenológicos en una especie, con la sucesión o el solapamiento de las fenofases, constituye la *fenodinámica* de esa población para ese sitio y ecosistema, mientras que los ritmos anuales de esas fenofases constituyen los *ritmos funcionales* o *fenorritmos* para el periodo de observación. Si varias especies muestran el mismo fenorritmo, se puede identificar un particular *patrón fenológico*. Estos también permiten establecer grupos fenológicos cada uno de los cuales representa una estrategia particular que permite a las especies que la presentan perdurar en el ecosistema, a través de la percepción de alguna señal periódica o pulso externo (Monasterio & Sarmiento, 1976, 1983). El conjunto de patrones fenológicos que ocurren en una comunidad constituye su *espectro fenológico* o bien su *síndrome fenológico*.

La longevidad y la biomasa de los órganos vegetales va a influir en el comportamiento fenológico. Las plantas anuales, con poca biomasa, pueden responder rápidamente a cambios ambientales (Castillo & Carabias, 1982); por otro lado, las perennes con gran cantidad de biomasa como los árboles en las selvas, generalmente responden a mediano plazo (Carabias-Lillo & Guevara, 1985). En relación a los ambientes desérticos, se ha visto que las fluctuaciones estacionales de los procesos biológicas se expresan con escaso paralelismo con los controles ambientales (Beatley, 1974), de este modo una característica general de todas las plantas de ambientes áridos es su respuesta oportunista a la disponibilidad de agua, siendo éste el principal factor que activa el comienzo del crecimiento vegetativo y reproductivo (Beatley, 1974; Ehleringer et al, 1978).

Los procesos fenológico representan en estos ecosistemas cambios estacionales en el volumen, como en la presencia o ausencia de aquellos órganos vegetativos (hojas, tallos y raíces) que intervienen directa o indirectamente en el balance hídrico de la planta (Morello, 1958).

Considerando las relaciones entre las actividades de las plantas y los aportes de agua, Fischer & Turner (1978) reconocieron dos grupos de plantas: las pasivo-áridas y las activo-áridas, el primer grupo comprende herbáceas perennes y leñosas deciduas en sequía las cuales muestran pulsos de asimilación estrechamente relacionados a las entradas de agua, el segundo grupo está compuesto por perennes siempreverdes que mantienen tejido verde durante todo el año, incluyendo la estación seca.

2-1-3.- CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS y FISIOLÓGICAS EN ESPECIES DE COMUNIDADES SEMIDESÉRTICAS

Las plantas son organismos que deben cumplir su ciclo de vida en el lugar donde germinan, ante ésta imposibilidad de desplazarse presentan una gran plasticidad en los órganos y por lo tanto en los tejidos y estructuras secundarias que les permiten permanecer y lograr un desarrollo más eficiente en función del medio en el cual se encuentran. Por esta razón, presentan una amplia gama de formas y estructuras anatómicas a través de las cuales es posible caracterizar el estrés ambiental en el cual se desarrollan las especies (com. pers. F. Torres, 1996). Asociado a éstas manifestaciones anatómicas se presentan comportamientos fisiológicos tendientes a mantener un metabolismo adaptado a enfrentar el estrés.

A pesar de la variedad de formas de vida que ocurren en la vegetación de los ambientes áridos, aparecen algunos cambios estructurales similares en los órganos de cada planta (Pyykkö, 1966). Los parámetros ambientales en los desiertos parecen afectar la anatomía de las hojas, cambiando el número de capas de células del mesófilo y/o las dimensiones de las células, esto tiene sus consecuencias en el área celular interna disponible para la absorción de

CO₂, por lo que cambios en la anatomía foliar afectan directamente la actividad fotosintética y el uso eficiente del agua (Turner & Kramer, 1980).

Un factor ambiental que puede tener gran influencia en la anatomía de la hoja es el nivel de iluminación, sin embargo, las temperaturas y las relaciones hídricas en la hoja producen también efectos importantes. Tanto la fotosíntesis como la eficiencia en el uso del agua (WUE) pueden ser influenciadas por cambios en las propiedades de las células del mesófilo (Nobel, 1980b).

Entre las características anatómicas comunes a muchas plantas del desierto se encuentran: células pequeñas, escasos espacios intercelulares, paredes celulares gruesas, elementos de conducción estrechos y abundantes, estomas hundidos, alta densidad estomática, cutículas gruesas, etc., siendo todas adaptaciones que les permiten funcionar en condiciones de baja e intermitente disponibilidad de agua en el suelo y elevada evaporación (Solbrig et al, 1977 a; Turner et al, 1980).

En relación al comportamiento fisiológico, varios estudios han descrito diferencias en los patrones estacionales del potencial hídrico foliar entre distintas formas de vida, evidenciándose así variadas respuestas a la sequía (Halvorson et al, 1974; Odening et al, 1974; Szarek et al, 1977).

Monson et al, 1982, indican que las adaptaciones a la sequía en especies del desierto de Sonora, son reflejadas en los componentes estacionales del potencial hídrico. Así aquellas especies que se caracterizan por resistir los periodos de sequía (ej: *Atriplex* y *Larrea*), exhiben potenciales osmóticos relativamente bajos y alta presión de turgor, con ajustes estacionales en ambos casos. Por el contrario, aquellas especies que ocupan microhábitats mésicos (ej: *Baccharis* y *Erodium*), poseen potenciales osmóticos relativamente altos y baja presión de

turgor. *Encelia* sp., exhibe niveles intermedios de estrés estacional y presenta comportamientos intermedios en los componentes del potencial hídrico foliar.

Un factor que afecta la fotosíntesis es la baja hidratación; la pérdida de agua por los estomas es restituida por la absorción desde el suelo por las raíces, si la transpiración excede a la absorción se desarrollan potenciales hídricos negativos y en consecuencia las tasas de fotosíntesis decrecen. La habilidad de las células para resistir altos niveles de deshidratación (potenciales hídricos muy negativos) se relaciona aparentemente con el tamaño pequeño de las células, las gruesas paredes celulares, una alta presión osmótica y cambios bioquímicos y biofísicos en el aparato fotosintetizador (Solbrig et al., 1977b).

2-1-4.- INTERACCIONES ENTRE LAS ESPECIES VEGETALES EN COMUNIDADES SEMIDESERTICAS

Las interacciones, positivas o negativas, entre las plantas superiores son muy complejas. En los ambientes áridos se presentan interacciones negativas de competición o de inhibición bioquímica (alelopáticas) y positivas o de facilitación, que ayudan a algunas especies a sobrevivir bajo esas condiciones ambientales. Los efectos de una especie sobre otra puede ser el producto de múltiples interacciones en las cuales los mecanismos de facilitación pueden actuar simultáneamente con procesos de competición o alelopáticos (Valiente & Ezcurra, 1991). Determinadas plantas pueden facilitar el establecimiento de otras plantas mediante el mejoramiento del medio ambiente, alterando las características del sustrato o incrementando la disponibilidad de recursos, o pueden actuar indirectamente por eliminación de los competidores potenciales, introduciendo otros organismos beneficiosos tales como

microorganismos del suelo, micorizas o polinizadores, o bien dando protección contra los herbívoros (Callaway, 1995).

La competencia, tal como fue definida anteriormente, representa las relaciones entre dos o más organismos que usan el mismo recurso cuando se presenta un suministro limitado, a una escala que puede ser un espacio en el paisaje o una unidad de alimento para un animal o una molécula de agua para una planta (Grubb, 1992).

En la vegetación de los desiertos esa competición se refleja en primer lugar, en los altos porcentajes de inversión de recursos en el sistema radical, característica seleccionada por brindar mayor capacidad de competir por el agua durante las fases de sequía. Ehleringer (1984a) y Ehleringer & Cook (1984b), determinaron fuerte inhibición entre arbustos vecinos como resultado de la competición por el agua, en la dinámica de los arbustos de *Encelia farinosa* para el desierto de Sonora.

En relación a las interacciones bioquímicas, las interacciones alelopáticas consisten en la liberación de pequeñas cantidades de tóxicos (terpenos o fenoles) que pueden ser responsables de una masiva reducción en el crecimiento de plantas y en la absorción de agua y nutrientes, ejerciendo una fuerte influencia en los microambientes (Muller, 1966).

Esta inhibición bioquímica puede ser igualmente importante en climas húmedos que en áridos, pero se presenta con mayor intensidad en situaciones de sequía donde este tipo de inhibidores afecta principalmente el período de establecimiento de plántulas. Por esta razón existe una marcada tendencia de las plántulas de los arbustos a establecerse en zonas desnudas lejos de la acción alelopática de las plantas adultas. Un ejemplo de esta inhibición lo encontramos en el arbustal de *Salvia leucophylla* y *Artemisia californica*, especies de la vegetación de chaparral del sur de California. Debajo y entre los arbustos de *Salvia* y *Artemisa*

el suelo se presenta completamente desnudo o bien pueden existir plántulas esparcidas de *Erodium*, *Festuca* y *Bromus* algunas de las cuales sobrevive pero no todas llegan a la madurez. En este caso compuestos tóxicos liberados por la parte aérea de los arbustos son los que ejercen la acción alelopática (Muller, 1966).

HERBIVORIA:

Las plantas producen una variedad de estructuras y sustancias que alimentan especies de animales, incluyendo tejidos vegetativos y reproductivos, polen, néctar, frutos, semillas y detritos. Esos tipos de tejidos son diferentes física y químicamente y evolucionaron bajo distintas presiones de selección. Por ejemplo, el néctar y la pulpa de frutos y en algunos casos el polen, han evolucionado de tal modo que atraen animales a la planta, permitiendo la transferencia del polen y la dispersión de las semillas (Orians & Solbrig, 1977).

Como respuesta a la herbivoría se presentan una variedad de mecanismos defensivos (físicos, químicos, fisiológicos y bióticos) que ayudan a reducir el posible daño. Las defensas varían entre especies en cantidad y calidad (Coley et al, 1985), determinando grandemente el nivel de resistencia de la planta al herbívoro (Ernest, 1994). Tres hipótesis se han presentado para explicar la inversión en defensas que puede esperarse en plantas de diferentes tipos, ellas son:

1.- La propuesta por Feeny (1976):

Se espera que las plantas altamente aparentes en el espacio (cubren una gran parte del paisaje) o en el tiempo (poseen órganos persistentes), inviertan más en defensas (en términos de inversión de materia seca) y que tengan defensas químicas cuantitativas (principalmente taninos) lo cual reduce el valor nutritivo. Las plantas que son menos aparentes pueden invertir menos en defensas y se espera que tengan defensas cualitativas (alcaloides y glucosinolatos) lo cuales son tóxicos o nocivos a todas las especies de animales excepto algunos pocos que se han especializado a ellas.

2.- La propuesta por Coley et al (1985):

Las plantas que crecen en sitios pobres en recursos (carentes de nutrientes o de luz) y que son menos capaces de recuperarse a una desfoliación parcial se espera que inviertan más en defensa, particularmente en defensas "inmóviles" tales como paredes celulares anchas y taninos, los cuales no son continuamente resintetizados ni traslocados desde las partes senescentes.

Las plantas que crecen en sitios ricos en recursos y pueden recuperarse después de la desfoliación se espera que inviertan menos en defensas, y particularmente tienen defensas "móviles" tales como alcaloides y terpenos que, se cree, están sujetos a constante síntesis y son capaces de translocarse desde los órganos senescentes.

3.- La propuesta por Edwards (1989):

Algunas características importantes determinadas como "defensas" por Feeny y Coley son tratadas como partes de una "resistencia neutral" de la planta, ej: paredes celulares anchas de la epidermis o bandas de fibras las cuales aportan protección contra daños físicos, microorganismos y animales, también los taninos, efectivos contra los hongos y animales. Las defensas puras contra animales son defensas químicas (alcaloides, terpenos, glucosinolato). Las plantas con grandes resistencias neutrales son generalmente más primitivas y de lento crecimiento, las plantas con menos resistencias neutrales son más avanzadas y necesitan más defensas verdaderas.

Varios factores causan respuestas diferenciales a la herbivoría. Generalmente el medio interactúa con el genotipo de la planta para producir un fenotipo que varía en resistencia a la herbivoría, pero generalmente la magnitud de ésta es determinada por la función del insecto (Mopper et al, 1995).

La riqueza de formas de vida en la vegetación de los ambientes áridos y la estacionalidad en la producción de tejidos resulta en un grupo extremadamente variable de adaptaciones anti-herbivoros, tanto físicas como químicas. Las plantas del desierto poseen una variedad de tóxicos, aproximadamente el 2.6 % de las anuales y el 1.7 % de las perennes de la vegetación del desierto de Sonora poseen venenos que afectan al ganado y a otros herbívoros, cuando los tóxicos están presentes en las perennes ellos se concentran en los tejidos más jóvenes. Las hojas de *Larrea* y *Prosopis* en dos áreas de desierto: Sonora (EE.UU y México) y el Bolsón de Pipanaco (Argentina), contiene altas concentraciones de reductores digestivos. La asociación entre taninos (reductores digestivos) y las formas perennes leñosas en los desiertos ha sido demostrada por Bate-Smith y Metcall (1957 citado en Orians & Solbrig, 1977).

2-2.- LOS SÍNDROMES ADAPTATIVOS EN DIFERENTES ECOSISTEMAS

Pocos investigadores han utilizado la expresión *Síndromes Adaptativos* para caracterizar los patrones de comportamiento que la vegetación manifiesta en relación al ambiente, en algunas situaciones se ha empleado para identificar procesos particulares como dispersión, facilitación, acción del fuego, etc.

Sarmiento (1984) en los Ecosistemas y la Ecosfera , hace referencia a los *Síndromes Adaptativos* que presenta la vegetación de las regiones áridas frente al estrés hídrico, distinguiendo una estrategia evasiva frente al síndrome que tolera la condición de sequía. En función del comportamiento que presentan las especies de diferentes formas de vida y ciclo biológico ante las condiciones de humedad, define el "síndrome xerofítico", característico de las formas suculentas, como el grado máximo de respuestas adaptativa a esos ambientes.

Basados en los patrones morfofuncionales relacionados con la economía de agua, el contenido de nutrientes y ganancias de carbono, Sarmiento et al (1985) determinan los *Síndromes Adaptativos* de especies leñosas presentes en las Sabanas Neotropicales para las cuales se establece un gradiente continuo desde aquellas especies que presentan la estrategia de evadir a otras con un marcado síndrome de tolerancia. De un modo similar Sarmiento (1992), caracteriza los *Síndromes Adaptativos* en gramíneas perennes de las sabanas de América del Sur, estudio basado en este caso en patrones morfológicos y en los diferentes mecanismos para resistir la sequía y el fuego característico de esos ecosistemas.

Monasterio (1986), caracteriza de las estrategias adaptativas de tres especies del género *Espeletia* (rosetas gigantes) que crecen en el Páramo Desértico, en las partes más altas de los Andes. Para esta caracterización tiene en cuenta la dinámica del crecimiento y

reproducción, los patrones de biomasa y distribución de energía, la importancia fisiológica de la médula, la pubescencia de la hoja, la fauna de la hojarasca sujeta a la planta y su relación con la descomposición y el ciclado de minerales, en respuesta a un ambiente con bajas temperaturas anuales, que pueden llegar al punto de congelamiento en las primeras horas de la mañana. Aún cuando el trabajo analiza las estrategias adaptativas, aporta bases importantes en el estudio de las adaptaciones que forman parte de los síndromes adaptativos de estas especies.

Mabberley (1986), estudia las especies afroalpinas del género *Dendrosenecio*, que serían representativas, junto a especies del género *Lobelia*, de las rosetas gigantes presentes en las altas montañas tropicales de África, determinando dos síndromes adaptativos: "hyperpachycaule" y "helophyta" que relaciona con las extremas fluctuaciones diurnas características del clima de esas montañas.

Armesto *et al.*, (1989), estudian los síndromes adaptativos en la dispersión de las semillas del bosque lluvioso en la Isla Chiloé (Chile) comparándolos con otros bosques templados en Nueva Zelanda y bosques neotropicales tanto húmedos como secos. La caracterización de los síndromes se realizó en base a las formas de vidas presentes y a su ubicación en los estratos del bosque. Así se determinó que la Ornitocoria era el síndrome predominante de cada forma de vida (70% en árboles, 59% en arbustos y 72% en lianas y epifitas), solamente entre las especies emergente la anemocoria fue el síndrome más frecuente. La distribución de los síndromes de dispersión fue semejante en Chiloé y Nueva Zelanda, mientras que la mamocoria resulta más significativa en todos los sitios neotropicales.

Keeley (1991), detectó dos síndromes adaptativos en el chaparral de California relacionados con el tiempo requerido para el establecimiento de las plántulas después de los incendios. De este modo delimita los taxos que son resilientes a los pulsos periódicos del

fuego pero que no muestran ninguna adaptación especializada a esa perturbación, los reclutamientos de plántulas no ocurren después del fuego y el establecimiento de las plántulas y la expansión potencial de la población solamente ocurre bajo condiciones libres de fuego, esa especie son referidas como fuego-persistentes. En contraste, otras especies son no solamente resilientes al fuego sino que han especializado el tiempo de reclutamiento a condiciones post-fuego, estas especies presentan el síndrome de escapar a la acción del fuego.

Han sido descritas interesantes estrategias adaptativas a nivel de dispersión de semillas y germinación en especies del desierto de Negev en Israel. Basados en características morfológicas de las semillas o de las unidades de dispersión, en estructuras secundarias como pelos, púas, superficies mucilaginosas, y en los factores ambientales que intervienen, se caracterizaron dos estrategias (posibles síndromes) vitales para la supervivencia bajo condiciones extremas : la de *escape*, una estrategia en la dispersión que reduce masivamente el consumo por predadores mediante el ocultamiento de las semillas en el suelo; y la *oportunista*, una estrategia en la germinación en la cual sólo una parte de las semillas germina después de eventuales lluvias (Guterman, 1994).

Callaway, (1995), en su estudio sobre interacciones positivas entre plantas, define a los patrones de asociación positivos entres plántulas de una especie y plantas adultas "refugio" de otra especie, como el *síndrome de plantas refugio*, el cual resulta muy importante para reducir los efectos de la sequía y de las altas temperaturas en las fases de establecimiento de muchas especies que crecen en ambientes áridos. Este síndrome puede variar entre las distintas especies que actúan como plantas refugio.

2-3.- CARACTERIZACIÓN DEL "GRADIENTE DE BAJADA" EN VALLES SEMIDESERTICOS

Los ambientes de valle en las regiones áridas ofrecen estrechas relaciones entre las condiciones del medio físico y la vegetación. Las condiciones climáticas se encuentran condicionadas por la configuración de la cuenca y el sistema de vientos locales, donde se producen movimientos diarios y estacionales del viento como los representados en las Fig.5, determinados por las oscilaciones de temperaturas (Geiger, 1965) predominando los "vientos de montaña" en invierno y los "vientos de valle" en verano (Prottaska. 1976). El riesgo de heladas es mayor en los fondos de valles con orientación N-S debido a que anochece antes y amanece más tarde, con lo cual el período de embolsamiento del aire frío en el fondo del valle es más largo que en los orientados O-E. La distribución de temperaturas y humedad en una ladera han sido representados en las Fig.6 y 7.

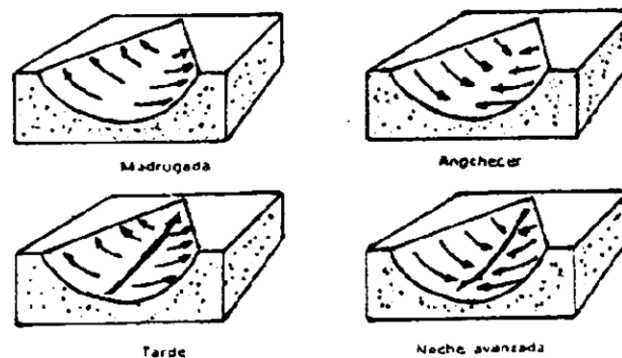


Fig. 5. - Variaciones diurnas en los movimientos de aire en un valle normal.
(Geiger, 1965 citado en C.E.O.T.M.A)

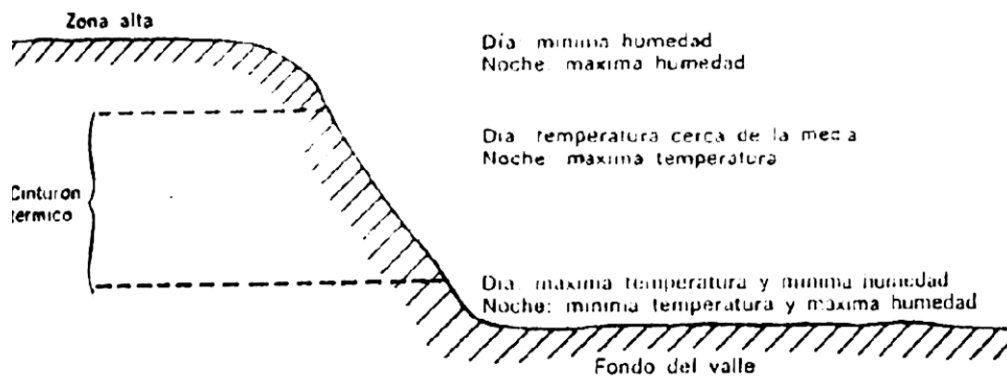
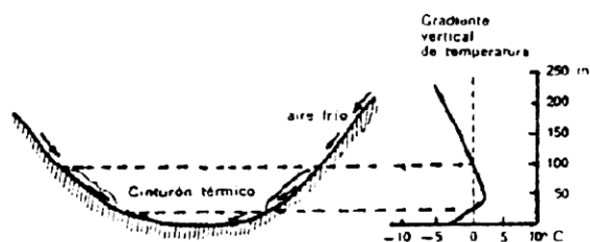


Fig. 6. - Temperaturas en una ladera de valle

Fig. 7.- Cinturón térmico característico de valles de latitudes medias



Varios procesos erosivos afectan estas zonas de valles áridos, producidos principalmente por la acción del viento y las lluvias que favorecidas por las fluctuaciones térmicas diarias, la ocurrencia de heladas y la escasa cobertura vegetal, han ocasionado un modelado particular del paisaje. En esta dinámica ambiental, el proceso de *escorrentía* toma gran importancia ya que en su acción descendente comunica los diferentes sectores de las Bajadas y la zona de fondo de valle, determinando un continuum en la acción erosiva. Generalmente representa un efecto negativo para el ecosistema ya que las corrientes superficiales no solo producen erosión con cárcavamiento y rasgos morfológicos acentuados, sino también, el arrastre de partículas minerales, de mantillo y de nutrientes (Sarmiento, 1984).

Así se producen laderas con suelos empobrecidos y fondo de valles con gran acumulación de elementos que en la mayoría de los casos resultan adversos para el desarrollo de la vegetación como lo son las formaciones salinas o la presencia de suelos arcilloso-limosos.

Las unidades de paisaje presentes en los valles pueden ser reunidas en dos grupos fisiográficos: la zona pedemontana (denominada "Bajada" por algunos autores) y el fondo de valle o de relleno aluvial

Las "Bajadas" marcan un gradiente en el que se establece un sector superior de abanicos coalescentes que parten de la base de los elementos orográficos, con pendientes marcadas, rocas superficiales y suelos arenosos; y un sector bajo de pendientes suaves, profundidades más uniformes de los suelos y textura más fina. Esta amplia unidad se encuentra generalmente interrumpida por lomadas y cerros bajos de origen igneo o sedimentario. En el fondo del valle, se pueden definir dos unidades: la zona de acumulación eólica que origina extensas áreas ocupadas por dunas y médanos, y la zona de playa, que limita con los cauces estacionales y se caracteriza por presentar un relieve llano producto de la acumulación de material aluvial o lacustre, con suelos de textura muy fina y con grados variables de salinidad (Montaña & Breimer, 1988).

Las "Bajadas" son de carácter deposicional compuestas de sedimentos aluviales con un cambio gradual en la textura del suelo, de arenosa a fina, y de formas del paisaje desde la parte superior a la inferior (Mac Mahon, 1988). El gradiente de humedad asociado con la topografía de las Bajadas interviene fuertemente en la distribución de las comunidades vegetales. En el clásico trabajo sobre patrones de la vegetación en el desierto de Sonora, Shreve (1951) atribuye la variación de la vegetación primariamente al gradiente topografía-textura del suelo y secundariamente a la variación espacial y al substrato geológico. Investigaciones más recientes han demostrado la importancia del gradiente topografía-textura

del suelo en el control de la vegetación en el desierto de Sonora (Whittaker & Niering, 1965; Key et al, 1984; Goldberg & Turner, 1986; Bower, 1988), como también en el desierto de Chihuahua (Stein & Ludwig, 1979; Wierenga et al, 1987) y el desierto de Mojave (Yeaton & Cody, 1979).

El paisaje físico sobre el cual se encuentra la vegetación de los valles áridos no puede ser considerado como estático o de unidades fijas. Las formas aluviales, principalmente los sistemas de conos aluviales, que cubren la mayoría de los desiertos del sudoeste de América han sufrido, en el orden de cientos a miles de años, cambios drásticos debido a procesos de deposición y erosión ocasionando la abrupta yuxtaposición de suelos de diferentes edades y con diferentes grados de desarrollo en los perfiles, por lo que es necesario el conocimiento de la dinámica del paisaje para el entendimiento ecológico de las comunidades vegetales que habitan estos ambientes (Mc Auliffe, 1991, 1994).

La importancia del substrato geológico en los ambientes del desierto es ampliamente reconocido pero pocos estudios se refieren a las variaciones de la comunidad vegetal en relación con las diferencias litológicas. Parker (1991), examina las relaciones vegetación-ambiente en un área del desierto de Sonora, determinando que la distribución de árboles, arbustos y cactus para el área considerada refleja el control subordinado de las variables ambientales operando en diferentes escalas, donde los procesos geomorfológicos responsables de la formación de las "Bajadas" fomentan la variación topográfica y las propiedades del suelo a escala local. De este modo el substrato litológico y el aspecto de las pendientes interactúan para complicar los clásicos gradientes de humedad y nutrientes asociados con la secuencia de "Bajada", donde la insolación tiene una actuación fundamental en la disponibilidad de humedad (Mc Auliffe, 1994).

El modelo de gradiente de Bajada sugerido para explicar las relaciones entre ambiente y vegetación, ha recibido nuevos aportes a partir del empleo de los métodos de análisis de gradientes (Whittaker, 1956, 1957 y 1975) y las técnicas de ordenamiento (Curtis & McIntosh, 1951, Bray & Curtis, 1957), afirmando para un grupo de investigadores la visión de que las Bajadas consisten de un gradiente espacial determinado por la textura del suelo la cual produce cambios continuos a lo largo de la unidad (Barbour & Diaz, 1973; Solbrig et al, 1977; Bowers, 1986).

Para McAuliffe (1994), el modelo de gradiente de Bajada subestima considerablemente la complejidad geomorfológica, del suelo y su relación con la distribución de especies, ya que los procesos que determinan la estructura y funcionalidad de la comunidad vegetal se relacionan por varios caminos con las características del paisaje, por ejemplo, con la edad y estabilidad de las zonas, las características topográficas o con los perfiles del suelo que intervienen en la disponibilidad y movimiento del agua.

Las Bajadas son complejos mosaicos de diferentes formas geomorfológicas compuestas de sedimentos aluviales y coluviales donde las partículas arenosas predominan en el material detrítico de las partes altas, y las partículas más finas son transportadas al fondo del valle.

El patrón de los suelos de abanicos de bajadas presenta un cambio gradual en la distribución de los tamaños de partículas con la elevación, el gradiente va desde suelos de textura arenosa en las partes altas a los de textura fina en las partes bajas del gradiente de Bajada, con altos porcentajes de roca, grava y arena cuarzosa arriba y más altos de arena fina, limo y arcilla abajo. Este gradiente en el tamaño de partículas influye en la distribución y abundancia de las plantas, puesto que gobierna las tasas y magnitudes del flujo de agua en el suelo. Hay más agua disponible para las plantas en suelos gruesos de las partes altas que en

los de textura fina de las partes bajas, donde además el mayor contenido de sales incrementa fuertemente el estrés hídrico (Yang & Lowe, 1956; Fuller, 1968). Mientras que los suelos de textura fina tienen mayor capacidad de campo que los gruesos, y están en una posición que reciben más escorrentía, mantienen agua bajo altas tensiones superficiales, por el alto contenido en sales, por lo que en definitiva tienen menos agua disponible para las plantas.

Ha sido bien establecido que la textura del suelo se encuentra correlacionada con la composición y estructura de los arbustales del desierto con mayor diversidad de especies y formas de vida en las partes altas (Lowe et al, 1973; Solbrig, 1977; Lowe, Morello, Gross & Goldstein, 1992), con asociaciones de plantas que conforman un grupo de formas y estrategias que explotan la humedad del suelo por diversos caminos y a diferentes profundidades del suelo, lo que les permite coexistir. En las partes bajas del gradiente se presenta mayor uniformidad de formas de vida y especies (Gupta, 1979), existiendo un número limitado de caminos para adaptarse a estos ambientes más áridos (Mooney, 1974).

Este gradiente en la diversidad de formas de vida en las Bajadas, es el resultado de diferentes factores: la habilidad fisiológica de las plantas, la competencia por la limitada humedad del suelo y las interacciones positivas entre las plantas que involucran "facilitación". No todas las especies y particularmente no todas las formas de vida pueden ocurrir en todas las asociaciones de Bajada, así la alta salinidad, las bajas tasas de difusión del oxígeno sumados a la baja disponibilidad de humedad, sitúa a los suelos de las partes bajas más allá de la capacidad fisiológica de muchas especies de desierto (Bower & Lowe, 1986).

2.4.- LAS COMUNIDADES VEGETALES EN LOS AMBIENTES DESERTICOS

Los ambientes desérticos presentan una vegetación muy abierta determinada por las limitaciones impuesta por la irregular disponibilidad de agua y todas las demás características del clima, topografía y drenaje, producto de las bajas precipitaciones o asociadas a ellas. Las bajas precipitaciones y los extensos periodos de sequía sumados a las altas temperaturas, ocasionan situaciones de "estrés" que afectan el normal funcionamiento de las plantas. De este modo se reúnen condiciones ambientales que controlan fuertemente la presencia de ciertas formas de vida y crecimiento, los tipos de reproducción, la distribución de los individuos, su tamaño y arquitectura, los tipos de semillas y su dispersión, las oportunidades de germinar, las posibilidades de supervivencia de plántulas, las interacciones entre las especies.....etc.

Las comunidades de plantas del desierto presentan según Shreve (1951) tres características distintivas de las de otros ecosistemas: las bajas estaturas de los arbustos, un patrón de distribución abierto y las mezclas de diferentes formas de vida. A partir de esas tres características fundamentales se establecen múltiples relaciones que hacen al funcionamiento y estructura del ecosistema, un ejemplo sería el caso de las bajas estaturas de los arbustos, lo que explica la escasez de plantas subordinadas o la formación de pocos estratos en la vegetación.

La uniformidad de alturas y densidad que presentan los arbustos en algunos sectores de las comunidades desérticas, tienden a ocultar la diferencia en edades de las plantas individuales por lo que es preciso observar ciertas características para su determinación,

como ser: el tamaño del tallo basal desde el cual salen las ramas, o bien el tamaño y número de ramas en el caso de no presentar un tallo definido, el número de ramas muertas y la uniformidad de la superficie del suelo en la base de los arbustos más jóvenes o la formación de un montículo para los individuos más adultos (Shreve, 1942).

La flora de los desiertos está compuesta de arbustos perennes: siempreverdes, deciduos o áfilos; suculentas de varias formas (cilíndricas, ramificadas o no, columnares, en rosetas, etc.); un gran número de anuales; geófitas y pequeños árboles a lo largo de los cursos de agua o depresiones. Esta diversidad de formas de vida indica que existen varias soluciones competitivamente viables al problema de sobrevivir y reproducirse en el desierto (Orians & Solbrig, 1977). El comportamiento más específico y que caracteriza a las plantas de los ambientes áridos es su respuesta oportunista a los aportes de agua que se presentan en eventos infrecuentes e impredecibles (Noy-Meir, 1973; Solbrig et al, 1977).

De manera general es posible determinar dos tipos principales de formas de crecimiento en los ambientes áridos:

1.- Plantas perennes, que pueden ser suculentas o herbáceas, pero más frecuentemente arbustos bajos: deciduos, áfilos o siempreverdes.

2.- Plantas anuales, que germinan después de las lluvias y completan su ciclo de crecimiento durante una corta estación. Las efímeras, las formas más oportunistas de esta clase, pueden formar un tapiz denso en la estación de lluvias.

Muchos arbustos perennes, independientemente de presentar hojas (siempreverdes o deciduas) o ser áfilos, son capaces de crecer vegetativamente e iniciar su actividad reproductiva ante una cantidad mínima crítica de lluvias, ese mínimo en las precipitaciones es

aproximadamente de 25 mm. En relación a las anuales, la germinación también es disparada por un mínimo crítico de lluvias, sin embargo los porcentajes de germinación y crecimiento vegetativo aumentan con la precipitación (Beatley, 1974). Algunas semillas requieren fuertes lluvias para germinar por presentar inhibidores en la testa los cuales se lavan con una precipitación mayor a 25 mm (Ehleringer, 1980, 1984).

La distribución de las formas de vida no es uniforme sugiriendo limitaciones adaptativas y competitivas de formas específicas de vida. Algunas regiones se caracterizan por comunidades complejas, mientras que otras presentan formaciones cercanas a monoespecíficas (Ehleringer, 1980) como el caso de los arbustales de fondo de valle dominados por especies del género *Larrea* en el ecosistema del Monte.

Los arbustos dominan el paisaje árido, las suculentas de varios tipos son mucho más frecuentes sobre las pendientes rocosas que en los lugares de arenas finas, las anuales si bien ocurren en todos los sitios, su abundancia como una forma de vida adaptativa es mayormente afectada por la variabilidad de las precipitaciones, este último grupo desarrolla la fase activa de su ciclo de vida cuando el estrés hídrico está en su mínimo permaneciendo el resto del tiempo en forma de semillas latentes (Ehleringer, 1980; Solbrig *et al*, 1977). Las efímeras de verano e invierno, que parecen estar restringidas a ciertos micrositios favorables, se encuentran condicionadas en su germinación por las cantidades de lluvias y los regímenes de temperaturas (Bowers, 1986).

De acuerdo al modelo de ordenamiento triangular mencionado anteriormente, se establece que la competencia entre individuos de la misma o diferente especie declina en importancia e intensidad en las comunidades con incremento en las condiciones de estrés. Esta afirmación ha sido comprobada a través de distintas investigaciones entre las que mencionamos la de Kadmon & Shmida (1990), quienes midieron la disminución en la

competición entre dos anuales de desierto a lo largo de un gradiente de decrecimiento en el aporte de agua.

En general, las comunidades vegetales de los ecosistemas desérticos y semidesérticos presentan mucho menos competencia que la de otros ambientes, la lucha mayor de las plantas no es entre ellas sino con el medio ambiente que las rodea (Shreve, 1951).

Interacciones competitivas importantes se han observado en el desarrollo subterráneo de las plantas de desierto, donde el sistema radical adquiere gran expansión para lograr explotar al máximo la humedad del suelo y los nutrientes. La parte aérea de la vegetación presenta marcadas situaciones de competencia, pero son más notables las interacciones positivas o de "facilitación" a través de las cuales ciertas especies obtienen protección contra predadores y patógenos a la vez que se ven beneficiadas por las relaciones favorables de humedad y nutrientes que les ofrecen las plantas refugio. Los cambios en el microambiente producido por las plantas "refugio" adquieren especial importancia en la estructuración y dinámica de muchas comunidades de plantas en estas regiones .

En muchas zonas áridas el reclutamiento de algunas especies ocurre bajo arbustos "refugio", que modifican favorablemente el medio bajo sus copas (Turner *et al.*, 1969, McAuliffe, 1984). Esta interacción ha recibido variadas interpretaciones, el mayor número de semillas bajo los arbustos puede deberse al transporte por animales (Olim *et al.*, 1989), por el viento (Went, 1942) o por el agua (Agnew *et al.*, 1960), a la protección de las plántulas contra la radiación directa del sol y las altas temperaturas del suelo (Franco *et al.*, 1989), a la protección de las plántulas contra las heladas (Nobel, 1980a) o contra herbívoros (Ezcurra *et al.*, 1991; Grubb, 1992).

En el desierto de Sonora dos pequeños cactus *Mammillaria microcarpa* y *Echinocereus englemannii* aparecen generalmente bajo un cactus arborescente *Opuntia fulgida*, que les protege contra los herbívoros y en cierto modo contra algunos factores abióticos como el calentamiento, la sequía y las temperaturas congelantes (Mc Auliffe, 1984).

Valiente & Ezcurra (1991) estudiaron la relación entre plántulas de un cactus columnar gigante y plantas refugio de *Mimosa luisana* en el Valle de Tehuacán (México), indicando los tipos de interacciones positivas que se establecen. Agnew & Haines (1960), mostraron como numerosas especies de hierbas anuales y perennes ocurren en densidades altas bajo el dosel de *Astragalus spinosa*, un arbusto de las regiones desérticas de Irak.

2-5.- LAS ESPECIES VEGETALES EN LOS AMBIENTES SEMIDESERTICOS

Las especies que crecen en los ambientes áridos deben afrontar las contrariedades impuestas por el medio físico, adverso, variado y riguroso, donde las altas temperaturas y la sequía son dos factores que afectan severamente su crecimiento. En respuesta a estas condiciones, las especies de los ambientes áridos presentan ciertas características que las distinguen de las que crecen en lugares húmedos. Esas características llamadas "xeromórficas" por Schimper (1903), incluyen reducción en la superficie-volumen de las hojas,

reducción de los espacios intercelulares, incremento en clorénquima y numerosos cambios en la forma y tamaño de las hojas y arquitectura de la planta. También se presentan características fisiológicas importantes en las hojas como incremento de la resistencia estomática, y baja hidratación de los tejidos, o succulencia y cambios en los componentes del potencial hídrico foliar (Solbrig *et al.*, 1977; Turner & Kramer, 1980 y Kramer, 1983).

En respuesta a las condiciones ambientales de los desiertos, se desarrollaron diversas estrategias adaptativas por medio de ajustes de mecanismos morfofuncionales que les permitieron permanecer en el tiempo y el espacio. Así evolucionaron por una parte poblaciones que mediante un acortamiento progresivo de su período activo lograron *escapar* a la sequía, concentrando sus principales actividades funcionales en los períodos con suficiente agua disponible. Esta estrategia de escape comenzó tal vez con la pérdida estacional del follaje durante la estación seca, presentando su manifestación extrema en el caso de las especies anuales (efímeras) que desarrollan todo su ciclo de vida en pocos meses o incluso en pocas semanas. Un caso diferente lo constituyen las especies cuya estrategia adaptativa tiende a *evadir* los efectos desfavorables de la sequía explotando al máximo los escasos recursos hídricos existentes, esto lo logran a través del desarrollo de un sistema radical extenso que le permite explorar un volumen considerable de suelo y extraer el agua, esta estrategia ocasiona un gran distanciamiento entre los arbustos del desierto.

Otra forma de escapar a la sequía la presentan las formas freatófilas de fondo de valle (*Prosopis* spp) que aprovechan el agua acumulada en los niveles freáticos subterráneos más o menos profundos.

Un tercer tipo de estrategia adaptativa al estrés hídrico es la de las especies que tienden "tolerar" la sequía, economizando el agua cuando ésta es escasa y acumulándola

rápidamente cuando está disponible. Las formas extremas en este tipo de adaptación la presentan las especies con marcada tendencia a la succulencia en sus tejidos las que representan la máximas adaptaciones a los ambientes xéricos (Sarmiento, 1984).

En relación a los comportamiento de *escape, evasión y tolerancia* a la sequía en las especies de ambientes desérticos, surgieron clasificaciones basadas en distintas características, como la propuesta por Keamez & Shantz (1911) sobre los requerimientos de agua, ajustada posteriormente por Kozlowki (1964 citados en Brown, 1968) para caracterizar los requerimientos metabólicos, esta clasificación indica los siguientes tipos de estrategias:

Escape a la Sequía. Comprende plantas con marcado ciclo anual. Incluye las efímeras que germinan con la llegada de suficientes precipitaciones, y crecen, florecen, producen semillas y mueren antes que la humedad del suelo se agota.

Evasión a la Sequía. Comprende plantas que son capaces de restringir las pérdidas de agua o presentar un extenso sistema radical. Las restricciones involucran modificaciones del aparato estomático, reducción de la transpiración cuticular y presencia de tricomas.

Resistencia a la Sequía. Comprende las plantas que tienen la habilidad de permanecer largos periodos sin suministro de agua. Incluye a los cactus y otras succulentas como *Euphorbiaceae*, *Asclepiadaceae* de Africa y ciertos géneros de *Liliaceae*.

Cloudsley-Thompson y Chadwick (1964) presentan una clasificación diferente:

Tolerancia a la Sequía. Plantas cuyo protoplasma puede sufrir deshidratación sin un daño permanente.

Evasión a la Sequía. Plantas que resisten las pérdidas de agua cerrando los estoma y reduciendo la transpiración cuticular, incrementando la toma de agua del suelo o aire y mejorando la conducción del agua absorbida.

Escape a la Sequía. Plantas que completan su ciclo de vida durante la estación lluviosa.

Las efímeras se presentan preadaptadas a las condiciones del desierto donde todas sus semillas son capaces de resistir la sequía. Puesto que las lluvias son impredecibles en los desiertos, las semillas de las anuales se dispersan cuando el suelo está húmedo (no por muchos días), permaneciendo latentes por largos periodos (10 o más años). Las deciduas perennes sobreviven a la estación de alto estrés hídrico en un estado de dormancia diferente al de las anuales, puesto que mantienen más tejidos durante el periodo de sequía, lo cual les permite responder con tasas más altas de crecimiento cuando la humedad aparece.

Los arbustos siempreverdes que resisten la sequía son también llamados "verdaderas xerófitas", pues son capaces de fotosintetizar todo el año gracias a su extenso sistema radical que capta el agua presente en profundidades intermedias del suelo, imponiendo potenciales muy negativos para poder extraerla. Un ejemplo son los arbustos de *Larrea tridentata*, *L. cuneifolia* y *L. divaricata*, capaces de mantener un crecimiento vegetativo bajo fuertes niveles de estrés hídrico (-50 bares). Estos arbustos siempreverdes que resisten la sequía son los elementos dominantes de la vegetación de desiertos y semidesiertos con precipitaciones anuales de 50-200 mm (Solbrig *et al.*, 1977; Ehleriger, 1984; Yaung & Nobel, 1986).

En relación a las formas suculentas, además de sus conocidos sistemas de almacenaje de agua, también exhiben un metabolismo ácido crassuláceo (CAM) caracterizado por fluctuaciones diurnas en la acidez de los tejidos y en la apertura estomática nocturna, lo que permite la incorporación de CO₂ en la noche acumulándolo en los tejidos para su posterior reducción fotosintética diurna. Otras características diferenciales de las formas suculentas consisten en la reducción o desaparición total de las estructuras foliares, el desarrollo de un sistema radical superficial extensivo y alta presión osmótica en sus células. De este modo, las suculentas representan un completo "síndrome xerofítico" o sea un conjunto de adaptaciones morfofuncionales que se combinan y refuerzan para permitir un balance hídrico positivo ante condiciones de sequía (Mooney *et al*, 1977; Solbrig *et al*, 1977, Sarmiento, 1978). La ausencia de las formas suculentas en determinados sitios de los ambientes áridos depende en gran medida de las condiciones que requieren las plántulas para establecerse. Las plántulas de las suculentas deben desarrollar suficiente tejido que conserve por tiempo prolongado el agua recibida en la estación húmeda, dado su crecimiento extremadamente lento (Nobel, 1980a). La presencia de micrositos resulta de gran importancia para su supervivencia, los que pueden ser aportados por las plantas refugio u otro medio de protección contra la radiación solar (Turner *et al*, 1969; Steenberg *et al*, 1969).

2-6.- CARACTERÍSTICAS ADAPTATIVAS EN DIFERENTES ORGANOS DE LA PLANTA EN AMBIENTES SEMIDESÉRTICOS

Las adaptaciones que presentan los diferentes órganos de la planta al estrés hídrico pueden ser definidas en permanentes, aquellas que involucran cambios en el tamaño,

anatomía o en la senescencia de ciertos órganos, o temporales que incluyen cambios en el ángulo de orientación (hojas y tallo) o en su disposición espacial (raíces) (Levitt, 1980).

La hoja es el órgano de mayor actividad fotosintética y el más expuesto al poder de desecación del aire y a la radiación directa en los ambientes desérticos, por lo que son más frecuentes modificaciones y adaptaciones en la hoja que en cualquier otro órgano de la planta. Las características de las hojas pueden analizarse a partir del balance energético que comprende la energía que entra (absorción de radiación solar e infraroja) y la que sale (reirradiación, convección y transpiración), lo cual determina importantes parámetros fisiológicos en relación a la pérdida de temperatura y agua. Hojas pequeñas (1-10 mm), lobadas o compuestas (ej. *Larrea*, *Bulnesia*, *Zuccagnia*) son consideradas adaptaciones a ambientes cálidos (Schimper, 1903), donde el tamaño pequeño determina altos coeficientes de transferencia del calor disminuyendo la temperatura de la hoja (Smith & Geller, 1980). Sin embargo no todas las plantas del desierto poseen hojas pequeñas, un número de perennes deciduas presentan hojas de 30-200 mm (Ehleringer, 1980), condición que puede ser beneficiosa si se presenta abundante agua en el suelo para permitir tasas altas de transpiración. Muchas de esas especies se encuentran restringidas a los micrositios donde el contenido hídrico es más favorable (Mooney *et al*, 1977; Smith & Nobel, 1977).

La radiación solar absorbida por la hoja puede ser regulada a través de la variación del ángulo de orientación (Ezcurra *et al*, 1991) y a través de un decrecimiento en la absorción, lo cual se logra por el incremento de la superficie reflectantes a través de modificaciones epidérmicas como pelos, glándulas, espinas y secreciones como ceras y resinas (Ehleringer, 1980, 1983).

Otro órgano que presenta adaptaciones notables para el establecimiento y permanencia de las especies en ambientes áridos son las raíces, las que se encuentran muy condicionadas

por disponibilidad y distribución del agua en el suelo. Así, el patrón espacial de la comunidades vegetales desérticas esta fuertemente influenciado por la disposición espacial de los sistemas radicales (Evenari et al, 1982; Fowler, 1986).

En las partes altas de las Bajadas, donde se presentan suelos rocosos y la humedad se conserva en las grietas, se desarrollan raíces con un eje dominante y de formas asimétricas con un marcado hidrotropismo; mientras que en las partes bajas, donde predominan suelos de acumulación aluvial, ocurren preferentemente sistemas radicales con marcada distribución radial. Estudios realizados por Harwitz (1989) en las Bajadas superiores e inferiores del desierto de Negev, comprueban este comportamiento en el sistema radical.

Los tallos son similares a los de otros ambientes excepto que una cierta proporción de ellos son fotosintelizadores, sobre todo en especies que poseen hojas reducidas, espinas o son afilas (Solbrig et al, 1977).

2-7.- RELACIÓN ENTRE ESTRUCTURAS ADAPTATIVAS Y COSTOS ENERGÉTICOS

Una planta capaz de incrementar la fotosíntesis a pesar de las contrariedades en la disponibilidad de recursos y del medio físico, ganarían ventajas competitivas mediante defensas contra herbívoros y una mayor energía disponible para la reproducción. Esto se encuentra estrechamente correlacionado con la ganancia neta en calorías lo cual puede ser entendido a través de la inversión de recursos en hojas, tallos y raíces en términos energéticos (Orians & Solbrig, 1977b).

Existen una variedad de mecanismos en la vegetación desértica que modifican los flujos de CO₂ y de vapor de agua, los que van desde adaptaciones fenológicas tales como las formas deciduas, a cambios morfológicos y bioquímicos profundos como son los tejidos suculentos y la fotosíntesis CAM (Ting, 1971). Los costos y beneficios de cada una de esas adaptaciones son tales que resultan competitivamente superiores en un rango muy estrecho de condiciones ambientales. Esto determina el balance energético entre el costo de las adaptaciones y la riqueza en formas de vida que presentan los ecosistemas desérticos (Orians *et al.*, 1977). El estrecho vínculo entre la toma de CO₂ y la pérdida de agua, causa un conflicto entre la habilidad de la hoja para fotosintetizar a altas tasas cuando el agua está disponible y su capacidad de ser abastecida cuando la disponibilidad de agua en el suelo es baja. Una hoja capaz de fotosintetizar con potenciales hídricos muy negativos (Hojas xerófitas) requiere de ciertas estructuras y funcionamientos que resultan muy costosos en su construcción y mantenimiento en relación a los que presentan las hojas que se desarrollan en ambientes húmedos. Las hojas que funcionan bajo estrés hídrico presentan generalmente células pequeñas, paredes celulares anchas, alta presión osmótica, abundante tejido vascular, cutículas anchas, un aparato estomático especializado,...etc., todas estas estructuras requieren más material en su construcción por unidad de volumen y por consiguiente mayor gasto energético. En relación a la toma de agua, se ha visto que las especies dominantes en los ecosistemas áridos (nanofanerófitos longevos), presentan la estrategia de desarrollar extensos sistemas radicales que logran captar mayor humedad, sin embargo, este desarrollo va ligado a un alto costo energético, el que generalmente no está asociado con la producción de estructuras en las raíces, sino más bien, en el transporte de carbohidratos desde la copa hasta las raíces. Comparativamente el costo de una unidad de raíz es menor que una de hoja, por la anatomía más simple de aquella y la carencia de tejidos de sostén. En relación al tejido de conducción que conecta la parte aérea con la subterránea, también se presenta un costo asociado, puesto que las especies desérticas generalmente desarrollan un abundante tejido vascular compuesto de vasos de pequeño diámetro los que además de evitar el embolismo en la conducción contribuyen al sostén de la planta (Solbrig & Orians, 1977).

3.- DESCRIPCIÓN DEL AREA DE ESTUDIO

3-1.- LOCALIZACIÓN DE LA ZONA ESTUDIADA:

El área de estudio abarca el sector nor-occidental de la Provincia de Tucumán - Argentina, en el departamento de Tafi del Valle. Conocida como Valle de Santa María, forma parte de la amplia depresión tectónica de los Valles Calchaquíes, los que penetrando por la Provincia de Catamarca, al sur, atraviesan el oeste del territorio tucumano continuando en la Provincia de Salta por el norte. La porción tucumana considerada en este estudio, se encuentra enmarcada por la Sierra de Quilmes- El Cajón por el oeste y las Cumbres Calchaquíes al este, ocupando una superficie de 30.000 has. Este valle intermontano presenta un marcado perfil asimétrico, con laderas de pendientes suaves y niveles aterrazados hacia la vertiente de las Cumbres Calchaquíes mientras que las laderas opuestas con exposición este, ofrecen pendientes más abruptas y menos extensas. Como área de estudio se consideró el fondo de relleno aluvial el cual se encuentra a 1.800 m, por donde corre el Río Santa María, y las laderas hasta la cota de 2.800 m, abarcando de este modo el ecosistema del Monte y su transición a la Prepuna. (Fig.8).

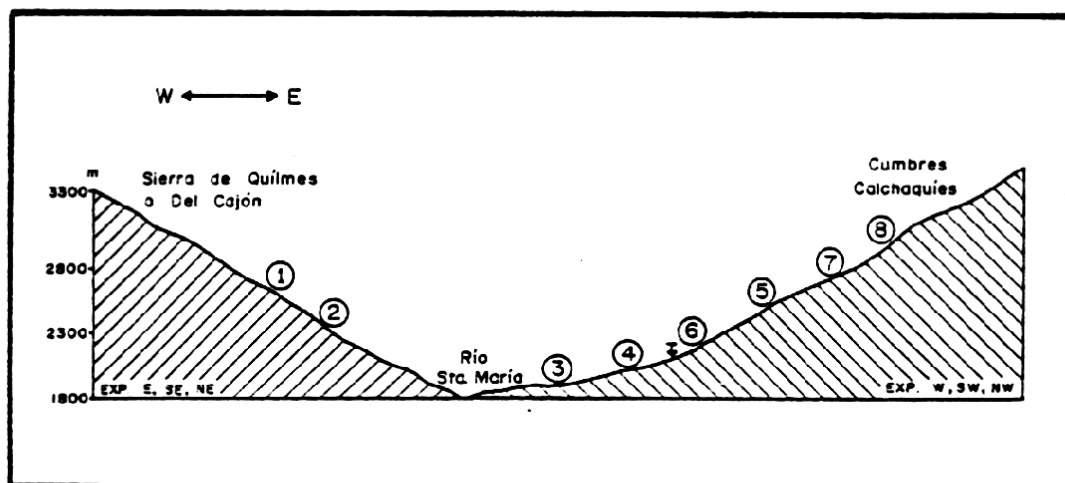


Fig. 8 .- Perfil del transversal del Valle de Santa María a 26° 30' Lat. Sur
Ubicación de las comunidades vegetales seleccionadas

A la zona se accede por medio de rutas transitables durante todo el año. Desde San Miguel de Tucumán se transita hacia el sur 57 Km por la ruta nacional 38 hasta la localidad de Acheral, desde allí se toma rumbo WNW por la ruta provincial 307 la cual atraviesa el valle de Tafi, pasando luego por el Abra del Infiemillo (4.020 m), entra en el valle de Santa María (Fig.9).

3-2.- GEOLOGÍA:

El valle de Santa María constituye una amplia depresión tectónica con rumbo sur-suroeste-nor-noroeste, hundida entre bloques de basamento levantados por fallas de gran rechazo, las Sierras de Quilmes- El Cajón al oeste y las Cumbres Calchaquies-Sierras del Aconquija al este (Ferreiro & Mon, 1973). Esta depresión, de un ancho variable entre 20 y 25 km, rellena por sedimentos detríticos aluviales y coluviales, forma parte de la unidad morfofuncional de las Sierras Pampeanas noroccidentales. El levantamiento de los bloques del basamento cristalino fue sincrónico con la orogenia andina (Caminos, 1979).

El fondo del valle en este tramo se encuentra a una altura de 1.800 m por donde corre el río Santa María, acompañado por terrazas de mayor o menor altura, que revelan en sus cortes la composición del material de relleno depositado en la cuenca (Kühn, 1924).

Afloran sedimentos cretácicos y terciarios en la zona del borde oriental con material fino compacto de baja permeabilidad y alto contenido salino, acompañado por capas freáticas próximas a la superficie. Los materiales del plioceno en particular forman en esta vertiente superficies relictuales elevadas con respecto al nivel de las bajadas y en parte han sido muy erosionadas. El relleno cuaternario se desarrolla en niveles de glacis y terrazas de acumulación con material grueso hasta niveles de pelitas intercaladas (Tineo, 1984).

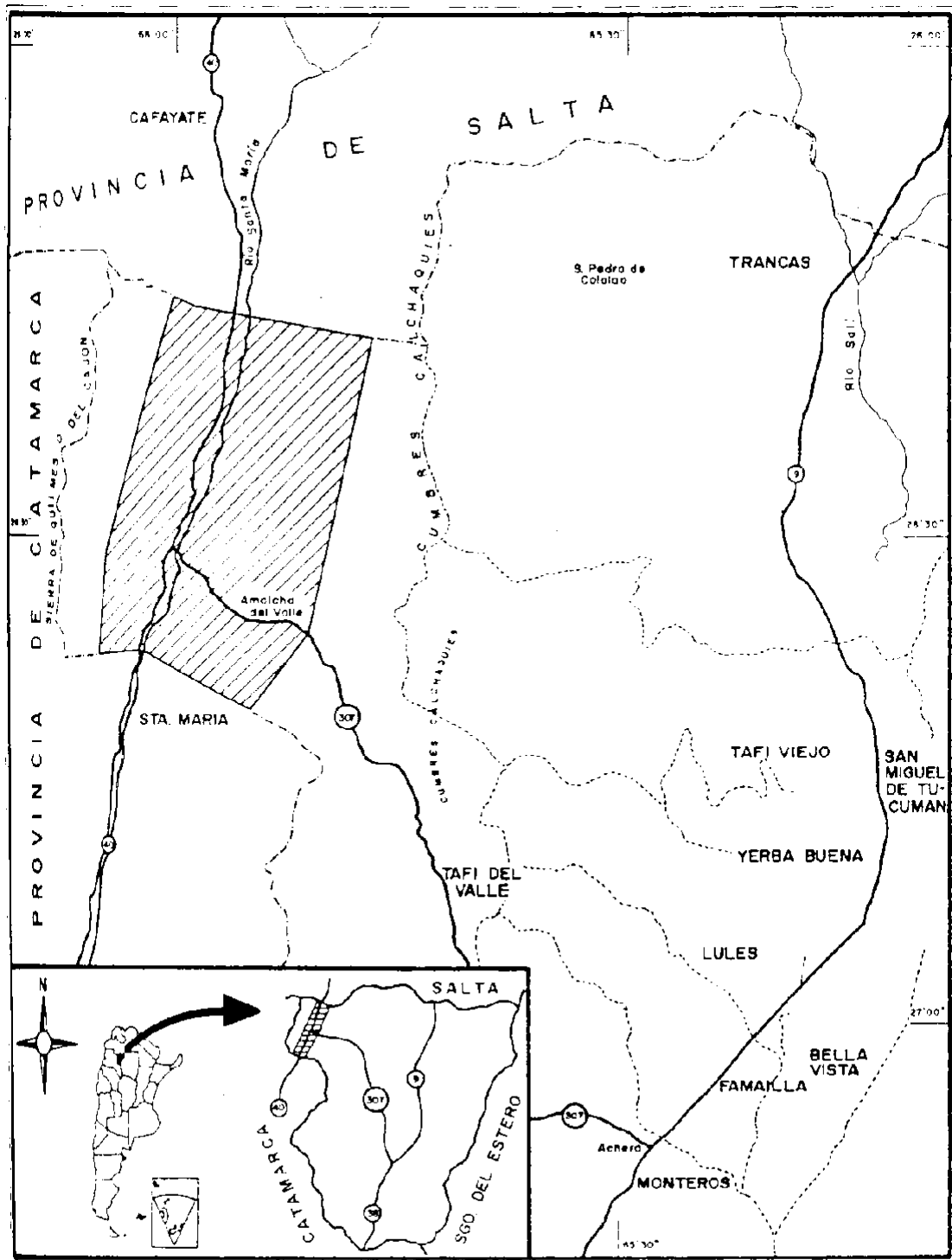


Fig 9.- Ubicación del área de estudio y vías de acceso -

3-3.- GEOMORFOLOGÍA:

El valle de Santa María se encuentra dividido en dos sectores geomorfológicos, (Sayago, 1984):

- 1).- Sector montañoso
- 2).- Sector de valles intermontanos

El área de estudio presenta parte del sector montañoso y amplio desarrollo del correspondiente a valles intermontanos, en los cuales se puede destacar la presencia de tres tipos morfogenéticos:

a).- **Formas denudativas:** representadas por superficies aplanadas o glacis, los que en la región presentan un desarrollo y conservación excelentes.

b).- **Formas de acumulación torrencial:** constituidas por conos aluviales de diversas edades. Estas paleoformas desarrolladas en periodos de mayor torrencialidad están siendo disecadas por las corrientes actuales.

c).- **Formas fluviales:** representadas principalmente por el río Santa María cuyo curso estructuralmente controlado, corre entre abanicos aluviales.

Debido a la estacionalidad y aridez del clima, los ríos de la zona presentan una ancha llanura de inundación que en periodos de lluvias importantes origina el trasvasamiento de los

cauces, transformados posteriormente en época de estiaje, en depresiones de concentración salina.

3-4.- CLIMA:

De acuerdo a la clasificación de Thornthwaite pertenece al tipo climático EB2da, o sea árido (E), puesto que su índice hídrico es igual a -47.2 (B2), mesotermal (d), perteneciente a la categoría denominada con ningún excedente de agua (a) y con una concentración estival de la deficiencia hídrica del 40%. Según la clasificación de Köppen, el clima es BWKaw o sea desértico frío con veranos cálidos e inviernos secos. Las precipitaciones son muy bajas en relación a la evapotranspiración. La temperatura media anual es inferior a 18°C y el mes más caluroso mayor a 18°C (K) (Tabla 1).

El régimen de lluvias que abarca toda el área territorial tucumana es monzónica, el cual se caracteriza por presentar precipitaciones pluviales en la época más cálida. El sector noroeste de la provincia es el más seco donde las precipitaciones pluviales son menores de 200 mm. Se presentan valores de evapotranspiración potencial (771 mm), superiores a los de precipitación por lo que el almacenaje de agua no se produce en ningún mes del año, resultando un déficit hídrico anual de aproximadamente 600.9 mm. El índice de aridez de 76 con un balance hídrico negativo durante todo el año (Fig. 10) (Torres Bruchman, 1985).

Existen 5 meses del año con temperaturas medias mensuales inferiores a 15°C produciéndose durante ese período intensas heladas. Las principales heladas normalmente ocurren marzo, las últimas en octubre (Tabla 1).

ELEMENTOS CLIMÁTICOS	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SET	OCT	NOV	DIC	A
EVAPOTRANS POTENCIAL	110	94	84	58	31	18	19	31	51	76	91	109	7
PRECIPITACIÓN	47.6	43.1	18.1	2.4	0.5	0.4	0.2	1.0	1.4	8.4	12.8	35.1	1
TEMPERATURA MEDIA	21.2	20.9	19.4	16.2	11.7	8.9	9.0	11.2	14.6	17.5	19.6	20.9	1
HELADAS	-----	-----	0.02	0.9	5.1	8.2	8.0	5.98	2.1	0.59	0.07	-----	3
DEFICIENCIA HÍDRICA	62.1	50.8	66.0	55.2	30.3	17.9	19.1	30.1	49.6	68.0	77.9	73.9	6

Tabla.1 .- Cuadro de elementos climáticos para la localidad de Santa María (Catamarca-Argentina)- Período: 1955-1977 (Torres Bruchman, 1985)

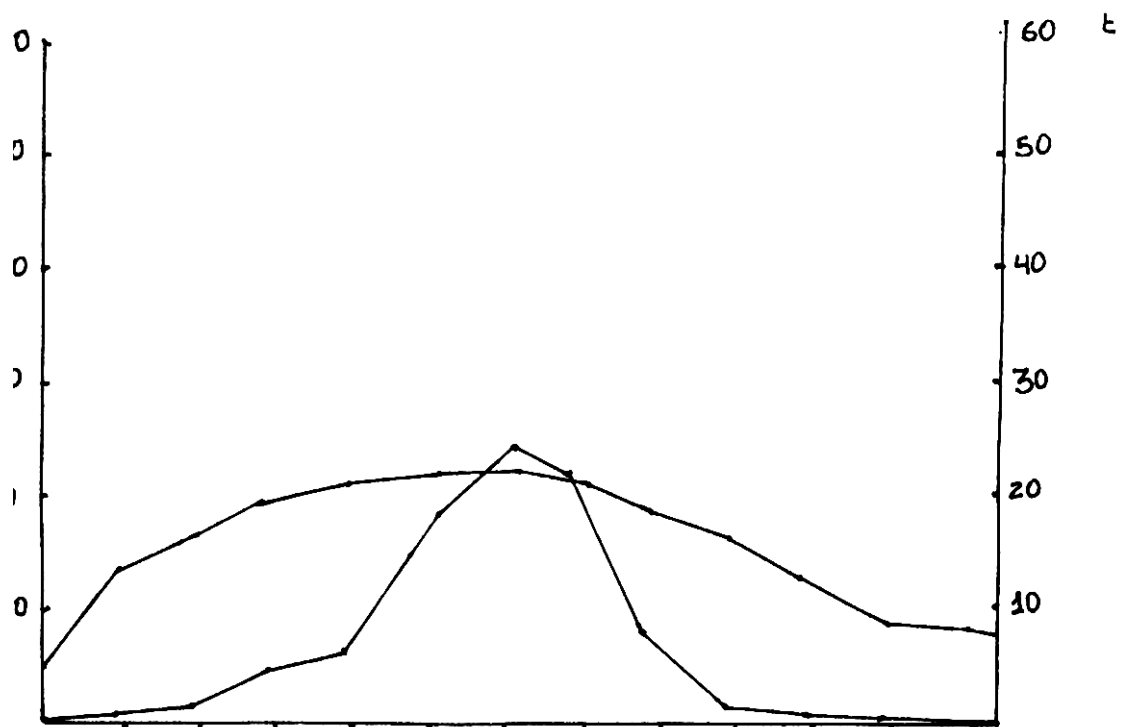


Fig. 10.- Climadiagrama de la localidad de Santa María (Catamarca). Tomados de Torres Bruchman (1985).

En relación al viento, preferentemente soplan en el valle con dirección norte desde agosto a noviembre-diciembre, abarcando un valor superior al 20% del total de frecuencias, incluyendo las calmas, en segundo lugar deben mencionarse los vientos del sur que soplan con una frecuencia del 8% aproximadamente. En estos meses se producen voladuras de tierra provocando erosión eólica.

La nubosidad es baja, considerando la escala de 0 (cielo despejado) y 10 (cielo cubierto), corresponde a un 3.8. El granizo tiene efectos considerable en el valle produciéndose generalmente en los meses de noviembre, diciembre y enero, con un total anual estimado de 1.3 granizadas (Torres Bruchman, 1981).

3-5.- SUELOS:

Son suelos de escaso desarrollo, caracterizados por un epipedón ócrico de colores claros y poco profundo que reposa directamente sobre los sedimentos que lo originaron, la falta de desarrollo se debe a las condiciones climáticas de gran aridez y a la intensa erosión a la que están sometidos.

Pertenecen al orden de los Entisoles, según la clasificación norteamericana y a los suelos minerales brutos de erosión y aporte de la clasificación francesa.

Se encuentran en la región Torrifluvents y Torriothents típicos sobre los sedimentos fluviales y coluviales, Torripsammentes sobre materiales sedimentarios más liviano.

Las propiedades físicas de éstos suelos, están muy vinculadas a la textura la que a su vez depende de su posición en el relieve. Predominan los de texturas ligeras y medias, en el

pie de monte presentan a menudo fuertes cargas de gravas y guijarros y distintos grados de pedregosidad; los ubicados en las terrazas del río Santa María varían en su textura desde arenosos franco hasta franco limosos, presentándose también en esta misma unidad fisiográfica suelos fuertemente salinos. Son suelos ligeramente ácidos a neutros en superficie y moderadamente alcalinos en profundidad.

El contenido de materia orgánica es bajo, sus propiedades hídricas son variables aunque predominan los suelos excesivamente drenados (Zuccardi & Fadda, 1991, 1992).

3-6.- VEGETACIÓN:

En el valle de Santa María se encuentran representados dos ecosistemas de características áridas, en el fondo de valle y las laderas, el Monte, y en los faldeos rocosos la Prepuna. (Cabrera, 1971).

Fisonómicamente, el Monte es un mosaico de dos tipos de vegetación: el arbustal xerofítico, formación climática (zonal) caracterizada por el predominio de géneros de la Fam. *Zygophyllaceae* como *Larrea*, *Bulnesia* y *Plectocarpa* (Cabrera, 1971) y el bosque de algarrobo (*Prosopis* spp) que es un tipo edáfico (azonal) que aparece solo en los lugares húmedos; el clima es adverso a la existencia de pastizales de gramíneas y bosques extensos (Morello, 1958).

El "jarilla" es la comunidad vegetal más característica del Monte, se desarrolla preferentemente sobre suelos arenosos o pedregosos-arenosos, puede formar poblaciones

puras de *Larrea* con *L. cuneifolia* y *L. divaricata*, las que aparecen en sectores a veces extensos, o bien, presentarse acompañadas de otras especies también importantes para el "jarillal" como *Bulnesia schikendantzii*, *Zuccagnia punctata*, *Monttea aphylla*, *Cercidium australis*, *Cassia rigida*, entre otras. Estas formas arbustivas de follaje persistente en su mayoría y algunas áfilas se extienden en el fondo de valle y bajadas inferiores donde se presentan terrenos de acumulación de materiales finos. En el sector pedemontano superior (bajada superior) dominan arbustos espinosos, de follaje estacional, sobre suelos detríticos gruesos. Las cactáceas son más numerosas en ésta comunidad que en las de fondo de valle, son frecuentes tanto las Opuntias como las cactáceas columnares (Voorst, 1982). Acompañando a los ríos periódicos se extiende el bosque de algarrobo, intermontano y freatófito, formado por especies del género *Prosopis* (Morello, 1958).

En las faldas montañosas de roca firme ,con exposición este como oeste, se ubican las comunidades vegetales de Prepuna. Dominan las cactáceas columnares del género *Trichocereus* (cardonal) y las bromeliáceas terrestres en forma de anillo o cojín de los géneros *Dyckia*, *Deuterochonia* y *Abromeitiela* (Voorst, 1982).

4.- MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio de los Síndromes Adaptativos en las comunidades vegetales del Valle de Santa María comprendió una etapa de campo que se extendió por los meses de diciembre del '95, enero, febrero, marzo y abril del '96, los cuatro primeros correspondientes a la estación favorable (verano) para el sector subtropical de América del Sur. El año '95 se caracterizó por la prolongada sequía invernal que desfasó el período de lluvias estivales, por esta razón, el mes de diciembre se destinó a realizar un reconocimiento general del área y delimitar las posibles comunidades vegetales a estudiar. Los censos se concentraron en los meses de enero, febrero, marzo y abril del '96 con lo cual se logró un seguimiento continuo de los procesos biológicos desatados por la ocurrencia de las lluvias, las que representan en este ambiente semidesértico, el evento en función del cual se inician o toman mayor desarrollo momentos más importantes en el ciclo de vida de las especies que conforman las comunidades vegetales, activándose la dinámica del ecosistema.

A la etapa de campo le continuó una fase de laboratorio que se llevó a cabo en la UNT (Universidad Nacional de Tucumán) y FML (Fundación Miguel Lillo) ambas en Tucumán - Argentina, y en los laboratorios del CIELAT (Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales) en la ULA (Universidad de Los Andes) en Mérida - Venezuela.

4-1.-TRABAJO DE CAMPO:

4-1-1.- SELECCIÓN DE LAS COMUNIDADES VEGETALES

El área del valle de Santa María (porción Tucumana), fue recorrida durante el mes de diciembre '95 con el objeto de determinar las comunidades vegetales en las cuales se emprendería el estudio de los Síndromes Adaptativos. Este reconocimiento se realizó en base al mapa de vegetación de Escudero & Perea (1995) que cubre toda el área considerada, presentando las unidades de vegetación delimitadas a escala 1:50.000.

Fueron seleccionadas 8 comunidades vegetales representativas de los gradientes ambientales del valle, cuyo estado indicaba escasa intervención antrópica. Estas comunidades se presentaron sobre una transecta con dirección W-E , aproximadamente a los 26° 30' Lat. Sur.

Debido a la forma asimétrica del valle y al grado de alteración de los diferentes ambientes, fueron elegidas 2 comunidades en la Sierra de Quilmes cuyas laderas de exposición Este ofrecen pendientes más abruptas y cortas, mientras que las 6 comunidades encuentran estantes en las vertientes de las Cumbres Calchaquies, cuyas laderas de exposición Oeste, son más suaves y extensas. La distancia entre comunidades varía entre 15 y 20 Km. En todos los casos las comunidades aparecen como representativas del ecosistema del Monte y su transición con la Prepuna.

4-1-2.- MUESTREO DE LAS COMUNIDADES SELECCIONADAS

4-1-2-1.- MUESTREO Y UNIDAD DE MUESTREO

El muestreo se realizó con un diseño estratificado al azar, los estratos considerados fueron las unidades de vegetación definidas en el mapa de Escudero & Perea (1991) que caracterizan diferentes sectores del gradiente altitudinal del valle.

La unidad de muestreo fue determinada teniendo en cuenta :

- El tipo de vegetación preferentemente arbustiva, con altura promedio de 1.5 m.
- El patrón de distribución relativamente regular de la misma.
- La complejidad geomorfológica del lugar lo que determina cambios marcados, en los ambiente y por consiguiente en la vegetación, a corta distancia.

Por estas razones, la unidad de muestreo consistió en un cuadrante de 8m x 7m distribuido aleatoriamente en número de 10 por cada comunidad, con su lado mayor perpendicular a la pendiente.

En cada comunidad muestreada se registraron las siguientes variables ambientales:

pendiente, exposición, características del suelo, porcentajes de pedregosidad, tamaños de los rodados, ubicación topográfica (bajada superior, bajada inferior, fondo de valle), geoformas (conos aluviales, glacis, terrazas, etc.), características estructurales de la vegetación y especies dominantes.

De acuerdo a los objetivos del trabajo se realizaron muestreos de tipo florístico y funcional, y los correspondientes a la determinación de: humedad relativa del suelo (HR), área foliar específica, caracterización anatómica y determinación de los potenciales hidricos foliares.

4-1-2-2.- MUESTREO FLORÍSTICO

Por comunidad vegetal se registraron las especies presentes en cada unidad de muestreo. Los datos resultantes son conocidos como de presencia - ausencia de las especies, datos binarios o de (1.0), los que forman matrices que consisten enteramente de ceros y unos, a los cuales es posible aplicar modelos de análisis multivariados.

En base a los datos de presencia de especies en los censos se calculó su frecuencia por comunidad como una medida cuantitativa de abundancia que puede ser utilizada en análisis multivariados.

De todas las comunidades se obtuvieron herbarios para la determinación florística y para donación de ejemplares al Herbario de la Fundación Miguel Lillo.

4-1-2-3.- MUESTREO FUNCIONAL (ADAPTACIONES)

Los registros de las adaptaciones se realizaron a través del conteo de las adaptaciones por especie censada. En relación a las manifestaciones funcionales, se puso mayor atención

en aquellas que presentaron cambios o situaciones particulares para la estación del año en que se concentró el estudio.

Siguiendo el trabajo de Shreve (1951) sobre el comportamiento adaptativo de las especies para en desierto de Sonoran, se seleccionaron aquellas características que se ajustaban a las condiciones del ambiente de valle, con mayor atención en aquellas que revelaron un comportamiento particular, incluyendo la categoría de no vasculares no consideradas en esta clasificación.

Las características adaptativas fueron:

*.- *FORMAS DE VIDA:*

De acuerdo a la clasificación de Raunkiaer (1934) se consideraron las siguientes:

1).- FANERÓFITOS: vegetales con yemas de renuevo a más de 30 cm de altura

- con:
- a).- NANOFANERÓFITOS: o arbustos
 - b).- MICROFANERÓFITOS: o árboles de menos de 8 m.
 - c).- SUCULENTOS: o formas camosas.

2).- CAMÉFITOS: vegetales con la parte inferior leñosa, persistente y yemas a menos de 30 cm sobre el suelo.

3).- HEMICRIPTÓFITOS: vegetales con yemas de renuevo al nivel del suelo.

La parte aérea muere todos los años y las yemas de renuevo quedan protegidas durante el invierno por la hojarasca y detritus vegetales.

4).- GEÓFITOS: vegetales con yemas de renuevo dentro del suelo, de modo que la parte aérea muere después de la fructificación quedando el renuevo protegido bajo la tierra sobre rizomas, tubérculos, bulbos o raíces gemíferas.

5).- TERÓFITOS: vegetales que carecen de yemas de renuevo, de modo que después de florecer y fructificar la planta muere, se trata de hierbas anuales.

6).- EPÍFITAS: vegetales que necesitan de un soporte para crecer, con actividad fotosintética propia.

***.- LONGEVIDAD:**

Para una determinación aproximada de la duración del ciclo de vida en las formas terrestres (micro y nanofanerófitas) se midió en el campo el diámetro del tronco principal de varios ejemplares por especie, en función del cual se separaron en:

1).- PERENNES DE MENOS DE 10 AÑOS: aquellas formas que presentaron diámetros del tronco principal entre 8 y 15 cm.

2).- PERENNES DE MÁS DE 10 AÑOS: aquellas formas con diámetros del tronco principal mayor de 15 cm.

Asimismo se distinguieron las especies:

3).- BIANUALES: formas definidas por datos bibliográficos y de especialistas.

4).- ANUALES DE CICLO LARGO: aquellas formas que al finalizar la estación lluviosa aún presentaban partes vegetativas verdes.

5).- EFÍMERAS: aquellas formas que al finalizar la estación lluviosa estaban totalmente muertas y con semillas ya dispersas.

***.- REGENERACIÓN:**

Se consideraron las siguientes formas:

1).- REGENERACIÓN VEGETATIVA: cuando se observó individuos nuevos originados a partir de ramas o raíces.

2).- REGENERACIÓN SEXUAL: cuando se observó:

- a).- Producción de semillas
- b).- Establecimiento de plántulas

***.- SISTEMA RADICAL:**

La caracterización del sistema radical se realizó conforme a lo establecido por Böhn (1974), para lo cual se trabajó con individuos normalmente desarrollados presentes en los ambientes representativos de cada comunidad seleccionada. Una vez que el sistema radical fue descubierto se procedió a medirlo y observar su disposición espacial. De este modo se definieron los siguientes tipos:

- 1).- SUPERFICIAL INTENSIVO: aquellos que exploran un espacio reducido en los 10 primeros centímetros del suelo.
- 2).- SUPERFICIAL EXTENSIVO: aquellos que exploran un espacio longitudinal amplio en los 10 primeros centímetros del suelo.
- 3).- PROFUNDO: aquellos donde predomina un eje central que se extiende entre los 30 y más de 70 cm de profundidad en el suelo.
- 4).- SUPERFICIAL + PROFUNDO: aquellos que presentan un amplio desarrollo del eje central y raíces laterales que superan el metro de profundidad y lateralmente.

También fueron consideradas características morfológicas del sistema radical como su constitución herbácea, leñosa o suculenta.

***.- MORFOLOGÍA FOLIAR:**

Considerando que las hojas son los órganos aéreos de la planta que mayores modificaciones presentan en los ambientes muy soleados y con marcado estrés hídrico, se trató de abarcar el máximo de características foliares que nos permitieran interpretar su comportamiento adaptativo, entre ellas tenemos:

- 1).- TIPOS DE HOJAS: simple o compuestas.
- 2).- INDUMENTOS FOLIARES: pubescencias, glándulas, espinas, ceras y resinas.
- 3).- OTRAS CARACTERÍSTICAS: succulencia, rugosidad y posición (ángulo) de la hoja.

*.- *PERSISTENCIA DE LA HOJA*: Se consideraron las siguientes:

- 1).- DECÍDUAS: aquellas especies que al finalizar la estación favorable habían perdido gran parte del follaje y no presentaban señales de producción de hojas nuevas como yemas foliares, brotes y hojas jóvenes.
- 2).- PERSISTENTES: aquellas especies que al finalizar la estación favorable presentaban un follaje considerable y activo fotosintéticamente, con producción, en porcentajes bajos, de nuevas estructuras foliares.
- 3).- AFILAS: en esta categoría se consideraron las especies succulentas afilas portadoras de espinas (Cactaceas) y las arbustivas que carecen de hojas y presentaron tallos espinescentes y fotosintetizadores.

*.- **FENODINÁMICA:**

Para lograr la caracterización de la fenología foliar como también de las estructuras reproductivas, se realizó un seguimiento de su dinámica por comunidad y por mes de muestreo, con la asignación de porcentajes aproximados de individuo en cada una de las etapas consideradas. Estas estimaciones del comportamiento fenológico presentan según Carabias - Lillo & Guevara (1985), dos limitaciones importantes:

- 1).- Son aproximaciones y no producto de conteo absoluto.
- 2).- Para el caso de árboles grandes no se puede observar toda la copa y el calculo se hace sólo de la parte visible.

Sin embargo, tiene la ventaja de que las estimaciones porcentuales permiten establecer variaciones de cada estadio para cada estructura. Cuando las observaciones se limitan sólo a la presencia - ausencia se dan registros sin una idea de la distribución de cada estadio y la transformación de uno en otro.

Las observaciones fenológicas incluyeron tres estadios (joven, maduro y senil) y sus transiciones para cada estructura (hoja, flor y fruto).

- 1).- **FENOLOGÍA FOLIAR:** correspondiente al crecimiento vegetativo cuya expresión fue la presencia de estructuras foliares como:
 - a).- **BROTOS**
 - b).- **HOJAS JÓVENES**
 - c).- **HOJAS ADULTAS**
 - e).- **HOJAS VIEJAS Y SENESCENTES**

2).- FENOLOGÍA REPRODUCTIVA, dividida en dos partes:

*.- FLORACIÓN con :

- a).- ESPIGA (emergente y/o desarrollada)
- b).- PIMPOLLO VISIBLE
- c).- PIMPOLLO PRÓXIMO A ABRIR
- d).- FLOR ABIERTA
- e).- FLOR PASADA

*.- FRUCTIFICACIÓN con :

- a).- FRUTO VERDE
- b).- FRUTO MADURO
- c).- FRUTO ABIERTO Y SEMILLAS DISPERSAS

Juntamente con las manifestaciones fenológicas se registraron los porcentajes de herbivoría, identificando el órgano afectado (tallo, hoja o flor) y el agente causante.

***.- CARACTERÍSTICAS DEL TALLO:**

El tallo representa otro órgano en las especies de ambientes áridos que manifiesta múltiples adaptaciones, razón por la cual se consideraron las siguientes características:

- 1).- TIPOS DE TALLOS: leñosos , herbáceos y suculentos.
- 2).- INDUMENTOS: espinas, pubescencias, resinas.
- 3).- FORMA: retorcidos, achaparrados, rastreros-estoloníferos, rizomas.
- 4).- FUNCIÓN: fotosintetizadores y reservantes.
- 5).- CONDICIÓN PARTICULAR: ennegrecidos

***.- TIPOS DE DISPERSIÓN:**

Las estrategias de dispersión son vitales para las especies que habitan los desiertos, en especial para aquellas cuyos ciclos de vida obliga a la formación de estructuras resistentes (semillas) para pasar la estación adversa. En este estudio únicamente fueron considerados los medios de dispersión dominantes en cada ambiente del valle sin incluir las estructuras que intervienen en este proceso.

- 1).- HIDROCORIA
- 2).- ANEMOCORIA
- 3).- ZOOCORIA (ecto y endozoocoria)
- 4).- AUTOCORIA

***.- COMPORTAMIENTOS ESPECIALES:**

Esta categoría abarca aquellas formas de vida poco comunes en las comunidades estudiadas, como ser:

- 1).- EPÍFITAS
- 2).- ENREDADERAS
- 3).- HEMIPARÁSITAS
- 4).- FORMAS VASCULARES INFERIORES: helechos
- 5).- FORMAS NO VASCULARES: hongos

***.- OTRAS CARACTERISTICAS:**

- 1).- AGENTES POLINIZANTES: los observados en el campo y los aportados por las descripciones sistemáticas.
- 2).- ALTURA DE LOS ARBUSTOS: puesto que el arbustal domina el ecosistema estudiado, sus características diferenciales indicarían posibles relaciones adaptativas. La altura de los arbustos es muy notable en las comunidades censadas por lo cual se consideraron los siguientes rangos:
 - a).- Arbustos mayores de 1.5 m. de altura.
 - b).- Arbustos menores de 1.5 m. de altura.

4-1-3.- MEDICIÓN DE LOS POTENCIALES HÍDRICOS FOLIARES:

El potencial hídrico foliar fue medido en especies representativas de diferentes estrategias en las comunidades seleccionadas. Con el objeto de unificar la información y permitir su posterior comparación, se escogieron especies arbustivas pertenecientes a la categoría de nanofanerófitas en la clasificación de Raunkiaer. Los potenciales fueron medidos en los dos momentos del día en los que la planta presenta estados extremos en su contenido hídrico:

- 1).- A las 6 a.m. cuando el potencial hídrico de la planta esta en su máximo y en equilibrio con el potencial hídrico del suelo.

- 2).- A las 12 a.m.-1p.m. cuando el potencial hídrico resulta muy negativo por la alta radiación solar directa y las consiguientes pérdidas de agua por transpiración.

Las mediciones fueron realizadas por triplicado para cada especie mediante el uso de una cámara de presión de tipo Scholander.

4-1-4.- MUESTREO DE SUELO - DETERMINACIÓN DE LA HUMEDAD RELATIVA (HR)

En cada comunidad se tomaron 5 muestras, distribuidas aleatoriamente, correspondientes a los primeros 10 cm del suelo. Cada muestra se colocó en un pesafiltro

debidamente identificado para su posterior procesamiento en laboratorio. Los muestreos de suelo se practicaron en los meses de enero, febrero, marzo y abril del '96.

4-1-5.- MUESTREO DE ESPECIES PARA LA DETERMINACIÓN DEL AREA FOLIAR ESPECÍFICA (AFE) Y DE ESTRUCTURAS ANATÓMICAS

En la determinación del área foliar específica (AFE) y de estructuras anatómicas fueron consideradas las mismas especies seleccionadas para los potenciales hídricos, con fines comparativos. En relación al AFE las muestras foliares consistieron de 50 hojas cada una, las que se obtuvieron de 5 individuos pertenecientes a la misma especie. Para el estudio anatómico se tomaron muestras de hoja para conservar en FAA y como material herborizado. En ambos casos las hojas elegidas se encontraron a una altura similar y en igual estado de desarrollo (hojas adultas).

4-2.- TRABAJO DE LABORATORIO

4-2-1.- TRABAJO DE LABORATORIO REALIZADO EN LA UNT Y FML (TUCUMÁN - ARGENTINA)

4-2-1-1.- IDENTIFICACIÓN DEL MATERIAL COLECCIONADO:

A partir del material coleccionado en campo se realizó la determinación de las especies, tarea que se cumplió con el apoyo de los taxónomos de la UNT y de la FML, mediante el uso de claves taxonómicas, confrontación con los ejemplares de herbario y consultas a especialistas.

4-2-1-2.- DETERMINACIÓN DE LA HUMEDAD RELATIVA DEL SUELO

A través del método gravimétrico, se realizó el cálculo de la humedad relativa del suelo superficial. Una vez que las muestras fueron colocadas en estufa a 100 °C durante 24 hs se determinó el contenido relativo de humedad (W) de acuerdo a las siguientes fórmulas:

$$W_w = (PSH + PF) - (PSS + PF)$$

$$W_s = (PSS - PF)$$

$$W = \frac{W_w}{W_s} \times 100 \quad (\%)$$

Donde:	W_w = Peso del agua	PSS = Peso del suelo seco
	PSH = Peso suelo húmedo	W_s = Suelo seco
	PF = Peso del pesafiltro	W = Contenido de humedad en %

4-2-1-3.- DETERMINACIÓN DEL AREA FOLIAR ESPECÍFICA

Las muestras obtenidas durante los censos de campo fueron conservadas, el menor tiempo posible, con algodones humedecidos para evitar su deshidratación. Luego se procedió a:

- 1).- Scanear la superficie foliar obteniendo el área correspondiente expresada en pixel.
- 2).- Secar las hojas a 80 °C durante 24 hs, y posteriormente pesarlas.
- 3).- Convertir el área obtenida en pixel en unidades de superficie foliar adecuadas.
- 4).- Calcular la relación cm^2/grs para la determinación del AFE (Area Foliar Específica)

4-2-2.- TRABAJO DE LABORATORIO REALIZADO EN LA ULA MERIDA - VENEZUELA

4-2-2-1.- ESTUDIO DE LAS ESTRUCTURAS ANATÓMICAS

En los estudios anatómicos se utilizaron hojas adultas fijadas en FAA y material recuperado de herbario mediante la técnica de gradaciones de alcoholes. En los cortes de hoja, realizados a mano alzada, se observaron características de: epidermis, mesófilo y sistema vascular general.

Para la obtención de epidermis se utilizó ácido nítrico al 10% y a 50° C durante 20 ó 30 min según la especie.

Los cortes de hojas como las epidermis fueron coloreados con Alcian Blue y Safranine, montándose posteriormente en glicerina.

En la epidermis se tomó en consideración: tipos de tricomas, forma y tamaño de las células, formas de las paredes y tipos de estomas. En el mesófilo se consideró: características del parenquima de empalizada, parenquima esponjoso, vascularización e inclusiones.

El estudio detallado de todas las preparaciones se efectuó en microscopio óptico Zeiss standard 14. Las fotomicrografías se tomaron en una cámara MC 80 adosada a un microscopio Zeiss Axioscop 20.

4.3.- TRATAMIENTO DE LOS DATOS:

Los datos obtenidos en los muestreos florísticos y funcionales, de potenciales hídricos y humedad relativa como también la información obtenida de las condiciones físicas de cada comunidad, fueron procesadas mediante la aplicación de modelos de análisis multivariado. Estos comprenden un conjunto de técnicas que permiten estudiar simultáneamente muchas variables en un gran número de individuos, reduciendo a dimensiones tangibles un cúmulo de información, con la cual es posible detectar las variables latentes que condicionan la estructura de los datos. También se calcularon índices de diversidad (Simpson, Shannon y N° de Hill), de equitatividad (Pielou) y de similaridad (Sorensen).

4-3-1.- ANÁLISIS MULTIVARIADO:

A partir de las diferentes matrices de datos construidas (censos-especies, censos-adaptaciones, censos-factores ambientales, especies-potenciales hídricos), las que no son otra cosa que una representación simbólica de la comunidad natural (Pielou, 1984), se aplicaron las técnicas de clasificación y ordenamiento para revelar la estructura de las matrices.

Para la clasificación se empleó la técnica aglomerativa (o *Clustering*), las matrices de distancia se construyeron a partir de medidas de disimilaridad por medio de distancias euclidianas, medidas métricas basadas en propiedades geométricas de distancia. Los agrupamientos se realizaron mediante las técnicas del vecino más lejano (*farthest-neighbor clustering*) o también conocidos como encadenamiento completo (*complete-linkage clustering*), el cual tiene el "mérito" de producir grupos de igual tamaño, los que posteriormente fueron representados a través de dendrogramas.

En lo concerniente a los modelos de ordenamiento, su aplicación se justificó porque generalmente son adecuados para evaluar datos obtenidos a lo largo de gradientes ambientales en los cuales se supone un orden natural que puede ser descrito a partir de estas técnicas. Las técnicas que se ajustaron al tipo de información obtenidas en el estudio fueron:

4-3-1-1.- ANÁLISIS DE CORRESPONDENCIA LINEARIZADO (DECORANA)

Este método de análisis numérico ha sido desarrollado independientemente por diversos autores bajo distintas denominaciones " *contingency table analysis*", " *R-D technique*", " *reciprocal*

averaging”, “*correspondencia analysis*”, “*reciprocal ordering*” y “*analyse factorielle des correspondences*”. Se emplean para analizar tablas de contingencia de doble entrada en las que ambas entradas tienen igual importancia. Este método permite extraer los ejes de mayor variación de una matriz pero con la condición de que la dispersión de las variables a lo largo de esos ejes sea máxima. Las coordenadas que se obtienen son una estimación del baricentro de las variables, por lo que las coordenadas de las especies pueden considerarse como una estimación de su óptimo a lo largo de los gradientes, considerando que su repartición a lo largo del eje es gaussiana o por lo menos unimodal y simétrica (Fariñas, 1996).

La nube de puntos obtenida revela una estructura que viene dada por las distancias entre los puntos las que son función de la semejanza entre las distribuciones de los elementos con respecto a todos los elementos del conjunto. La interpretación del AC se hace teniendo en cuenta las relaciones de vecindad entre especies y censos, así , los censos más cercanos al óptimo de una especie serán aquellos donde la especie es más abundante, disminuyendo hacia los censos más alejados.

En relación al tipo de análisis de correspondencia empleado se eligió la forma linealizada o DECORANA puesto que elimina el efecto cuadrático del primer eje sobre el segundo también conocido como efecto de herradura o Guttman , por medio de un tratamiento por segmentos o en forma polinomial.

4-3-1-2.- ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP)

Este método fue aplicado a las matrices cuantitativas como la especies-potenciales hídricos dado que no presentan gran cantidad de ceros como las matrices de vegetación.

El análisis de componentes principales consiste en buscar los ejes de mayor variación de una nube multidimensional de puntos y representar los individuos analizados usando éstos ejes como referencias. Las nuevas variables que surgen al aplicar este modelo se denominan componentes principales y constituyen las variables latentes o subyacentes que dan estructura a la matriz. Este análisis aporta las longitudes de los ejes de mayor variación, las coordenadas de los individuos en los nuevos ejes y los coeficientes de correlación lineal de las variables en esos ejes.

De acuerdo al tipo de vegetación estudiada (arbustal de altura relativamente similar) se realizó el ACP de S , o sea, se partió de una matriz de varianza-covarianza para que cada especie pueda ejercer su influencia en el análisis sin darle mayor peso a una o unas especies en particular. Desde la matriz S se extraen los autovalores y autovectores para ordenar los individuos y las variables (Fariñas, 1996).

4-3-2.- INDICES DE DIVERSIDAD:

Con el objeto de establecer las relaciones entre los atributos específicos y funcionales de las comunidades estudiadas se consideraron los siguientes índices:

4-3-2-1.- INDICE DE SIMPSON (1949): Se adaptó este índice a medidas de frecuencia.

$$\lambda = \sum_{i=1}^s P_i \quad \text{donde } P_i = \frac{n_i}{N}$$

n_i = frecuencia relativa de la i -ésima especie y N = frecuencia total de todas las especies

El índice de Simpson indica la probabilidad de que dos individuos seleccionados aleatoriamente en una comunidad infinita pertenezcan a una misma especie.

4-3-2-2.- INDICE DE SHANNON:

$$H' = - \sum P_i \ln P_i \quad \text{donde } P_i = \frac{n_i}{N}$$

El índice de Shannon es una medida del grado de incertidumbre que existe para predecir la especie a la cual pertenece un individuo extraído aleatoriamente de la comunidad. Las unidades en que se miden las diversidades en este índice "bits" o "nats", provienen de la teoría de la informática por lo cual resultan de difícil interpretación en investigaciones biológicas.

4-3-2-3.- NÚMEROS DE HILL :

Representan un modelo que relaciona en forma sencilla y coherente los índices de heterogeneidad (Simpson y Shannon) clasificándolos de acuerdo a su sensibilidad con las especies raras o menos abundantes (Segnini, 1992)

$N_0 = S$ donde S = total de especies presentes en la muestra

$N_1 = \text{Exp}(H')$

N_1 es función del índice de Shannon, representa el n° de especies abundantes.

$$N_2 = \frac{1}{\lambda}$$

N_2 es función del índice de Simpson, representa el n° de especies muy abundantes.

4-3-2-4.- INDICE DE EQUITATIVIDAD O UNIFORMIDAD:

La diversidad máxima (Hmax) que pudiera tener lugar se presentaría en una situación en la que todas las especies fueran igualmente abundantes. La relación entre diversidad observada y diversidad máxima puede, por consiguiente, ser tomada como una medida de la uniformidad (E), (Pielou, 1969).

$$E = H' / H_{max} = H' / \ln S$$

Los valores de E se encuentran entre 0 y 1.0 donde 1.0 representa una situación en la que todas las especies son igualmente abundantes. Una alta uniformidad que se presenta cuando las especies son igual o virtualmente iguales en abundancia, convencionalmente se equipara con una elevada diversidad (Magurran, 1987).

Los valores de equitatividad pueden considerarse también en términos de reparto de recursos donde la abundancia de una especie es en algunos casos equivalente a la porción de espacio de nicho que ha preferido ocupar.

4-3-2-5.- COEFICIENTE DE SIMILARIDAD

Para identificar la posible similitud entre las comunidades estudiadas en relación a los atributos específicos y funcionales, se aplicaron los coeficientes de similitud los que también nos aportaron información sobre la diversidad B entre pares de comunidades. Las matrices de similitud fueron construidas a partir de los coeficientes de similitud de Sorensen para datos cualitativos con la aplicación de la fórmula:

$$CC_{1,2} = \frac{2a}{2a + b + c}$$

A partir de las matrices de similitud se construyeron dendrogramas empleando en los agrupamientos la técnica del vecino más lejano.

5.- RESULTADOS Y SU INTERPRETACIÓN

5-1.- CARACTERIZACIÓN DE LAS COMUNIDADES VEGETALES SELECCIONADAS PARA EL ESTUDIO.

Las 8 comunidades elegidas para el estudio de su diversidad florística y funcional y la caracterización de los síndromes adaptativos, se encuentran ubicadas en diferentes puntos del gradiente altitudinal correspondiente al valle de Santa María, siguiendo una transecta aproximada que parte desde la cota de 2200 m sobre las Sierras de Quilmes, en el oeste, desciende hasta los 1900 m en la zona de fondo de valle para luego ascender hasta la cota de 2800 m en las Cumbres Calchaquies, en el sector oriental del valle. De este modo se ha podido abarcar el mayor número de ambientes para el sector bajo y alto del valle (Fig. 11).

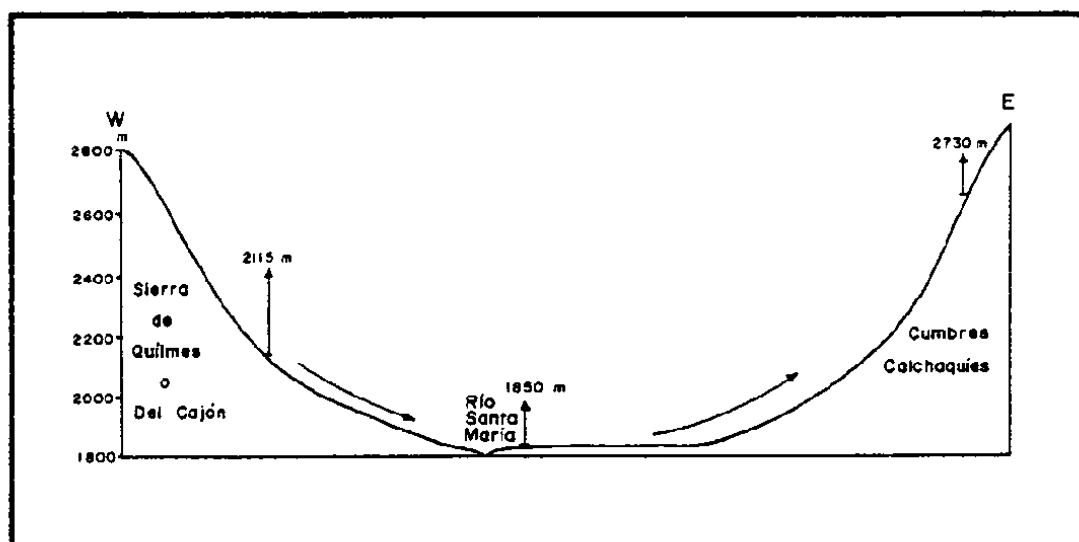


Fig. 11.- Perfil del Gradiente Altitudinal para el Valle de Santa María
Puntos Extremos considerados en el estudio de las 8 Comunidades Vegetales. 26° 30' Lat. Sur.

El objetivo de tomar esta transecta altitudinal fue determinar las condiciones de las comunidades vegetales consideradas en relación a las variaciones y combinaciones de los factores ambientales presentes en estas zonas de valle. A través de esta transecta se logró abarcar dos unidades de paisaje bien definidas : la zona Pedemontana o de "Bajada" y la de Fondo de Valle , como también importantes elementos geomorfológicos como : conos aluviales , glacis y terrazas terciarias donde la vegetación presenta estrechas relaciones con el ambiente determinando patrones específicos en su composición, riqueza específica y atributos funcionales.

De acuerdo a las unidades de paisaje definidas anteriormente y a la dirección W-E del gradiente altitudinal, se caracterizaron las siguientes comunidades vegetales :

FORMACIÓN OROGRÁFICA : *SIERRA DE QUÍLMES O DEL CAJÓN*

UBICACIÓN EN EL VALLE: *SECTOR OCCIDENTAL*

UNIDAD DE PAISAJE: *ZONA PEDEMONTANA (Bajada Superior)*

FORMA DE RELIEVE : *CONO ALUVIAL*

COMUNIDAD N ° 1 : *"Bulnesia schickendantzii - Trichocereus terscheckii"*

Esta comunidad se encuentra a una altura de 2115 m en la parte superior de un cono aluvial, aproximadamente a 3Km de la localidad denominada Rincón de Quilmes. Corresponde a la parte superior del gradiente de bajada caracterizado por presentar una superficie irregular, muy accidentada con desniveles de 1-2 m. La pendiente es del 5% y la exposición Este (Fig.12).

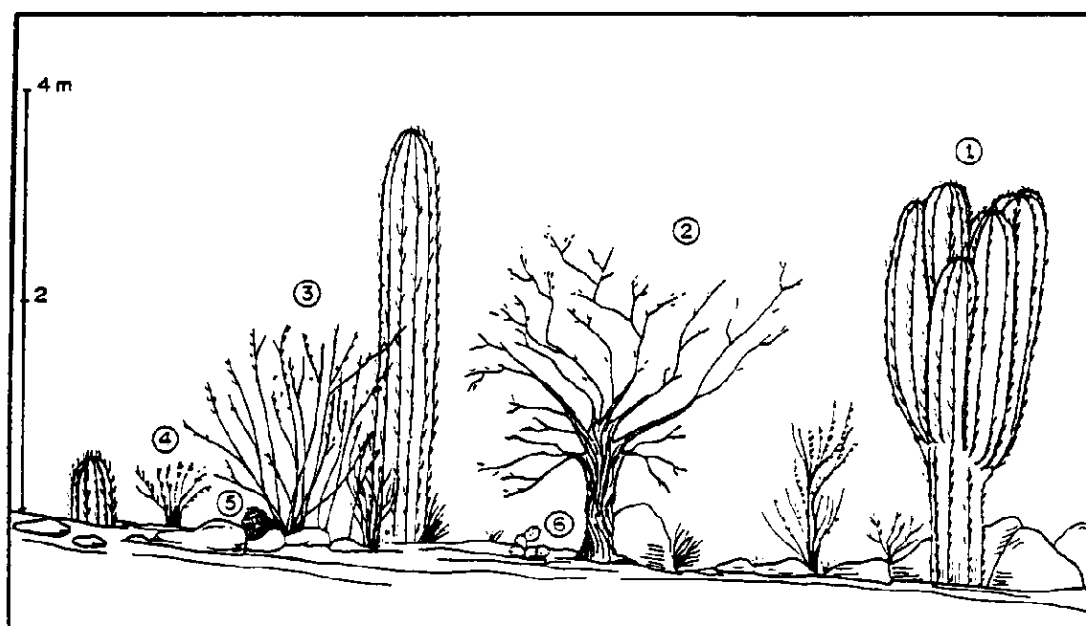


Fig. 12.- Perfil transversal de la comunidad "*Bulnesia schickendantzii* - *Trichocereus terschekii* "

1.- *Trichocereus terschekii* 2.- *Prosopis nigra* 3.- *Bulnesia schickendantzii*
4.- *Lycium chilense* 5.- *Acanthocalycium thionanthum* 6.- *Opuntia sulphurea*

Estructura de la Vegetación : Se presenta los siguientes estratos

- 1).- Estrato superior, muy disperso, formado por árboles de 3-4 m. de altura, (*Prosopis alba*, *Prosopis nigra* y *Acacia caven*) y cactáceas columnares (*Trichocereus pasacana* y *Trichocereus terschekii*).
- 2).- Estrato medio, relativamente continuo, de 1-2 m de alto representado por los arbustos *Bulnesia Schickendantzii*, *Lycium chilense* y *Justicia scorpioides*.

3).- Estrato bajo de menos de 50 cm, con cactáceas areoladas *Opuntia sulphurea* y cilíndricas *Acanthocalycium thionanthum* y *Gymnocalycium spegazzini*.

4).- Estrato herbáceo de menos de 10 cm hasta rastreras estoloníferas, con representantes de las familias : *Malvaceae*, *Gramineae*, *Amaranthaceae*, *Nyctaginaceae*, *Euphorbiaceae*, *Asteraceae*, *Solanaceae*, *Rubiaceae* y *Borraginaceae*.

Suelo : Inmaduro, muy pedregoso, con rodados de tamaños variables, aproximadamente el 40% mayores de 1m, el material fino es arenoso. La vegetación se concentra principalmente en los lugares más húmedos quedando cerca del 50% del suelo desnudo.

Acción erosiva notable : Con cárcavamientos profundos y marcado escurrimiento superficial.

Microrelieve : Irregular con cauces de bajada y modelados profundos que marcan desniveles de más de 1m de profundidad.

Composición Florística : La comunidad vegetal se encuentra constituida por 18 Familias, 27 Géneros y 31 Especies. Entre las Familias se destacan las : *Cactaceae*, *Solanaceae*, *Zygophyllaceae* y *Gramineae*.

FORMACION OROGRÁFICA: SIERRA DE QUÍLMES O DEL CAJÓN

UBICACIÓN EN EL VALLE: SECTOR CCIDENTAL

UNIDAD DE PAISAJE : ZONA PEDEMONTANA (Bajada Media)

FORMA DE RELIEVE: CONO ALUVIAL

COMUNIDAD N ° 2 : "*Bulnesia schickendantzii* - *Larrea cuneifolia* - *Cercidium australis*"

Esta comunidad se encuentra a una altura de 1990 m en la parte media del mismo cono aluvial donde está la comunidad N ° 1, distante de ésta 4 Km. La superficie del terreno es igualmente accidentada, con una pendiente de 3 a 4% y de exposición Este (Fig.13).

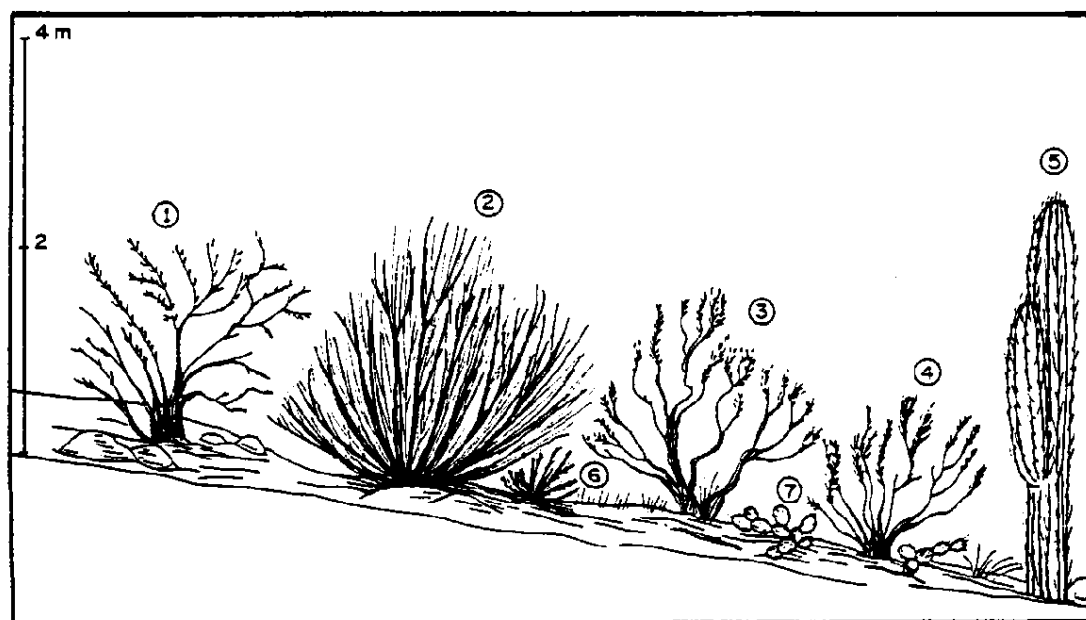


Fig.13.- Perfil transversal de la comunidad "*Bulnesia schickendantzii*-*Larrea cuneifolia*-*Cercidium australis*"

- 1.- *Cercidium australis* 2.- *Cassia rigida* 3.- *Larrea cuneifolia*
 4.- *Bulnesia schickendantzii* 5.- *Trichocereus terscheckii*
 6.- *Ayeria lingulata* 7.- *Opuntia sulphurea*

Estructura de la Vegetación : Se presentan los siguientes estratos

- 1).- Estrato superior, discontinuo, de 3-4 m caracterizado por cactáceas columnares (*Trichocereus terscheckii* y *Trichocereus pasacana*) y árboles (*Prosopis nigra* y *Prosopis alba*). Este estrato es mucho más abierto en comparación con la comunidad N ° 1.

- 2).- Estrato intermedio, discontinuo, de 2-2.5 m, formado por un árbol bajo: *Cercidium australis*, y un arbusto a filo: *Cassia rigida*.

- 3).- Estrato medio, continuo, con arbustos de 1- 2 m. Este estrato presenta varias especies arbustivas, pero las dominantes son *Larrea cuneifolia* y *Bulnesia schickendantzii*.

- 4).- Estrato bajo de menos de 50 cm. Con cactáceas areoladas *Opuntia sulphurea* y cilíndricas (*Acanthocalycium thionanthum* y *Gymnocalycium spegazzini*) y un subarbusto *Ayenia lingulata*.

- 5).- Estrato herbáceo de menos de 10 cm hasta rastreras estoloníferas, con representantes de las Familias : *Gramineae*, *Asteraceae*, *Portulacaceae*, *Amaranthaceae*, *Nyctaginaceae*, *Euphorbiaceae*, *Borraginaceae* y *Rubiaceae*.

Suelo : Inmaduro, pedregosidad irregular cubriendo cerca del 50% del suelo, rodados medianos de 40-60 cm de tamaño pero más abundantes los de 5-10 cm, el material fino es arenoso. Suelo desnudo 30-40 %.

Acción erosiva notable : Carcavamiento moderado, escurrimiento superficial marcado.

Microrelieve : Superficie irregular pero menos accidentada que la comunidad N °1, desniveles más suaves.

Composición Florística : La comunidad vegetal se encuentra constituida por 17 Familias, 30 Géneros y 33 Especies. Entre las familias que se destacan están : *Zygophyllaceae*, *Fabaceae*, *Cactaceae* y *Gramineae*.

FORMACIÓN OROGRÁFICA: *CUMBRES CALCHAQUÍES-SIERRAS DEL ACONQUIJA*

UBICACIÓN EN EL VALLE : *SECTOR MEDIO - ORIENTAL*

UNIDAD DE PAISAJE : *FONDO DE VALLE*

FORMA DE RELIEVE: *TERRAZAS TERCIARIAS*

COMUNIDAD N ° 3 : "*Larrea cuneifolia-Zuccagnia punctata-Cassia rigida*"

Esta comunidad se encuentra a una altura de 1850m sobre terrazas antiguas, a 5 Km del actual cauce del Río Santa María, en la vertiente oriental del valle. El terreno presenta un relieve de lomadas bajas separadas por estrechos cauces de bajadas que determinan pendientes variables y pronunciadas, entre 10-20 %, y exposiciones preferentemente SW (Fig.14).

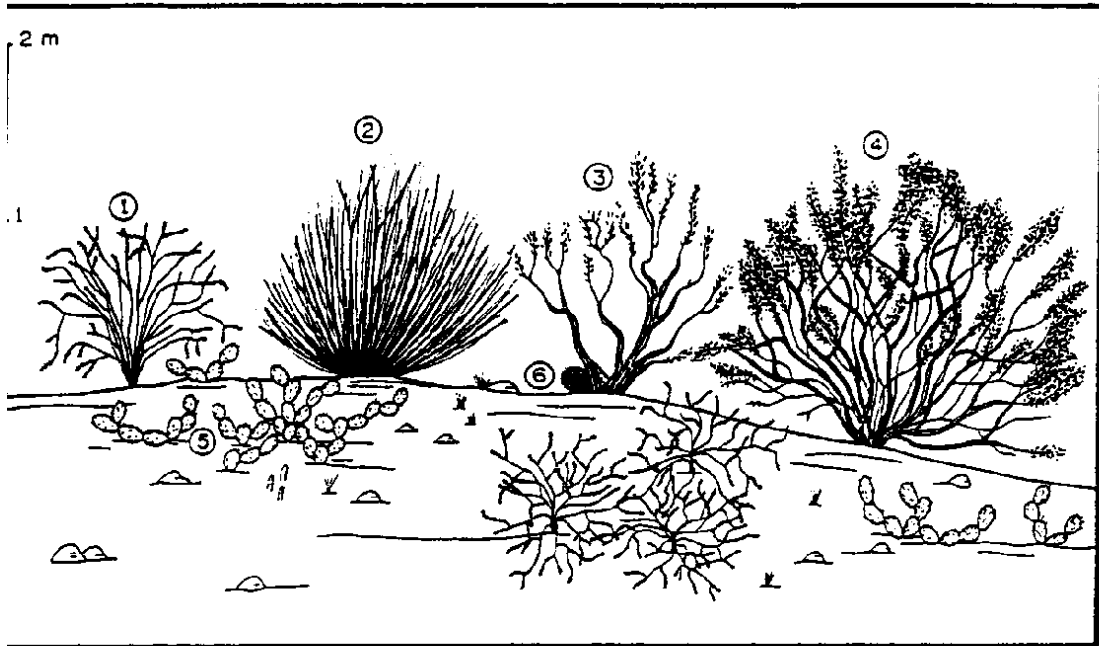


Fig.14.- Perfil transversal de la comunidad "*Larrea cuneifolia-Zuccagnia punctata-Cassia rigida*"

- 1.- *Plectrocarpa rouguesii* 2.- *Cassia rigida* 3.- *Larrea cuneifolia*
4.- *Zuccagnia punctata* 5.- *Opuntia sulphurea* 6.- *Acanthocalycium thionanthum*

Estructura de la Vegetación : Se presentan los siguientes estratos

- 1).- Estrato superior arbustivo, relativamente continuo, de hasta 2.5 m de alto, dominado por *Larrea cuneifolia*, *Zuccagnia punctata* y *Plectrocarpa rouguesii*.
- 2).- Estrato bajo, de menos de 50 cm , muy notable, con cactáceas areoladas *Opuntia sulphurea* y cilíndricas (*Echinopsis leucantha*, *Gymnocalycium sagliani* y *Tephrocactus weberi*) y geófitas como *Hippeastrum sp.*

3).- Estrato herbáceo de menos de 10 cm, muy pobre, representado por las Familias *Gramineae*, *Asteraceae*, *Borraginaceae*, *Portulacaceae* y *Commelinaceae*.

4).- Epifitas con *Tillandsia bryoides* y *Tillandsia gilliesii*.

Suelo : Inmaduro, altamente pedregoso cubriendo 80-90% del suelo. Rodados de 4 a 10 cm, en gran parte de origen volcánico. Material arenoso concentrado debajo de los arbustos. El suelo desnudo ocupa un 50-60% del área .

Acción erosiva notable : Escurrimiento superficial, marcados cárcavamientos de la superficie y acción eólica.

Microrelieve : Estable y continuo para cada terraza , únicamente interrumpido en los sectores de cauces de bajada.

Composición Florística : La comunidad vegetal se encuentra constituida por 8 Familias, 15 Géneros y 16 Especies. Entre las familias se destacan : *Zygophyllaceae*, *Fabaceae* y *Cactaceae*.

FORMACIÓN OROGRÁFICA: *CUMBRES CALCHAQUÍES - SIERRAS DEL ACONQUIJA*

UBICACIÓN EN EL VALLE : *SECTOR ORIENTAL*

UNIDAD DE PAISAJE : *ZONA PEDEMONTANA (Parte baja del Gradiente)*

FORMA DEL RELIEVE: *GLACÍS*

COMUNIDAD N° 4 : "*Larrea cuneifolia - Cassia rigida*"

Esta comunidad se encuentra a una altura de 1857 m en la parte inferior del gradiente de Bajada correspondiente a la vertiente oriental del valle. Situada a 2 Km al Este de la localidad de Amaicha del Valle. Representa una zona de transición entre el sector pedemontano y el fondo de valle. La superficie del terreno presenta amplios sectores interrumpidos por cauces de bajada profundos (3-4 m.). Son características las pronunciadas superficies de glacis que se extienden suavemente hacia las zonas bajas. Las pendientes son del 2-3% y la exposición es NW (Fig.15).

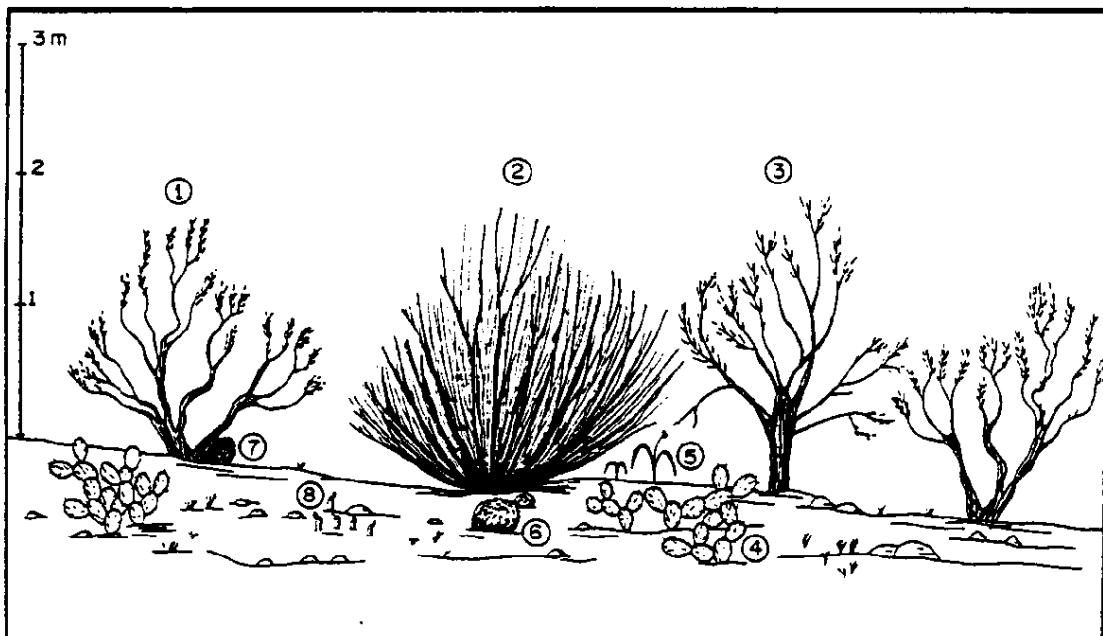


Fig.15 .- Perfil transversal de la comunidad "*Larrea cuneifolia - Cassia rigida*"

- 1.- *Larrea cuneifolia* 2.- *Cassia rigida* 3.- *Cercidium australis*
 4.- *Opuntia sulphurea* 5.- *Hippeastrum sp* 6.- *Gymnocalycium
 spagazzini* 7.- *Acanthocalycium thionanthum* 8.- *Tephrocactus weberi*

Estructura de la Vegetación : Se presentan los siguientes estratos

- 1).- Estrato superior de 1.5 a 2 m., discontinuo, constituido por un árbol bajo (*Cercidium australis*) y un arbusto afile (*Cassia rigida*).
- 2).- Estrato medio continuo, arbustivo, de 1-1.5 m dominado por *Larrea cuneifolia* "Jarilla", acompañada por *Bulnesia schickendantzii* y *Prosopis torquata* (árbol bajo achaparrado).
- 3).- Estrato bajo discontinuo, de menos de 50 cm , notable, con cactáceas areoladas *Opuntia sulphurea* y cilíndricas (*Tephrocactus weberi*, *Gymnocalycium saglione*, *Gymnocalycium spegazzini* y *Acanthocalycium thionanthum*) y un geófito *Hippeastrum sp.*
- 4).- Estrato herbáceo de menos de 10 cm, discontinuo con representantes de las Familias : Gramineae, Asteraceae y Boraginaceae.
- 5).- Epifitas con *Tillandsia bryoides* y *Tillandsia gilliesii*.

Suelo : Inmaduro, altamente pedregoso, rodados pequeños de 3 a 7 cm cubre cerca del 80% del suelo, material fino arenoso únicamente en la base de los arbustos. Aproximadamente el 50 al 60 % del suelo desnudo.

Acción erosiva notable : Carcavamiento y cauces profundos (3-4 m.) producto del descenso violento del agua de escorrentía. Marcado escurrimiento superficial. Acentuada acción del viento, con arbustos achaparrados.

Microrelieve : Estable y continuo interrumpido por anchos cauces de bajada.

Composición Florística : La comunidad vegetal se encuentra constituida por 7 Familias, 15 Géneros y 17 Especies. Entre las Familias se destacan : *Zygophyllaceae*, *Fabaceae*, *Cactaceae* y *Gramineae*.

**FORMACION OROGRAFICA: CUMBRES DEL CAJÓN-SIERRAS DEL
ACONQUIJA**

UBICACIÓN EN EL VALLE : SECTOR ORIENTAL

**UNIDAD DE PAISAJE : ZONA PEDEMONTANA (Parte Media
del Gradiente)**

**FORMA DEL RELIEVE : CONOS ALUVIALES Y NIVELES
SUPERIOR DE GLACIS**

COMUNIDAD N ° 5 : "*Flourensia fiebrigii-Larrea divaricata*"

Esta comunidad se encuentra a una altura de 2380 m en la parte media del gradiente de Bajada y del cono aluvial que la contiene, próxima a la localidad de Ampimpa. La superficie del terreno se presenta irregularmente accidentada producto de la acción hídrica. Pendientes entre 3-4% y exposición SW (Fig.16).

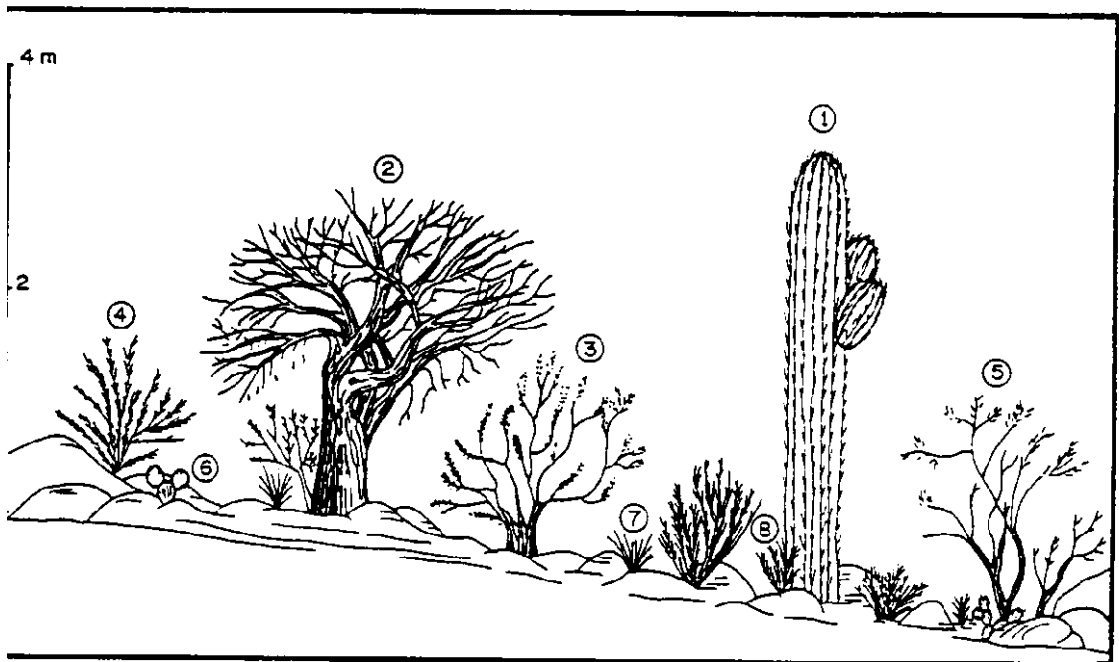


Fig.16.- Perfil transversal de la comunidad "*Flourensia fiebrigii-Larrea divaricata*"

- 1.- *Trichocereus terscheckii* 2.- *Acacia caven* 3.- *Bulnesia schickendantzii*
 4.- *Flourensia fiebrigii* 5.- *Larrea divaricata* 6.- *Opuntia sulphurea*
 7.- *Lippia integrifolia* 8.- *Ayenia lingulata*

Estructura de la Vegetación : Se presentan los siguientes estratos.

- 1).- Estrato superior de 3-4 m., discontinuo, constituido por árboles (*Prosopis nigra* y *Acacia caven*), un arbusto (*Larrea divaricata*) y cactáceas columnares (*Trichocereus terscheckii*).

- 2).- Estrato medio, continuo, representado por un arbustal de 80-90 cm dominado por *Flourensia fiebrigii* "Chilca", *Lippia integrifolia* y *Bulnesia schickendantzii*
- 3).- Estrato bajo discontinuo, de menos de 50 cm, con subarbustos (*Ayenia ligulata*, *Croton psammophilus*), hierbas efímeras *Zinnia peruviana*, cactáceas areoladas *Opuntia sulphurea* y cilíndricas (*Acanthocalycium thionanthum*, *Gymnocalycium spegazzini* y *Gymnocalycium saglionè*)
- 4).- Estrato herbáceo de menos de 10 cm, discontinuo, con representantes de las Familias : *Malvaceae*, *Gramineae*, *Asteraceae* y *Euphorbiaceae*.

Suelo : Inmaduro, muy pedregoso, cantos rodados de contornos angulosos y de tamaño variable desde 1.5 m. a 20 cm, siendo la medida promedio 50 cm. El material fino es arenoso y se presenta debajo de los arbustos. Aproximadamente el 50% del suelo está desnudo.

Acción erosiva notable : Cárcavas profundas y pronunciadas por acción del descenso del agua de lluvia, acentuado escurrimiento superficial.

Microrelieve : Irregular, muy accidentado, con desniveles que no superan el metro de altura.

Composición Florística : La comunidad vegetal se encuentra constituida por 9 Familias, 20 Géneros y 21 Especies. Entre las Familias que se destacan esta : *Asteraceae*, *Zygophyllaceae*, *Cactaceae* y *Gramineae*.

**FORMACIÓN OROGRÁFICA: *CUMBRES CALCHAQUÍES-SIERRAS
DEL ACONQUIJA***

UBICACIÓN EN EL VALLE: *SETOR ORIENTAL*

**UNIDAD DE PAISAJE : *ZONA PEDEMONTANA (Parte media
del Gradiente)***

**ELEMENTOS GEOMORFOLÓGICOS : *LOMADAS BAJAS DE
ORIGEN SEDIMENTARIO
Y PEQUEÑOS CONOS
ALUVIALES***

COMUNIDAD N ° 6 : **Plectrocarpa rouguesii-Monttea aphylla**

Esta comunidad se encuentra a una altura de 2070 m en un sector de lomadas bajas y pequeños conos aluviales presentes en la parte media del gradiente de Bajada, correspondientes a la vertiente de las Cumbres Calchaquíes. La comunidad censada se encuentra a 300 m del cauce temporario del río Las Salinas, a 1 Km. de un depósito salino donde crece una vegetación halófito muy dispersa y a 5 Km. de la localidad de Los Colorados. La superficie del terreno es regular en la parte baja del cono presentando desniveles hacia las partes altas (Fig.17).

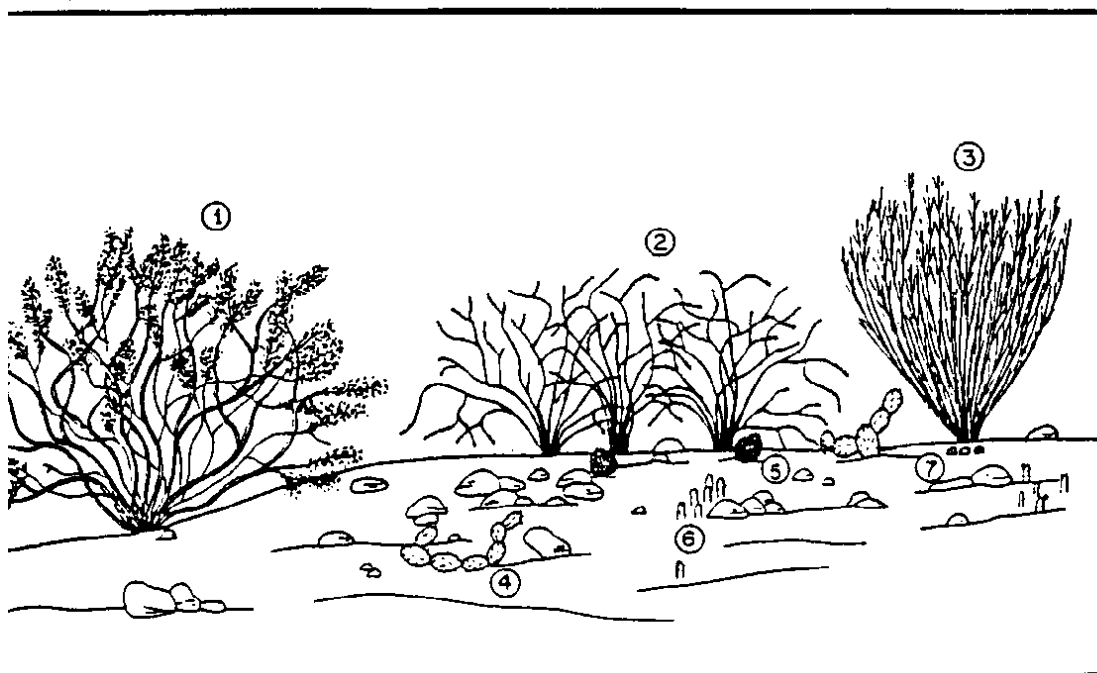


Fig. 17.- Perfil de la comunidad "*Plectrocarpa rouguesii*-*Monttea aphylla*"
 1.- *Zuccagnia punctata* 2.- *Plectrocarpa rouguesii* 3.- *Monttea aphylla*
 4.- *Opuntia sulphurea* 5.- *Acanthocalycium thioanthum*
 6.- *Tephrocactus weberi* 7.- *Parodia microsperma*

Estructura de la Vegetación : Se presentan los siguientes estratos

- 1).- Estrato superior arbustivo de 1.5 a 2 m. , discontinuo, representado por *Zuccagnia punctata*, *Monttea aphylla* y *Larrea cuneifolia*.
- 2).- Estrato medio arbustivo, continuo de 50 cm hasta 1 m, con *Plectrocarpa rouguesii* (en asociaciones circulares muy notables), *Cassia rigida* y una cactácea columnar *Cereus aetiops*.

- 3).- Estrato bajo menor a 50 cm, discontinuo, con catáceas areoladas *Opuntia sulphurea* y cilíndricas (*Acanthocalycium thionanthum*, *Echinopsis leucantha* y *Gymnocalycium spegazzini*), dos geófitas *Hippeastrum sp* y *Talinum polygaloides* y dos gramíneas *Aristida adscencionis* y *Eragrostis nigricans*.
- 4).- Estrato menor a 10 cm, discontinuo, representado principalmente por cactáceas como *Parodia microsperma* y *Tephocactus weberi*.
- 5).- Estrato herbáceo menor a 10 cm, discontinuo, representado por las Familias Malvaceae, Asteraceae y Gramineae.
- 6).- Epífitas con *Tillandsia bryoides*, *Tillandsia gilliesii* y *Tillandsia capillaris*.

Suelo : Inmaduro, pedregoso en un 30%, con rodados medianos desde 3-4 cm hasta 9-10 cm, el resto material fino arenoso. Aproximadamente el 60% del suelo se presenta desnudo.

Acción erosiva notable : Cárcavas profundas de 1-2 m. y surcos, marcado escurrimiento superficial con efectos de deslizamientos.

Microrelieve : Inestable, discontinuo, muy modificado por la erosión pluvial.

Composición Florística : La comunidad vegetal se encuentra constituida por 10 Familias, 19 Géneros y 21 Especies. Entre las Familias que se destacan están : *Cactaceae*, *Zygophyllaceae*, *Bromeliaceae* y *Fabaceae*.

**FORMACIÓN OROGRÁFICA: *CUMBRES CALCHAQUÍES - SIERRAS
DEL ACONQUIJA***

UBICACIÓN EN EL VALLE: *SECTOR ORIENTAL*

**UNIDAD DE PAISAJE : *ZONA PEDEMONTANA (Parte Superior
del Gradiente)***

**ELEMENTOS GEOMORFOLÓGICOS : *GRANDES CONOS
ALUVIALES***

COMUNIDAD N ° 7 : "*Gochnatia glutinosa-Eupatorium patens*"

Esta comunidad se encuentra a una altura de 2344 m en la parte superior del gradiente de Bajada correspondiente a la vertiente de las Cumbres Calchaquíes. El terreno presenta una superficie irregular con desniveles que no superan los 50 cm. Las pendientes se encuentran entre 5-6 %, con exposición W (Fig.18).

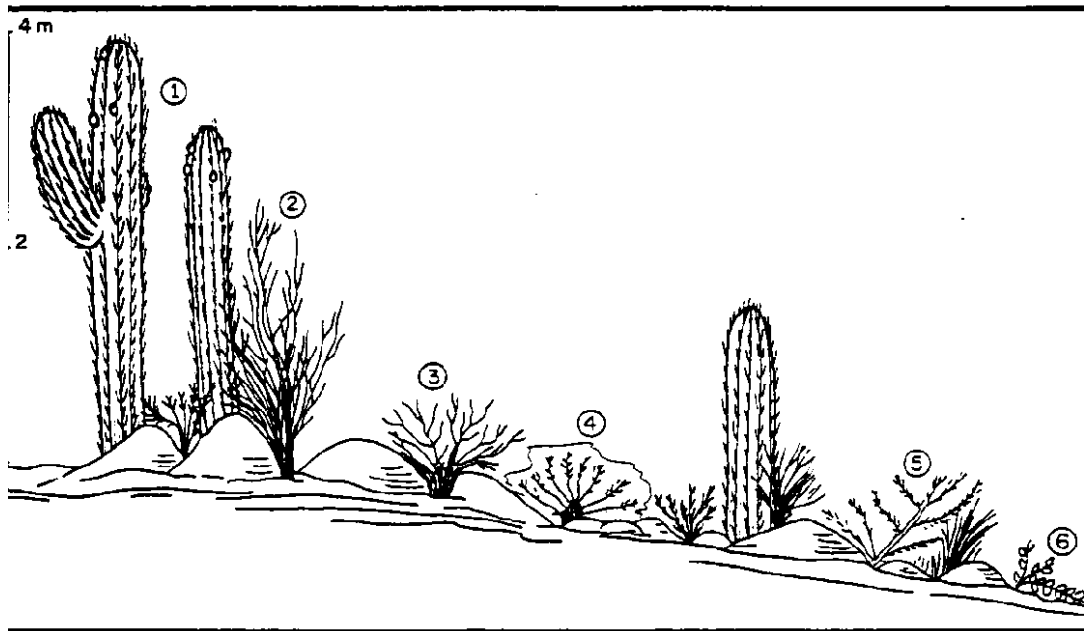


Fig.18.- Perfil transversal de la comunidad "*Gochnatia glutinosa-Eupatorium patens*"

- 1.- *Trichocereus terscheckii* 2.- *Cassia rigida* 3.- *Gochnatia glutinosa*
4.- *Eupatorium patens* 5.- *Prosopis torquata* 6.- *Ipomoea calchaquina*

ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN : Se presentan los siguientes estratos

- 1).- Estrato superior discontinuo de hasta 4 m formado por cardones
Trichocereus terscheckii y *Trichocereus pasacana*.
- 2).- Estrato medio de 1.5-2 m., discontinuo, muy disperso, representado por los arbustos *Zuccagnia punctata* y *Larrea divaricata* y un árbol de porte achaparrado *Prosopis torquata*.

- 3).- Estrato arbustivo bajo, continuo, de 50-70 cm dominado por *Flourensia fiebrigui*, *Eupatorium patens*, *Cassia rigida* y *Justicia tweediana*.
- 4).- Estrato de 10-50 cm, discontinuo, con cactáceas areoladas *Opuntia sulphurea* y cilíndricas *Acanthocalycium thionanthum* y *Gymnocalycium spegazzini* y una Gramínea *Stipa eriostachya*.
- 5).- Estrato menor a 10 cm, con cactáceas cilíndricas *Opuntia picardoi* y *Tephocactus weberi*.
- 6).- Estrato herbáceo, discontinuo menor a 10 cm hasta formas rastreras, con representantes de varias Familias : *Malvaceae*, *Amaranthaceae*, *Convolvulaceae*, *Gramineae*, *Borraginaceae*, *Asteraceae* y *Euphorbiaceae*.

Suelo : Inmaduro, muy pedregoso con cantos rodados desde 5 cm hasta 60 cm, siendo el tamaño promedio 20 cm. Material fino arenoso acumulado principalmente en la parte baja de los arbustos. Aproximadamente 30-40 % de suelo desnudo.

Acción erosiva notable : Cárcavas poco profundas (50 cm), marcado escurrimiento superficial con arrastre de material.

Microrelieve : Relativamente estable y continuo con algunos cambios en los lugares cercanos a los cauces de bajada.

Composición Florística : La comunidad vegetal se encuentra constituida por 14 Familias, 29 Géneros y 33 especies. Entre las Familias se destacan : *Cactaceae*, *Asteraceae* y *Gramineae*.

**FORMACIÓN OROGRÁFICA: *CUMBRES CALCHAQUÍES-SIERRAS
DEL ACONQUIJA***

UBICACIÓN EN EL VALLE: *SECTOR ORIENTAL*

**UNIDAD DE PAISAJE: *ZONA PEDEMONTANA (Parte Superior
del Gradiente)***

FORMA DEL RELIEVE: *GRANDES CONOS ALUVIALES*

COMUNIDAD N ° 8 : *"Justicia tweediana-Flourensia fiebrigii-Trichocereus pasacana"*

Esta comunidad se encuentra a una altura de 2730 m, en la parte superior del gradiente de Bajada correspondiente a la vertiente oriental del valle. Representa una zona de transición entre lo que corresponde al punto más alto del gradiente de Bajada y la zona montañosa. El terreno presenta una superficie muy accidentada con desniveles que van desde pocos cm (10-20) hasta 1-2 m correspondientes a los cauces de bajada. El área se encuentra en el sector superior de un gran cono aluvial cuyas pendientes están entre 7-8 % y la exposición es preferentemente W (Fig.19).

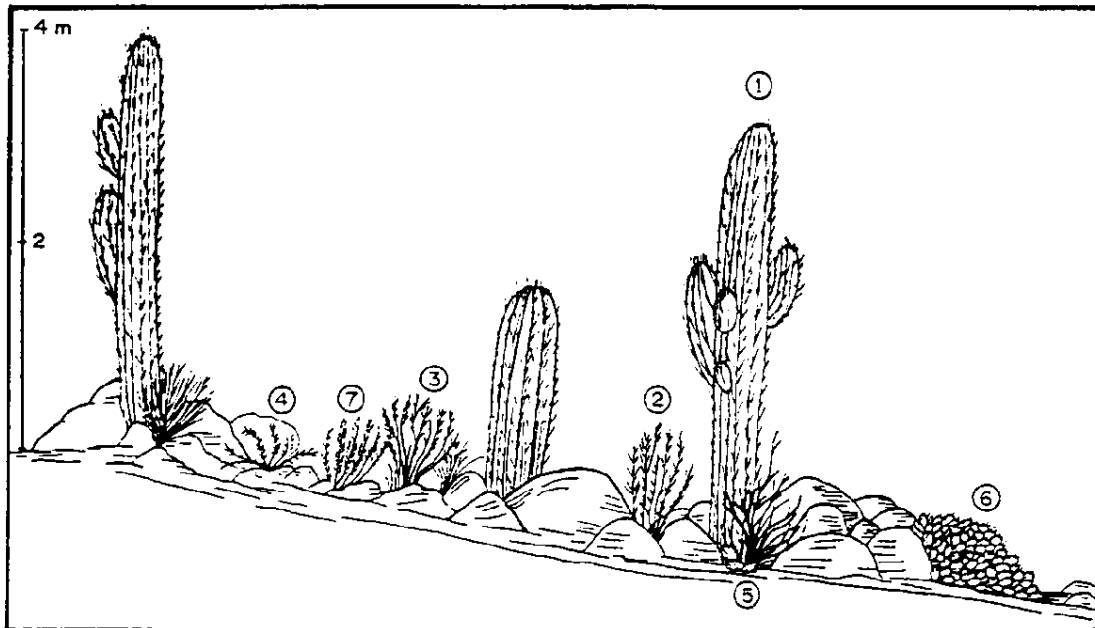


Fig. 19.- Perfil transversal de la comunidad "*Justicia tweediana-Flourensia fiebrigii-Trichocereus pasacana*"

- 1.- *Trichocereus pasacana* 2.- *Justicia tweediana* 3.- *Flourensia fiebrigii*
 4.- *Junellia bisulcata* 5.- *Fabiana punensis* 6.- *Maihueniopsis boliviensis*
 7.- *Senecio gilliesianus*

Estructura de la Vegetación : Se presentan los siguientes estratos

- 1).- Estrato superior, discontinuo, de hasta 5 m, representado por los cardones *Trichocereus pasacana* y *Trichocereus terscheckii*.

2).- Estrato arbustivo bajo, continuo, dominado por *Justicia tweediana*,
Flourensia fiebriguii y *Senecio gilliesianus*.

3).- Estrato bajo de menos de 50 cm, discontinuo, con cactáceas areoladas
Opuntia sulphurea y cilíndricas *Acanthocalycium thionathum* y un subar-
busto *Junellia bisulcata*.

4).- Estrato de menos de 10 cm, compacto, discontinuo, representado por
cactáceas en cojín como *Opuntia picardoi* y *Mahueniopsis boliviensis*.

5).- Estrato herbáceo menor a 10 cm hasta rastrero-estolonífero, denso, casi
continuo, con representantes de varias Familias como : *Amaranthaceae*,
Convolvulaceae, *Caryophyllaceae*, *Asteraceae*, *Borraginaceae*, *Portulaca-*
ceae, *Oxalidaceae*, *Zygophyllaceae*, *Gramineae*, *Fabaceae* y *Euphorbiaceae*.

Suelo : Inmaduro, muy pedregoso con rodados desde 30 cm hasta 1 m, siendo el tamaño
promedio 70 cm. Material fino arenoso muy escaso generalmente debajo de los arbustos.
Aproximadamente 10-20 % del suelo desnudo.

Acción erosiva notable : Carcavamientos y surcos profundos (1 m) y cauces de bajada
de 1 a 3m. Marcado escurrimiento superficial con arrastre de material y su acumulación en
las partes bajas. Acción del viento muy acentuada reflejada en el tamaño bajo del arbustal
y la forma achaparrada.

Microrelieve : Muy variado, discontinuo, presentando cambios marcados a corta distancia
lo que da el aspecto de mosaicos de microrelieves.

Composición Florística : La comunidad vegetal se encuentra constituida por 18 Familias,
30 Géneros y 33 Especies. Entre las Familias que se destacan están : *Acanthaceae*,
Cactaceae, *Asteraceae*, *Convolvulaceae* y *Portulacaceae*.

5-2.- DISTRIBUCIÓN DE LAS COMUNIDADES VEGETALES EN EL VALLE DE SANTA MARÍA

La ubicación de las 8 comunidades en el valle de Santa María (Fig.20), ha permitido analizar diferentes sectores del gradiente de Bajada (piedemonte) y del fondo de valle, relacionando las comunidades con el ambiente, o bien estableciendo situaciones particulares de acuerdo a las condiciones de los factores ambientales y a las características florístico-estructurales de los sitios estudiados.

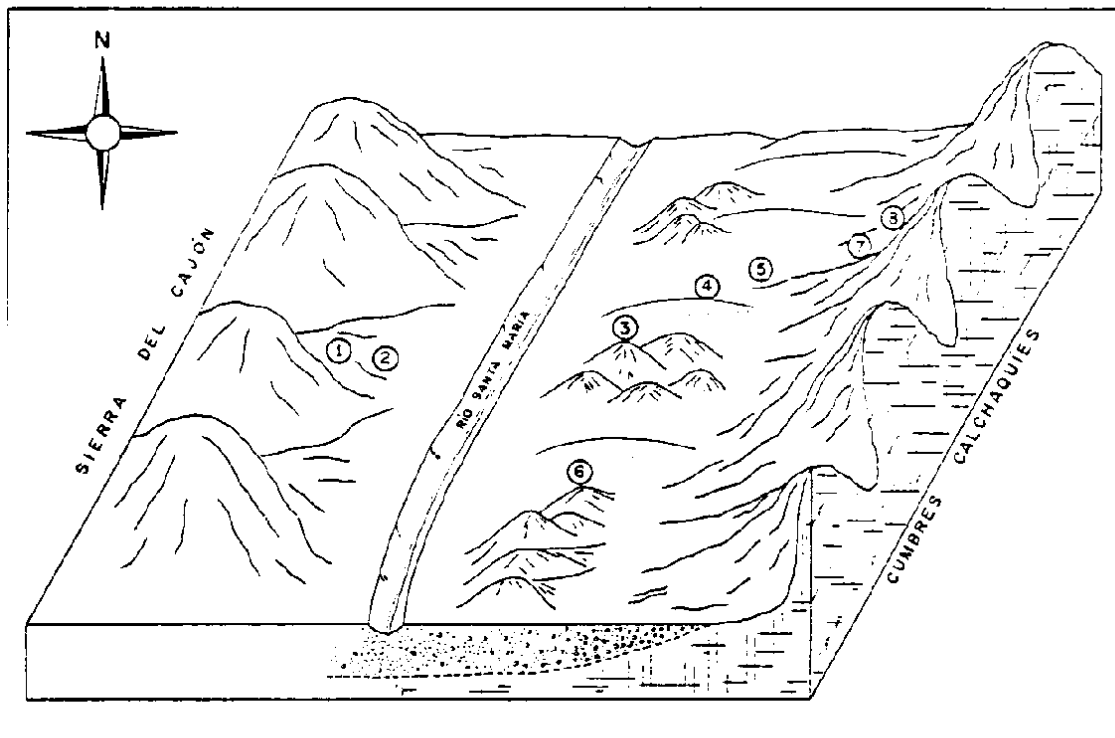


Fig.20.- Diagrama esquemático en bloque mostrando la ubicación de las 8 comunidades y su relación con las características topográficas del Valle de Santa María

En el análisis de las comunidades pedemontanas tienen gran importancia la forma asimétrica del valle, la exposición y la longitud del gradiente de Bajada. Así, en la vertiente occidental, correspondiente a la Sierra de Químes, donde las laderas resultan más cortas y de pendientes más abruptas; las comunidades N° 1 y 2 presentan estrechas relaciones florísticas, diferenciándose más bien en la estructura de la vegetación y en las condiciones del microrelieve. Una marcada exposición Este y la fuerte pendiente de estas laderas determinan una mayor insolación diaria resultando en condiciones ambientales más secas que las de la vertiente opuesta. Como atenuante a esta condición se presenta un suelo caracterizado por la abundancia y gran tamaño de sus cantos rodados, que cumplen la importante función de retener y conservar la humedad permitiendo la formación de microambientes muy favorables donde crecen preferentemente las especies de ciclos de vida cortos y de carácter oportunista.

Se observa el avance sobre estos ambientes de elementos florísticos característicos de las comunidades vegetales vecinas presentes en las partes más altas del valle, como lo son las cactáceas columnares (*Trichocereus terscheckii* y *Trichocereus pasacana*) y las Bromeliáceas terrestres como *Dyckia velazcana*, tres especies de la Prepuna. Los propágulos (semillas, frutos y partes vegetativas) de estas y otras especies son arrastrados por el agua de lluvia que desciende con fuerza y los va depositando a lo largo de su recorrido, llegando incluso hasta zonas de fondo de valle cercanas a la unidad de playa.

Esta forma de dispersión por el agua de escorrentía de las especies presentes en las partes altas del valle es igualmente importante para ambas laderas, sin embargo, las comunidades N° 1 y 2 reciben mayor aporte de estos elementos florísticos que las comunidades que se encuentran a una altura similar en la vertiente opuesta. Esto puede explicarse por la forma asimétrica del valle lo que determina laderas más cortas y de pendientes marcadas hacia el sector occidental.

En la caracterización del gradiente de Bajada presente hacia las cumbres Calchaquíes pueden ser consideradas las comunidades N ° 5, 7 y 8. Esta vertiente del valle presenta laderas extensas de pendientes suaves, lo que permite una diferenciación más precisa de las comunidades en el gradiente. En éstas 3 comunidades se observan marcadas diferencias en la composición florística como también en la estructura de la vegetación y las condiciones del microrelieve. Por la exposición Oeste que presentan y la asimetría del valle, éstas comunidades reciben menos horas de radiación solar durante el día que las de la vertiente opuesta ; en éste caso, la extensión del gradiente de Bajada (=1000 m.) y las condiciones edáficas de cada sitio serían los determinantes de la distribución y disponibilidad de humedad para éste sector del valle.

Una situación relacionada a la longitud de esta pendiente es la transición gradual que presenta la comunidad N ° 8 con la vegetación de la Prepuna formando un paisaje dominado por cactáceas columnares (*Trichocereus terscheckii* y *Trichocereus pasacana*) y un arbustal bajo donde se mezclan con la vegetación del Monte especies tales como *Fabiana punensis* "Tola", algunas del género *Chuquiraga* y cactáceas en cojín como *Maihueniopsis boliviensis* y *Opuntia picardoi*. Para las otras dos comunidades (N ° 5 y 7) la única relación con la vegetación de la Prepuna son los aportes de algunos elementos (*Trichocereus* spp) que descienden a través de los cauces de bajada por la acción de las lluvias.

La comunidad N ° 4 puede ser considerada como una situación intermedia entre las partes bajas del gradiente de Bajada y el de fondo de valle, donde el arbustal dominado por Zygophyllaceas (*Larrea cuneifolia* y *Bulnesia schickendantzii*) presenta una altura promedio de 1 m. y una distribución muy regular dejando espacios de suelo desnudo que guardan el mismo patrón. Estos arbustales han sido considerados como Climácicos para el ecosistema del monte (Morello, 1958), su ubicación es variable encontrándose en las planicies bajas de valles y bolsones, lomadas y terrazas antepuestas a la cadenas

montañosas. Otro arbustal de condiciones similares es el descrito por Shreve (1955) para el desierto de Sonora, el arbustal de "Creosota" dominado por otra especie de Zygothylaceae : *Larrea tridentata*.

Entre las situaciones particulares comentadas al principio han se incluyen las comunidades N ° 3 y 6, una presente en la zona de fondo de valle, sobre terrazas antiguas (N°3), la otra en la parte pedemontana baja sobre pequeños conos aluviales enmarcados por lomadas bajas de origen sedimentario (N° 6). Estas dos comunidades son consideradas "situaciones particulares" ya que no pueden ser incluidas en la caracterización de los grandes ambientes del valle, por el contrario, ellas responden a condiciones muy localizadas que marcan condiciones florística y funcionales interesantes de ser comparadas con el resto de las comunidades.

5-3.-APLICACIÓN DE MODELOS DE ANÁLISIS MULTIVARIADO EN EL ESTUDIO DE ATRIBUTOS ESPECIFICOS Y FUNCIONALES

Teniendo en cuenta el n° de especies (83) registradas en los censos de campo y los atributos funcionales (60), fue conveniente realizar análisis multivariados que permitieran estudiar simultáneamente muchas variables en un número grande de especies y así poder visualizar la estructura e identificar los factores ambientales que estarían actuando.

A partir de los datos de presencia-ausencia de especies y funciones (Tablas N° 1, 2, 3, 4 y 5, Anexo) obtenidos de los censos en las 8 comunidades se construyeron las siguientes matrices.

1).- MATRIZ PRIMARIA:

80 CENSOS

83 ESPECIES

a).- MATRIZ SECUNDARIA

80 CENSOS

63 ADAPTACIONES

b).- MATRIZ SECUNDARIA

80 CENSOS

4 FACTORES

Se consideró conveniente tratar los datos a través de los dos modelos de análisis multivariado, el de *clasificación* que establece entidades sociológicas discretas y el de *ordenamiento* que respalda el "continuum", para determinar si la elección *a priori* de las comunidades fue acertada o bien se basó en interpretaciones subjetivas.

El modelo de clasificación consiste en dividir el sistema multidimensional en compartimientos o clases en cada una de las cuales se ubican los puntos que presentan mayor similitud entre sí, o sea, se agrupan censos o especies que tienen propiedades en común .

El modelo de ordenación reduce el n° de ejes de variación , simplificando el espacio multidimensional hasta obtener un sistema con el menor número de ejes posibles que contenga la mayor parte de la variación , o sea se disponen los censos y las especies a lo largo de ejes de variación continua (Matteucci & Colma, 1982).

5-3-1.-ANÁLISIS DE CLASIFICACIÓN:

A partir de la matriz primaria Censos-Especies, se aplicó el modelo de agrupamiento (*Cluster Analysis*) con el cálculo de distancias euclidianas relativas y el sistema de agrupamiento por el vecino más lejano. El dendrograma resultante (Fig.21) forma 7 grupos bien definidos con un porcentaje de encadenamiento del 1.87. Estos grupos corresponden a las comunidades N ° 1, 2, 5, 6,7 y 8 y un séptimo grupo formado por las comunidades N ° 3 y 4 las que de acuerdo a la identificación con letras corresponden al grupo f. A pesar que estas dos últimas comunidades se encuentran muy relacionadas, los censos pertenecientes a cada una se encuentran muy próximos en el dendrograma resultante.

Las restantes comunidades quedan claramente definidas en la clasificación presentando en algunos casos censos intercalados pertenecientes a otras comunidades lo que indica marcadas relaciones florísticas. Esto sucede con los censos 04 y 06 que se encuentran formando parte del grupo A con el cual comparten las siguientes especies: *Gomphrena tomentosa*,

CLUSTER ANALYSIS, RELATIVE EUCLIDEAN FARTHEST NEIGHBOR

Percent chaining = 1.87

D I S T A N C E

Microcloa indica, *Acanthocalycium thionanthum*, *Gymnocalycium spegazzini* y *Sida calchaquiensis*. El censo 33 perteneciente a la comunidad N° 4 forma parte del grupo c con el cual comparte las siguientes especies: *Bulnesia schickendantzii*, *Gymnocalycium spegazzini*, *Microchloa indica*, *Munroa andina*, *Opuntia sulphurea* y *Acanthocalycium thionanthum*.

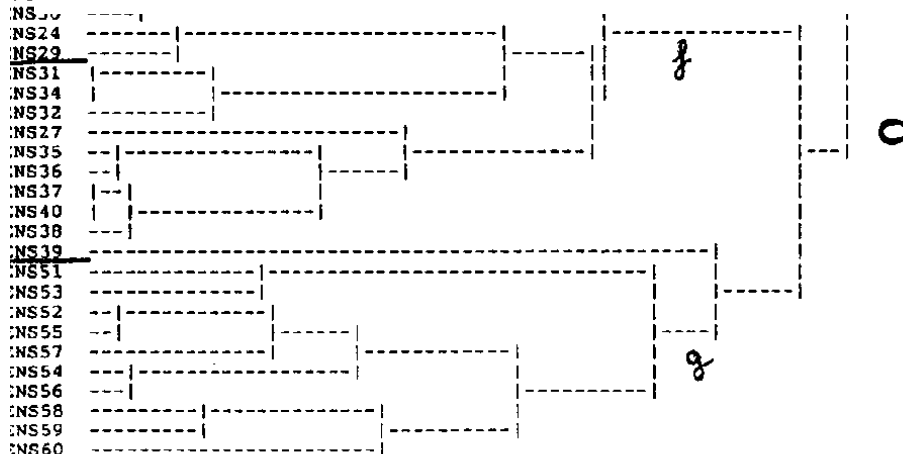
Tres grandes grupos A, B y C resultan en el dendrograma donde el grupo A encierra a las comunidades N° 1, 2, 5 y 7, el grupo B formado por una sola comunidad la N° 8 se presenta unido al grupo A en AB, relacionando de este modo a todas las comunidades de la parte media/alta de las vertientes que forman el valle.

El grupo C encierra a las comunidades N° 3, 4 y 6 propias de las partes bajas del gradiente de Bajada y del fondo de valle. La unión de los grupos AB y C cierran el dendrograma a una distancia de 36.46.

De esta manera vemos como las 8 comunidades determinadas *a priori* son definidas como comunidades discretas mediante el análisis de clasificación a un agrupamiento que guarda estrechas relaciones con la ubicación que estas presentan en los ambientes del valle.

5-3-2.-ANÁLISIS DE ORDENAMIENTO:

Partiendo de la matriz primaria Censos-Especies se complementó el ordenamiento obtenido con dos matrices secundarias (Adaptaciones, Factores Ambientales) a través de las correlaciones de Pearson.



a).- Ordenamiento de la Matriz Primaria Censos-Especies

Puesto que la matriz primaria fue estructurada en base a datos de frecuencia (presencia-ausencia), se consideró adecuado analizarla a través del modelo de Correspondencia, este método extrae los ejes de mayor variación de una matriz, las coordenadas que se obtienen son una estimación del baricentro de las variables por lo que las coordenadas de las especies pueden considerarse como una estimación de su óptimo a lo largo de los gradientes. Los ejes calculados estarían revelando ejes subyacentes de variación, las variables latentes, que serían gradientes ambientales. Dentro del análisis de correspondencia únicamente se trabajó con el análisis de Correspondencia Linearizado (DECORANA) para salvar el efecto de arco o herradura que se presentó al aplicar el análisis de Correspondencia no Linearizado (RA) el que no permitió una interpretación satisfactoria de la información.

Las Fig. 22, 23, 24 y 25 muestran el ordenamiento de censos y especies en un plano de dos dimensiones; con el propósito de interpretar con mayor claridad el plano de distribución se complementó el eje 1 con el 2 y 3. Los listados de especies y adaptaciones se presentan en los cuadros N° 1, 2, 3 y 4.

5-3-2-1.-DISTRIBUCIÓN DE CENSOS EN EL PLANO DE ORDENAMIENTO

En el plano determinado por los ejes 1:2, representado en la Fig. 22 se observan 6 grupos de censos bien definidos: uno grande hacia la izquierda del plano, 4 en el centro y uno bastante aislado hacia el extremo derecho. El gran grupo de la izquierda encierra censos

Fig.22 -CORRESPONDENCIA LINEARIZADO ACL
DISTRIBUCION DE CENSOS

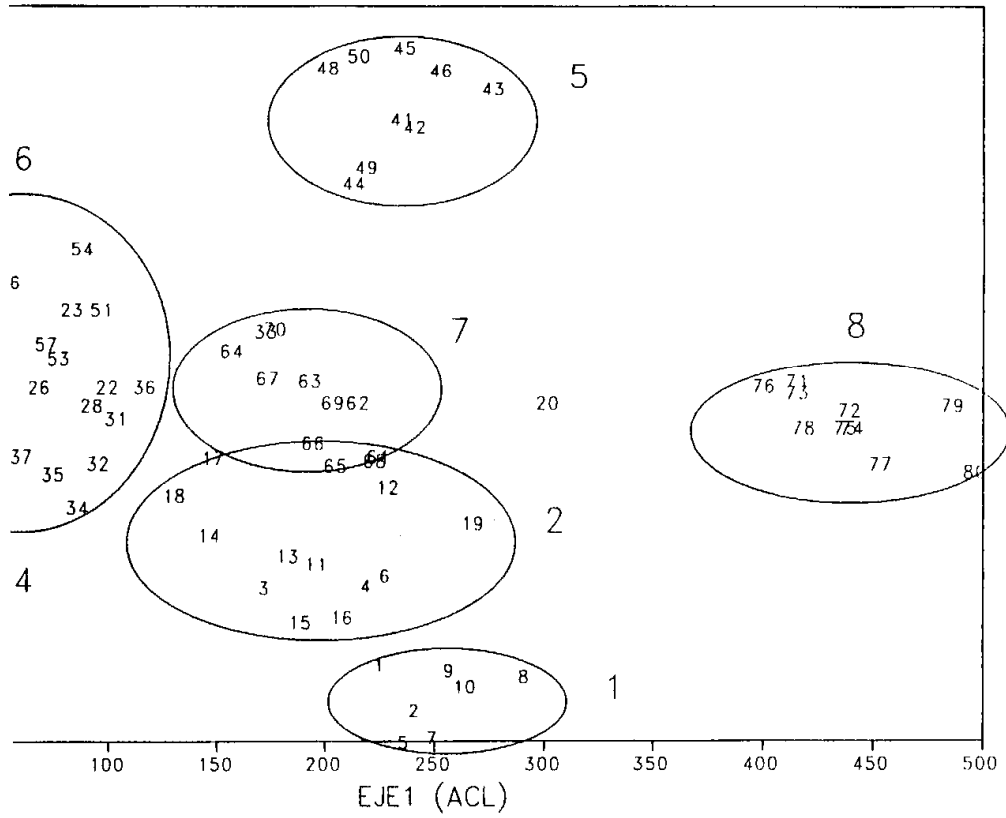
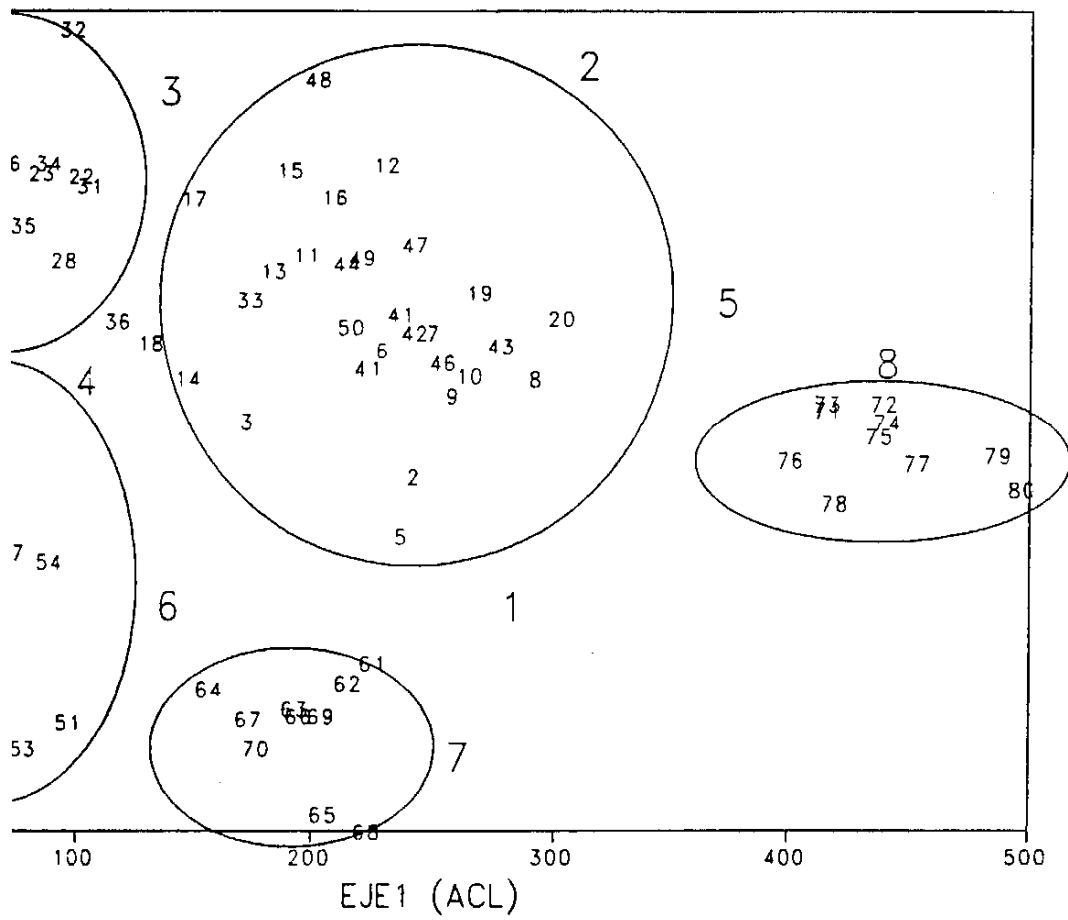


Fig.23-CORRESPONDENCIA LINEARIZADO ACL
DISTRIBUCION DE CENSOS



pertenecientes a las comunidades N° 3, 4 y 6 en el cual es posible establecer dos extremos, el superior de la nube donde predominan censos correspondientes a la comunidad N° 6, los presentes en el extremo inferior pertenecen en su mayoría a la comunidad N° 4; mientras que el centro comparte censos de las tres comunidades dominando los de la N° 3. Los censos ubicados en el plano medio pertenecen a las comunidades N° 5, 7, 2 y 1, encontrándose más cercanos los de las comunidades N° 7, 2 y 1; la N° 5 se ubica en el extremo superior del plano medio de ordenamiento. Muy alejado de los grupos, en el extremo derecho del plano, se encuentra el grupo de censos correspondientes a la comunidad N° 8.

En el plano de ordenamiento definido por los ejes 1:3 (Fig. 23), tenemos una distribución más compleja, hacia el extremo izquierdo se logra una clara delimitación de la comunidad N° 6, pero continúan muy relacionadas las N° 3 y 4. En la parte media del plano se presenta una gran nube de censos correspondientes a las comunidades N° 5, 2 y 1, mientras que los de la comunidad N° 7 se alejan ubicándose en la parte inferior del plano. Para ambos ordenamientos los censos de la comunidad N° 8 se mantienen alejados del resto ubicándose en el extremo derecho. Coordenadas de los censos en la Tabla 6 y 7 (Anexo)

En una representación tridimensional de los censos correspondientes a las 8 comunidades (Fig. 24), se observa como las comunidades N° 1 y 2, presentes sobre la misma ladera en la Sierra de Quilmes, se encuentran próximas y en un plano similar en sus posiciones, lo mismo sucede con las comunidades N° 3, 4 y 6 de fondo de valle. Las comunidades que se encuentran en la vertiente de las Cumbres Calchaquies son las que presentan mayor variación en sus posiciones, pudiendo relacionar a las N° 5 y 7, mientras que la N° 8 es la más alejada sin presentar relaciones definidas con el resto de las comunidades. En la ubicación tridimensional, se presentan dos comunidades muy opuestas, la N° 6 hacia el lado izquierdo y la N° 8 en el derecho, esto nos estaría indicando marcadas diferencias florísticas entre ellas.

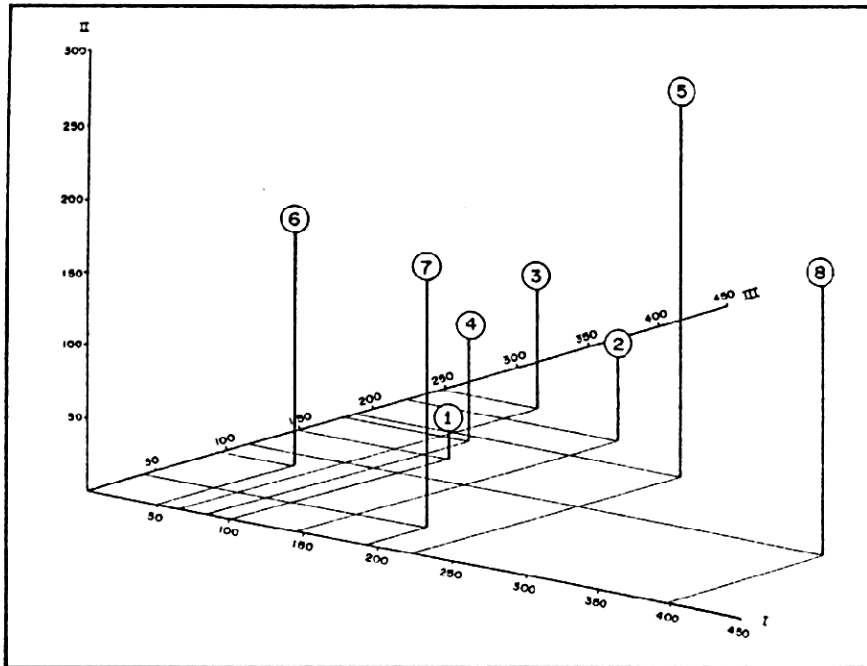


Fig.24 .- Representación Tridimensional de las 8 comunidades.-

5-3-2-2.-DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES EN LOS PLANO DE ORDENAMIENTO

En el plano de ordenamiento definido por los ejes 1:2 (Fig. 25), podemos delimitar 4 grupos de especies que se ubican en los cuatro extremos del plano, en tanto que el centro es ocupado por algunas especies dispersas. El lado izquierdo del plano agrupa especies

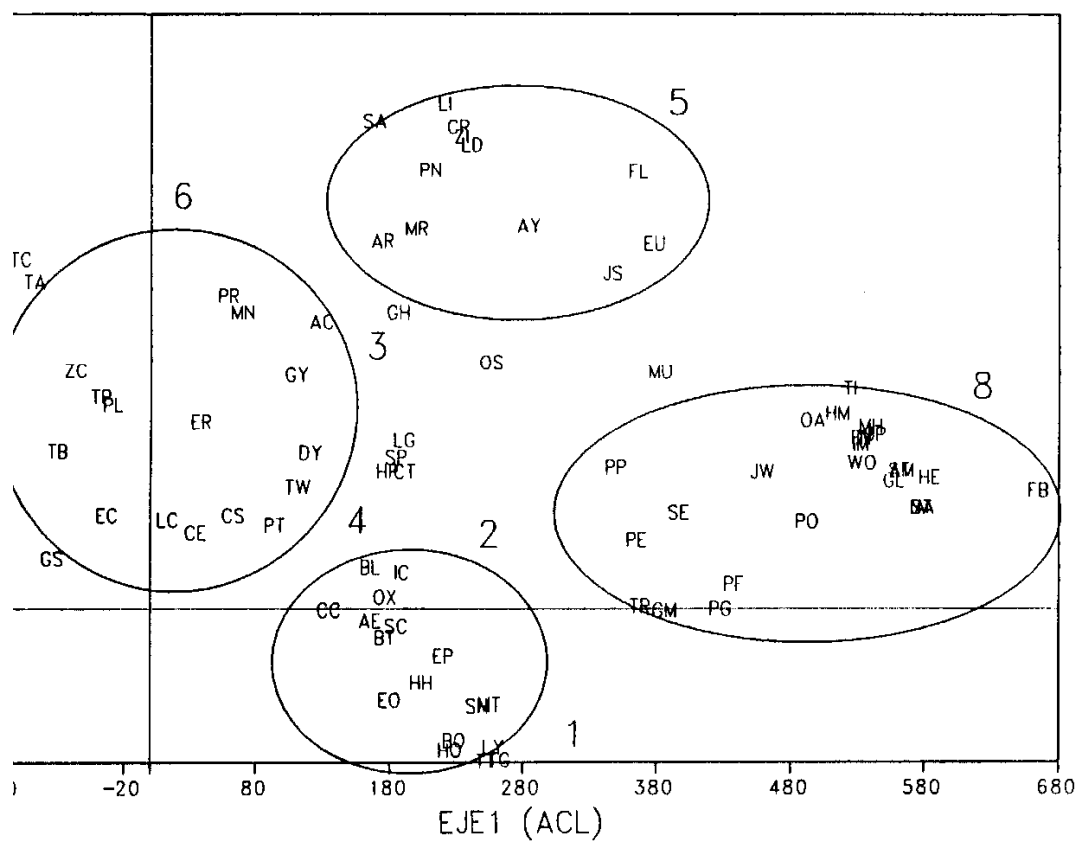
Cuadro 2 (Cont.) - Listado de Especies y Códigos empleados en el Análisis Multivariado

Número	Especie	Código
41	<i>Opuntia picardoi</i>	OP
42	<i>Maihueniopsis boliviensis</i>	MH
43	<i>Heliotropium chysanthum</i>	HH
44	<i>Pectis sessiliflora</i>	PE
45	<i>Solanum hieronymi</i>	SH
46	<i>Amicia medicaginea</i>	AM
47	<i>Nama dichotoma</i>	NA
48	<i>Echinopsis leucantha</i>	EC
49	<i>Parodia microsperma</i>	PR
50	<i>Gymnocalycium saglione</i>	GS
51	<i>Cereus aetiops</i>	CE
52	<i>Tephrocactus weberi</i>	TP
53	<i>Gochnatia glutinosa</i>	GH
54	<i>Senecio gilliesianus</i>	SE
55	<i>Croton psanmophilus</i>	CR
56	<i>Ayenia lingulada</i>	AY
57	<i>Zinnia peruviana</i>	ZI
58	<i>Trichocereus pasacana</i>	TR
59	<i>Trichocereus terschekii</i>	TT
60	<i>Ipomoea calchaquina</i>	IC
61	<i>Cassia rigida</i>	CR
62	<i>Cercidium praecox</i>	CC
63	<i>Lycium chilense</i>	LY
64	<i>Bulnesia schickendantzii</i>	BL
65	<i>Larrea cuneifolia</i>	LC
66	<i>Larrea divaricata</i>	LD
67	<i>Plectrocarpa rouguesii</i>	PL
68	<i>Tribulus terrestris</i>	TI
69	<i>Monttea aphylla</i>	MN
70	<i>Gymnocalycium spegazzini</i>	GY
71	<i>Euphorbia minuta</i>	EU
72	<i>Anemia tomenosa</i>	AE
73	<i>Dyckia velazcana</i>	DY
74	<i>Hippeastrum sp.</i>	HP
75	<i>Solanum atriplicifolium</i>	ST
76	<i>Mitracarpus megapotamicus</i>	MT
77	<i>Eupatorium patens</i>	EP
78	<i>Zuccagnia punctata</i>	ZC
79	<i>Flourensia fiebrigii</i>	FL
80	<i>Oxalis sp.</i>	OA
81	<i>Woodsia sp.</i>	WO
82	<i>Phoradendron liga</i>	LG
83	<i>Tulostoma sp.</i>	HO

Cuadro1.- Listado de Especies y Códigos empleados en el Análisis Multivariado

Número	Especie	Código
1	<i>Acanthocalycium thionanthum</i>	AC
2	<i>Sida argentina</i>	SA
3	<i>Sida calchaquiensis</i>	SC
4	<i>Fabiana punensis</i>	FB
5	<i>Gomphrena tomentosa</i>	GM
6	<i>Guilleminea gracilis</i>	GL
7	<i>Junellia bisulcata</i>	JN
8	<i>Ligqia integrifolia</i>	LI
9	<i>Prosopis nigra</i>	PN
10	<i>Prosopis alba</i>	PA
11	<i>Prosopis torquata</i>	PT
12	<i>Justicia scorpioides</i>	JS
13	<i>Talinum polygaloides</i>	TA
14	<i>Oxybaphus ovatus</i>	OX
15	<i>Evolvulus sericeus</i>	EV
16	<i>Ipomoea minuta f. minuta</i>	MI
17	<i>Ipomoea minuta f. adiantifolia</i>	IA
18	<i>Drymaria cordata</i>	DY
19	<i>Heterosperma diversifolia</i>	HE
20	<i>Justicia tweediana</i>	JW
21	<i>Stenandrium dulce</i>	ST
22	<i>Heliotropium microstachyum</i>	HM
23	<i>Portulaca fulgens</i>	PF
24	<i>Portulaca grandiflora</i>	PG
25	<i>Portulaca oleraceae</i>	PO
26	<i>Boerhavia diffusa</i>	BO
27	<i>Opuntia sulphurea</i>	OS
28	<i>Euphorbia ovalifolia</i>	EO
29	<i>Stipa eriostachya</i>	SP
30	<i>Cottea pappophoroides</i>	CT
31	<i>Bouteloua aristidoides</i>	BT
32	<i>Aristida adscencionis</i>	AR
33	<i>Eragrostis nigricans</i>	ER
34	<i>Munroa andina</i>	MU
35	<i>Pappophorum caespitosum</i>	PP
36	<i>Tragus berteronianus</i>	TG
37	<i>Microcloa indica</i>	MR
38	<i>Tillandsia bryoides</i>	TB
39	<i>Tillandsia capillaris</i>	TC
40	<i>Tillandsia gilliesii</i>	TW

Fig.25-CORRESPONDENCIA LINEARIZADO ACL
DISTRIBUCION DE ESPECIES



características de las comunidades N° 3, 6 y 4 como: *Prosopis torquata*, *Opuntia sulphurea*, *Tillandsia bryoides*, *Tephrocactus weberi*, *Cassia rigida*, *Larrea cuneifolia*, *Cereus aetiops*. Entre las especies más representativas de cada comunidad tenemos que las presentes hacia el extremo superior del grupo: *Tillandsia capillaris*, *Talinum polygaloides*, *Parodia microsperma*, *Monttea aphylla*, corresponden a la comunidad N° 6. En el centro: *Zuccagnia punctata* y *Plectrocarpa rouguesii*, representarían a la comunidad N° 3, mientras que en la parte inferior *Trymaria cordata*, *Echinopsis leucantha* y *Gymnocalycium saglione* caracterizan a la comunidad N° 4.

En el centro del plano hacia la parte superior se encuentra un grupo de especies que caracterizan a la comunidad N° 5 como: *Sida argentina*, *Lippia integrifolia*, *Prosopis nigra*, *Aristida adscensionis*, *Gochnatia glutinosa*, *Croton psammophilos*, *Ayenia lingulata*, *Zinnia peruviana*, *Larrea divaricata*, *Euphorbia minuta*, y *Flourensia fiebrigii*, mientras que en la parte inferior se ubica un grupo de especies pertenecientes a las comunidades N° 1 y 2 como *Heliotropium microstachyum*, *Lycium chilense*, *Trichocereus terscheckii*, *Tragus berteronianus*, *Tulostoma sp.*, *Boerhavia diffusa*, *Mitracarpus megapotamicus*, *Solanum hieronimy* y *Euphorbia ovalifolia* para la comunidad N° 1 y *Bulnesia schickendantzii*, *Oxybaphus ovatus*, *Cercidium australis*, *Amenia tomentosa* y *Bouteloua aristidoides* para la N° 2. Entre ambos grupos, en el plano medio, se encuentran especies dispersas que en su mayoría pertenecen a la comunidad N° 7 como *Stipa microstachya*, *Cottea pappophoroides*, *Munroa andina*, *Phoradendron liga*, *Hippeastrum sp.*, *Ipomoea calchaquina*. El último grupo de especies, en el extremo derecho del plano de ordenamiento, corresponde a la comunidad N° 8, el cual comprende las siguientes especies: *Ipomoea minuta f. minuta*, *Ipomoea minuta f. adiantifolia*, *Heterosperma diversifolia*, *Justicia tweediana*, *Stenandrium dulce*, *Heliotropium microstachyum*, *Portulaca fulgens*, *Portulaca glaberrima*, *Portulaca grandiflora*, *Opuntia picardoi*, *Maihuenopsis boliviensis*, *Amicia medicaginea*, *Nama dichotoma*, *Senecio gilliesianus*, *Trichocereus pasacana*, *Tribulus terrestris* y *Fabiana punensis*.

En el plano de ordenamiento de las especies establecido por los ejes 1:3 (Fig.36) quedan definidos claramente, al igual que ocurrió con los censos, las comunidades N° 6, 7 y 8. Un cuarto grupo en la parte central del plano encierra especies características de las comunidades N° 1, 2 y 5. Hacia el extremo superior izquierdo se ubica un número de especies que sin formar un grupo definido, corresponden a las comunidades N° 3 y 4. Coordenadas de las especies en la Tabla 8 y 9 (Anexo).

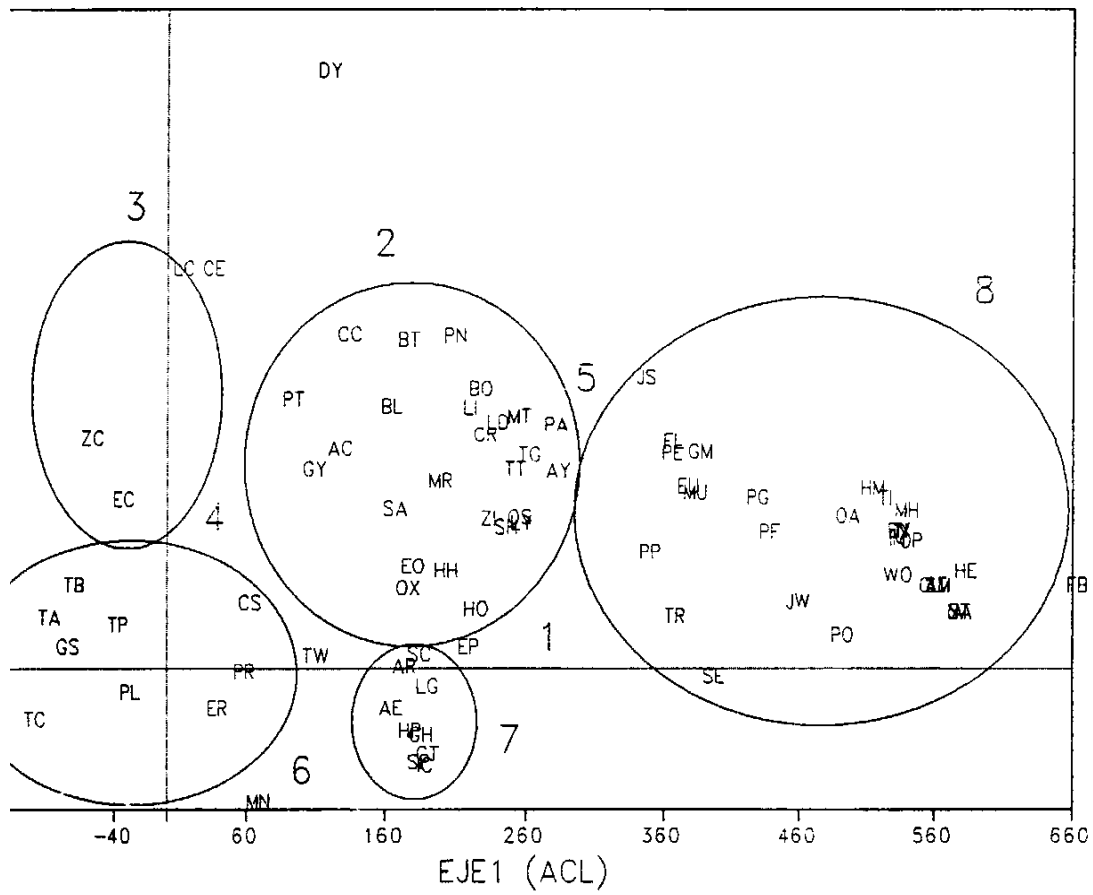
5-3-2-3.-INTERPRETACIÓN DE LOS ORDENAMIENTOS

En el ordenamiento de los censos y las especies para los ejes 1:2 y 1:3, se observa una clara delimitación de las comunidades N° 1, 2, 5, 6, 7 y 8, mientras que las comunidades N° 3 y 4 permanecen muy relacionadas formando un mismo grupo en los dos ejes de variación.

De acuerdo a lo observado en el campo y los resultados del ordenamiento podemos decir:

1).- La disposición de censos y especies en los dos primeros ejes de ordenamientos presentan coincidencias en la definición de las comunidades, cuya distribución en el plano pareciera responder a un gradiente primario definido por el primer eje de ordenamiento. Así la comunidad N° 8 presente siempre en el extremo derecho del plano corresponde a la comunidad vegetal que se encuentra a mayor altura (2730 m) en el gradiente altitudinal considerado. Florística y topográficamente representa una transición entre la vegetación arbustiva del Monte, de la parte superior del gradiente de Bajada y las formaciones de cactáceas columnares y en cojín propias de los faldeos rocosos de la Prepuna. Estas características tan diferenciadas han permitido su identificación bien precisa en los ordenamientos.

Fig.26 -CORRESPONDENCIA LINEARIZADO ACL
DISTRIBUCION DE ESPECIES



2).- Las comunidades intermedias N° 1, 2, 5 y 7, o sea las que se ubican siempre en la parte central del plano de ordenamiento, corresponden a las denominadas "comunidades de laderas" presentes en el sector medio-alto de las Bajadas entre los 2200 y 2540 m. La proximidad en el ordenamiento de los censos como de las especies pertenecientes a las comunidades N° 1 y 2 indican marcadas relaciones entre ellas, las que pueden fundamentarse en las similitudes topográficas, ya que ambas se encuentran sobre el mismo cono aluvial en la vertiente oriental del valle, como también por las afinidades florísticas con especies compartidas como: *Acanthocalycium thionanthum*, *Sida calchaquina*, *Gomphrena tomentosa*, *Prosopis alba*, *Oxybaphus ovatus*, *Portulaca fulgens*, *Portulaca grandiflora*, *Boerhavia diffusa*, *Opuntia sulphurea*, *Euphorbia ovalifolia*, *Buoteloua aristoides*, *Pappophorum caespitosum*, *Microchloa indica*, *Heliotropium chrysanthum*, *Pectis sessiliflora*, *Solanum hieronymi*, *Lycium chilense*, *Bulnesia schickendantzii* y *Gymnocalycium spegazzini*.

Las comunidades N° 5 y 7, ambas en la vertiente de las Cumbres Calchaquies, no ofrecen el mismo comportamiento que las de la vertiente opuesta. Estas comunidades se alejan en el plano de ordenamiento al variar los ejes. Diferentes condiciones topográficas, de exposición, de micrositos y florísticas serían las principales causas por lo cual estas comunidades no se relacionan entre sí.

3).- La nube de censos y especies presentes hacia el lado izquierdo del plano de ordenamiento, corresponde a las comunidades N° 3, 4 y 6, denominadas de "fondo de valle", cuyo rango altitudinal está comprendido entre 1900 y 2200 m. En la variación de los ejes de ordenamiento se puede observar como la comunidad N° 6 se aleja de las N° 3 y 4, mientras que estas últimas guardan cierto grado de asociación. Dicha relación puede deberse a que ambas comunidades tienen especies en común como ser: *Acanthocalycium thionanthum*, *Prosopis torquata*, *Opuntia sulphurea*, *Tillandsia bryoides*, *Tillandsia gilliesii*, *Echinopsis leucantha*,

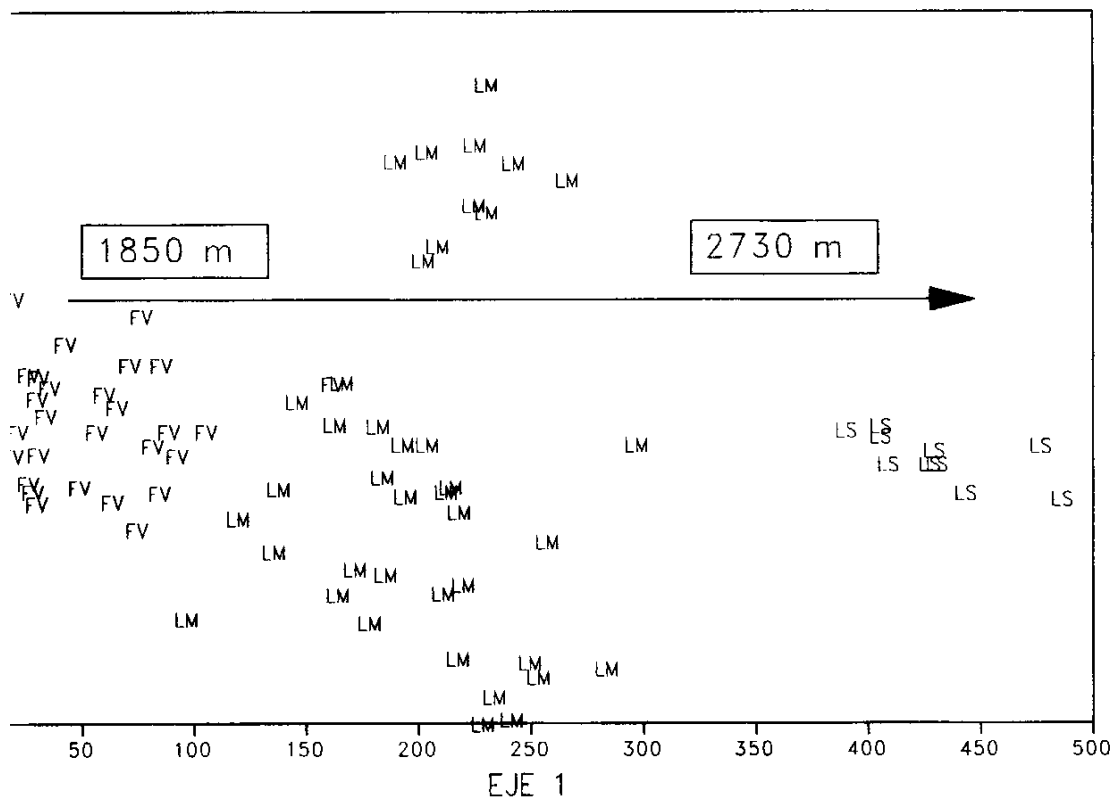
Tephrocactus weberi, *Cassia rigida*, *Larrea cuneifolia* y *Gymnocalycium spegazzini*. La diferencia entre ellas estaría más bien en la ubicación topográfica, ya que la comunidad N° 3 se encuentra sobre lomadas bajas (terrazas antiguas) en el fondo del valle, mientras que la N° 4 se sitúa en el área correspondiente a la Bajada inferior, ambas en el sector oriental del valle.

4).- A partir del ordenamiento de las comunidades es posible postular la existencia de un **gradiente primario altitudinal** definido por el primer eje de ordenamiento. Este gradiente primario se incrementa de izquierda a derecha con el extremo más bajo en las comunidades de fondo de valle (N° 3, 4 y 6), pasando luego a las comunidades de laderas (N° 1, 2, 5 y 7) las que comprenderían las partes medias - altas del gradiente, para llegar finalmente al otro extremo, el de mayor altura, representado por la comunidad N° 8, (Fig. 27).

En este gradiente definido por la altitud de las 8 comunidades estudiadas, vemos como las dos vertientes del valle se complementan en el ordenamiento, ya que las comunidades de las laderas occidentales (N° 1 y 2) se intercalan en el gradiente altitudinal definido principalmente por las comunidades de la vertiente oriental.

La determinación de los gradientes secundarios definidos por los ejes 2 y 3 no resulta tan clara, sin embargo, es posible relacionar el ordenamiento de las comunidades N° 1, 2, 5 y 7 a un **gradiente secundario de humedad** en el cual la comunidad N° 7 representa el extremo más húmedo con 3.75 de HR, la parte media del gradiente queda definida por las comunidades N° 2 con 3.5 HR y la N° 1 con 2.25 HR, ubicándose en el extremo más seco del gradiente la comunidad N° 5 con 1.57 HR.

Fig.27-CORRESPONDENCIA LINEARIZADO ACL
UBICACION TOPOGRAFICA



b).- Correlaciones con la Matriz Secundaria Censos-Adaptaciones

A partir de la matriz primaria Censos-Especies se trabajó con la matriz secundaria Censos-Adaptaciones, con lo cual se calculó las correlaciones de Pearson para las adaptaciones en relación al ordenamiento de los censos. En las Fig. 28 y 29 se indica el círculo de correlación significativa con $G.L. = n-2$ y un nivel de significancia del 5%, para poder indentificar las variables más representativas del análisis. También se realizó la variación de los ejes de ordenamiento para su mejor interpretación. Coordenadas de las adaptaciones Tablas 10 y 11 (Anexo).

Para el plano de ordenamiento definido por los ejes 1:2 (Fig. 28), se determinan las adaptaciones asociadas al primer eje de variación, ellas son:

ASOCIACIÓN POSITIVA ENTRE LAS ADAPTACIONES Y EL EJE 1

- *.- Formas de vida: Caméfitos, Terófitos, Hemicriptófitos y Geófitos.
- *.- Sistema radical: Superficial intensivo, Profundo.
- *.- Longevidad: Bianuales, Anuales de ciclo largo, Efímeras.
- *.- Variedad de tallos: Herbáceos, Rastreros-Estoloníferos, Rizomas y Tuberculos.
- *.- Persistencia de la hoja: Deciduas.
- *.- Dispersión: Autócora
- *.- Producción de plántulas

o 3.- Listado de Adaptaciones y sus Códigos empleados en el Análisis Multivariado.

Número	Adaptación	Código
1	Hoja Decidua	DE
2	Hoja Persistente	PE
3	Áfila	AF
4	Sistema Radical Superficial Intensivo	SI
5	Sistema Radical Superficial Extensivo	SE
6	Sistema Radical Profundo	PF
7	Sistema Radical Superficial + Profundo	SP
8	Hoja Simple	SM
9	Hoja Compuesta	CP
10	Pubescencia Foliar	PB
11	Glándula Foliar	GL
12	Resina	RE
13	Rugosidad	RU
14	Posición de la Hoja	PO
15	Hoja Suculenta	SU
16	Microfanerófito	FN
17	Nanofanerófito	FN
18	Fanesuculento	FS
19	Caméfito	CF
20	Hemicriptófito	HC
21	Geófito	GF
22	Terófito	TF
23	Perenne de menos de 10 años	PW
24	Perenne de más de 10 años	PX
25	Anual de Ciclo Largo	AN
26	Bianual	BI
27	Efímera	EF
28	Tallo Retorcido	TR
29	Tallo Suculento	TS
30	Tallo verde	TS
31	Tallo leñoso	TL
32	Tallo con Espina	TE
33	Tallo Herbáceo	TH
34	Raíz Suculenta	RS
35	Epífita	EP
36	Tallo Pubescente	TP
37	Enredadera	DE
38	Rama espinescence	RP
39	Fronde	FR
40	Rizoma	RZ

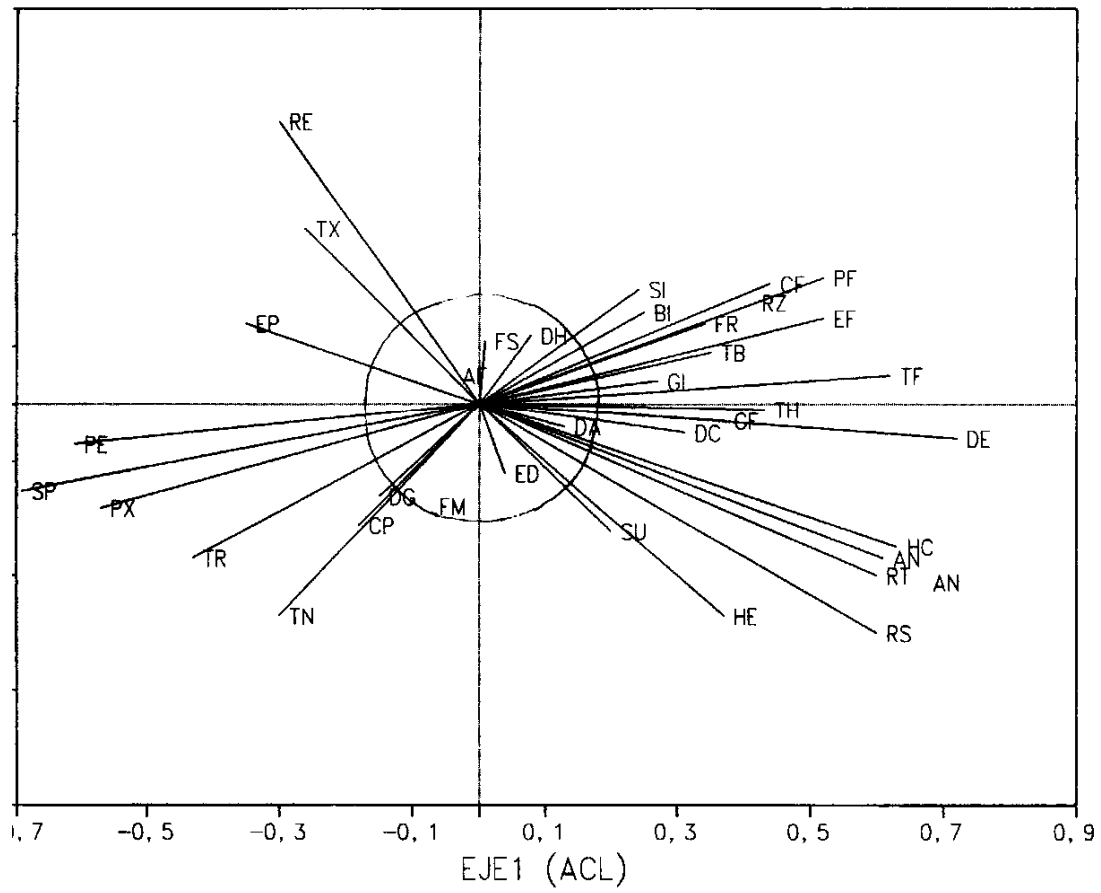
o 4 (Cont.)- Listado de Adaptaciones y sus Códigos empleados en el Análisis Multivariado.

Número	Adaptación	Código
41	Hoja con Espina	HE
42	Tuberculo-Bulbo	TB
43	Tallo con resina	TX
44	Tallo ennegrecido	TN
45	Rastrera-Estolonifera	RT
46	Regeneración Vegetativa	RV
47	Regeneración Sexual	RX
48	Producción de Plántula	PP
49	Agentes Polinizantes	AP
50	Arbustos menores a 1 m	AW
51	Arbustos mayores a 1 m	AX
52	Dispersión por el Hombre	DH
53	Dispersión por Animales	DA
54	Dispersión por el Agua	DG
55	Dispersión por el Viento	DV
56	Dispersión Explosiva	DX
57	Individuos Jóvenes	IJ
58	Vasculares Inferiores	VI
59	Hemiparásita	HM

o 5.- Listado de Factores Ambientales y sus Códigos empleados en el Análisis Multivariado.

Número	Factores Ambientales	Código
1	Altitud	ALT
2	Pendiente	PEN
3	Exposición	EXP
4	Humedad Relativa	HMR

Fig.28-CORRESPONDENCIA LINEARIZADO ACL
CORRELACION DE ADAPTACIONES



Estas variables están correlacionadas positivamente entre sí y con el eje 1 pero negativamente con las variables opuestas en el plano de ordenamiento.

ASOCIACIÓN NEGATIVA CON EL EJE 1

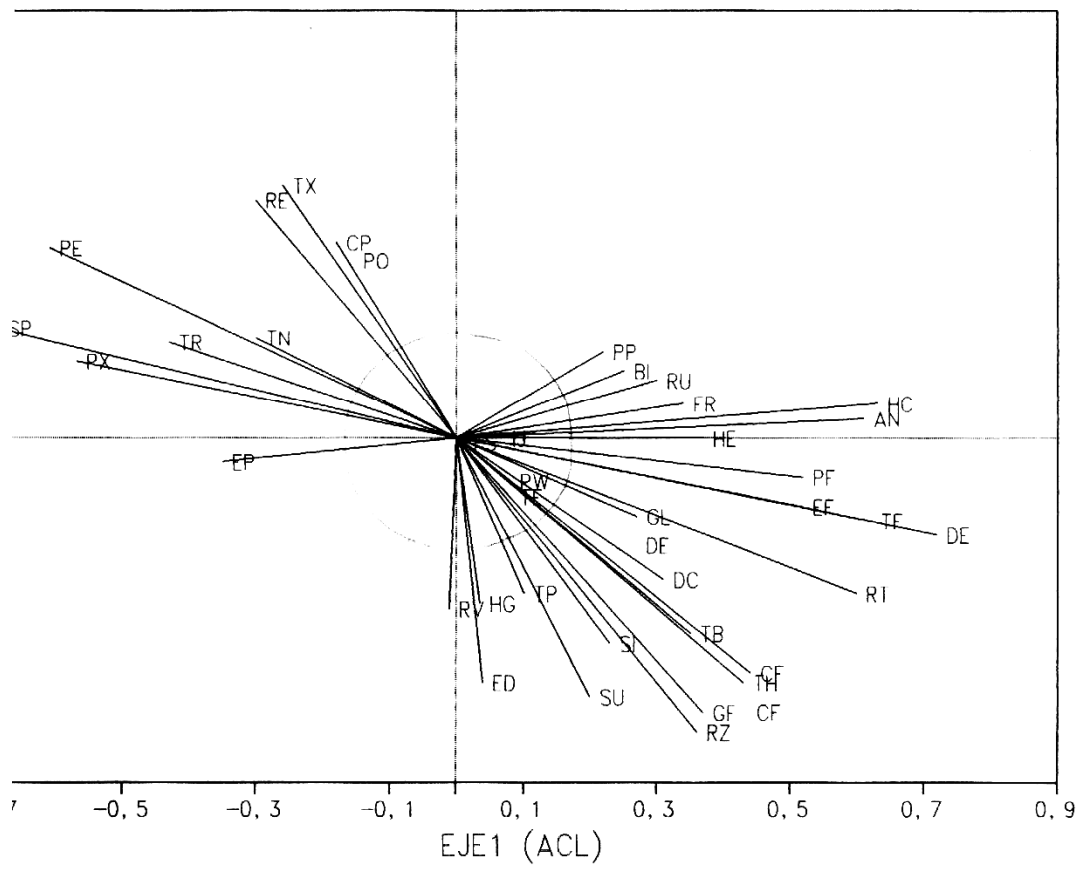
- *.- Formas de vida: Epífitas
- *.- Persistencia de la hoja: Persistentes
- *.- Sistema radical: Superficial + Profundo
- *.- Longevidad: Perennes de más de 10 años
- *.- Características de los tallos: Retorcidos, Ennegrecidos.

En relación a las adaptaciones correlacionadas con los ejes 2 y 3 (Fig. 28 y 29).

ASOCIACIÓN POSITIVA ENTRE LAS ADAPTACIONES Y LOS EJES 2 Y 3

- *.- Resinas en las hojas
- *.- Resinas en los tallos
- *.- Hojas compuestas
- *.- Posición de las hojas

Fig.29 –CORRESPONDENCIA LINEARIZADO ACL
CORRELACION DE ADAPTACIONES



ASOCIACIÓN NEGATIVA CON LOS EJES 2 Y 3

- *.- Ramas espinescentes.
- *.- Espinas en las hojas
- *.- Hojas suculentas

5-3-2-4.- INTERPRETACIÓN DE LAS CORRELACIONES "ADAPTACIONES" EN RELACIÓN AL ORDENAMIENTO DE CENSOS Y ESPECIES

De acuerdo a las correlaciones, se observa como aquellas adaptaciones que responden a condiciones ambientales específicas se ubican con una tendencia marcada en el plano de ordenamiento, estas adaptaciones son las que van a definir las diferentes estrategias de las especies para el ambiente del valle, mientras que las adaptaciones que pueden encontrarse en un rango amplio de ambientes y por lo tanto ser comunes a muchas especies, se concentran cercanas o dentro del círculo de significancia.

De acuerdo a las correlaciones resultantes se interpreta:

- 1).- Grupos de adaptaciones que parecen responder positiva o negativamente a las condiciones ambientales de las diferentes comunidades, se correlacionan con el primer eje de ordenamiento. Esos grupos de adaptaciones que caracterizan variables tales como: *Formas de vidas, Longevidad, Sistema radical, Persistencia de las hojas*, etc., sugieren respuestas precisas de las especies ante la marcada estacionalidad hídrica de estos ambiente semidesérticos.

a).- Las adaptaciones asociadas positivamente con el primer eje de ordenamiento son propias de las comunidades de "laderas", donde el contenido hídrico del suelo superficial es muy favorable durante la estación lluviosa. La ocurrencia de micrositios, determinados por la alta pedregosidad es un condición importante para éstos ambientes, puesto que mantienen la humedad por más tiempo permitiendo el crecimiento de formas de vida muy relacionadas con las condiciones de humedad. De este modo las adaptaciones se complementan logrando captar en forma más rápida y eficiente la humedad superficial.

Para estas comunidades de altura se presenta un espectro de formas de vidas muy variado con formas caméfitas, hemicriptófitas, terófitas y geófitas. En éstas últimas el sistema vegetativo queda reducido a estructuras subterráneas resistentes, como bulbos, rizomas, raíces. En las terófitas el embrión se encuentra entre cubiertas protectoras de las semillas, las que presentan diferentes formas y estrategias que les permiten pasar la estación desfavorable. De este modo la mayoría de las especies cumplen su ciclo de vida en periodos muy cortos (efimeras anuales o bianuales).

Bower & Lowe (1986), en estudios realizados sobre las formas de vida en las "Bajadas" de desierto de Sonoran, establecen que hacia la parte superior de las Bajadas hay más humedad del suelo disponible para las plantas permitiendo el establecimiento de más especies y formas de vida .

Otra adaptación fuertemente correlacionada con los ambientes de mayor altitud corresponde a las formas deciduas, que se presentan como una estrategia importante en los arbustos perennes. Al llegar la estación desfavorable o de sequía la planta pierde las hojas, con lo cual disminuye la biomasa aérea y por lo tanto el gasto hídrico y energético, entrando en un aparente estado de latencia. Este comportamiento es favorecido por el desarrollo de un sistema radical profundo y resistente, también correlacionados en el ordenamiento con las comunidades

de altura. Una variable que también se asocia positivamente con esas comunidades es la "*producción de plántulas*", la cual indicaría la presencia de bancos de semillas de corta duración (transientes) que se activan en germinación ante el aporte del agua de lluvia en la estación favorable.

Las adaptaciones mencionadas anteriormente tienen en común la estrategia de *escapar a la sequía* en el caso de las especies con marcadas características mésicas que pasan la estación desfavorable como semillas, rizomas o bulbos; o bien de *evadirla* perdiendo las hojas, como ocurre con las formas arbustivas deciduas.

b).- Las adaptaciones correlacionadas negativamente con el primer eje de ordenamiento se relacionan con las comunidades de "fondo de valle", las cuales sugieren un comportamiento totalmente opuesto al analizado anteriormente. Tres variables adaptativas resumen las relaciones planta-ambiente para éste sector del valle:

- *.- Un sistema radical superficial + profundo
- *.- Follaje persistente
- *.- Formas de vida longevas (más de 10 años)

La relación hojas persistentes-sistemas radicales superficiales + profundos permite un intercambio hídrico continuo a través de la planta por medio de la transpiración y la absorción por las raíces. Para mantener este flujo de agua es preciso desarrollar una biomasa foliar que consume bastante energía en su mantenimiento, en relación a los costos energéticos presentes en plantas de zonas áridas y semiáridas, Orians & Solbrig (1977) elaboraron un modelo de costos en base a las hojas y sistemas radicales, determinando que las hojas mesófitas

generalmente de las formas deciduas, tienen más bajos costos energéticos que las hojas xerófitas de las especies siempreverdes, existiendo una marcada correlación con la capacidad de fotosintetizar rápidamente cuando la humedad del suelo está disponible y la incapacidad de extraer agua cuando esta seco.

Así, se separan claramente las estrategias de deciduas y persistentes y su estrecha relación con el contenido hídrico del suelo. Para determinar qué tipo de hojas es más ventajoso para una planta en los ambientes áridos se debe considerar durante cuánto tiempo la humedad del suelo esta disponible en cada ciclo anual.

Otra adaptación particular en los ambientes de fondo de valle la encontramos en las epífitas, marcadamente correlacionadas con el primer eje de variación. En este caso la humedad aportada por las neblinas de fondo de valle serían la principal fuente de agua para las especies.

Las comunidades vegetales de fondo de valle también se caracterizan por especies que desarrollan una considerable biomasa aérea y subterránea a lo largo de varios años, esto lleva a la formación de comunidades muy estables dominadas por formas arbustivas. A diferencia de las comunidades de altura que presentan mayores ajustes en lo relacionado a las formas de vida y longevidad de especies, para las de fondo de valle esos arreglos adaptativos en relación al ambiente se concentran más bien en las características de los órganos de la planta (hoja, tallo y raíz) y en el tiempo de vida, lo que le permite a los arbustos *resistir* los periodos en que el bajo contenido de humedad del suelo determina potenciales hídricos foliares muy negativos.

c).- Las correlaciones positivas como negativas de las variables en relación al primer eje de ordenación, determinan grupos de adaptaciones que responden de manera específica al

ambiente del valle en el cual se encuentran. De esta manera se pueden caracterizar tres tipos de Síndromes Adaptativos bien definidos:

- El que presentan las especies de vida efímera que cumplen su ciclo de vida en los meses correspondientes a la estación lluviosa, *escapando a la sequía* al reducir sus órganos permanentes a estructuras resistentes como semillas, bulbos o rizomas.
- El que presentan las especies de vida más prolongada, las que evaden a la sequía, perdiendo sus hojas en la estación desfavorable, con lo cual disminuyen su actividad metabólica y reducen al mínimo las pérdidas transpiratorias, evadiendo los efectos impuestos por las condiciones de estrés hídrico.
- El que presentan las especies longevas que *resisten a la sequía* manteniendo activa gran parte de la biomasa foliar bajo condiciones de estricta escasez de agua en los horizontes superficiales del suelo, para lo cual deben resistir potenciales hídricos muy negativos impuestos por la sequía.

Sarmiento (1984), define a los dos últimos comportamientos como Síndromes de Evadir y Síndromes de Tolerar la sequía respectivamente.

2).- En relación a las adaptaciones correlacionadas con los ejes 2 y 3 del ordenamiento, corresponden a características que permiten a las especies de diferentes sectores del valle *minimizar las pérdidas de agua*. Las variables asociadas positivamente con los ejes 2 y 3 se presentan en especies que crecen en zonas con mayor estrés hídrico, las llamadas "comunidades de fondo de valle", en las que secreciones como resinas reducen la transpiración de la planta, a la vez que por su brillo reflejan la radiación solar impidiendo el

sobrecalentamiento. Por otra parte las características de hojas compuestas y diferentes posiciones tienen importancia en el balance energético de la hoja. Las variables asociadas negativamente tienen mayor ocurrencia hacia las partes altas del gradiente donde a consecuencia de la rápida escorrentía del agua de lluvia las plantas deben captar rápidamente la humedad superficial y conservarla en estructuras suculentas apropiadas. En relación a las espinas se ha visto que además de representar una defensa mecánica contra los herbívoros presentan otros roles, como decrecer marcadamente los flujos en la radiación neta y también reducir los daños ocasionados por el calentamiento y enfriamiento de la superficie de la planta (Grubb, 1992).

Indirectamente estas adaptaciones estarían originando mecanismos que presentan las especies contra el ataque de los herbívoros en los diferentes sectores del valle. Así, para las comunidades de fondo de valle donde predominan herbívoros vertebrados, principalmente las cabras, las defensas de tipo químicas son las más comunes, como por ejemplo la producción de aceites esenciales o resinas que en general tienden a disminuir la palatabilidad de los órganos más expuestos, hojas y tallos. En cambio, en las comunidades de altura, donde se presentan mayor cantidad de herbívoros invertebrados, ocurren defensas de tipo físicas como espinas o bordes de las hojas aserrados, que determinan un rechazo de este tipo de herbívoros (Grubb, 1992; Ernest, 1994; Mopper et al, 1995).

c).- Correlaciones con las Matriz Secundaria Censos-Factores Ambientales

Para lograr un mejor entendimiento en la distribución de las especies y los censos y sus correlaciones con los grupos de adaptaciones, se relacionó ese ordenamiento con los factores ambientales (Cuadro N°4) para poder interpretar de forma más general el funcionamiento de éstos ecosistemas. Tabla 12 (Anexo).

En relación a los planos de ordenamiento definidos por los ejes 1:2 Fig. 30 y 1:3 Fig. 31, se observan similitudes en la disposición de las correlaciones tanto negativas como positivas para el eje1.

ASOCIACIONES POSITIVAS ENTRE SI Y EL EJE 1

- *.- Altura
- *.- Humedad relativa del suelo
- *.- En menor grado por estar cerca del círculo de significancia: Exposición

ASOCIACIONES NEGATIVAS CON EL EJE 1

- *.- Pendiente

Las variables "pendientes y exposición" se asocian con los ejes 2 y 3, siendo mayor la correlación de la variable exposición.

Fig.30--CORRESPONDENCIA LINEARIZADO ACL
CORRELACION DE FACTORES AMBIENTALES

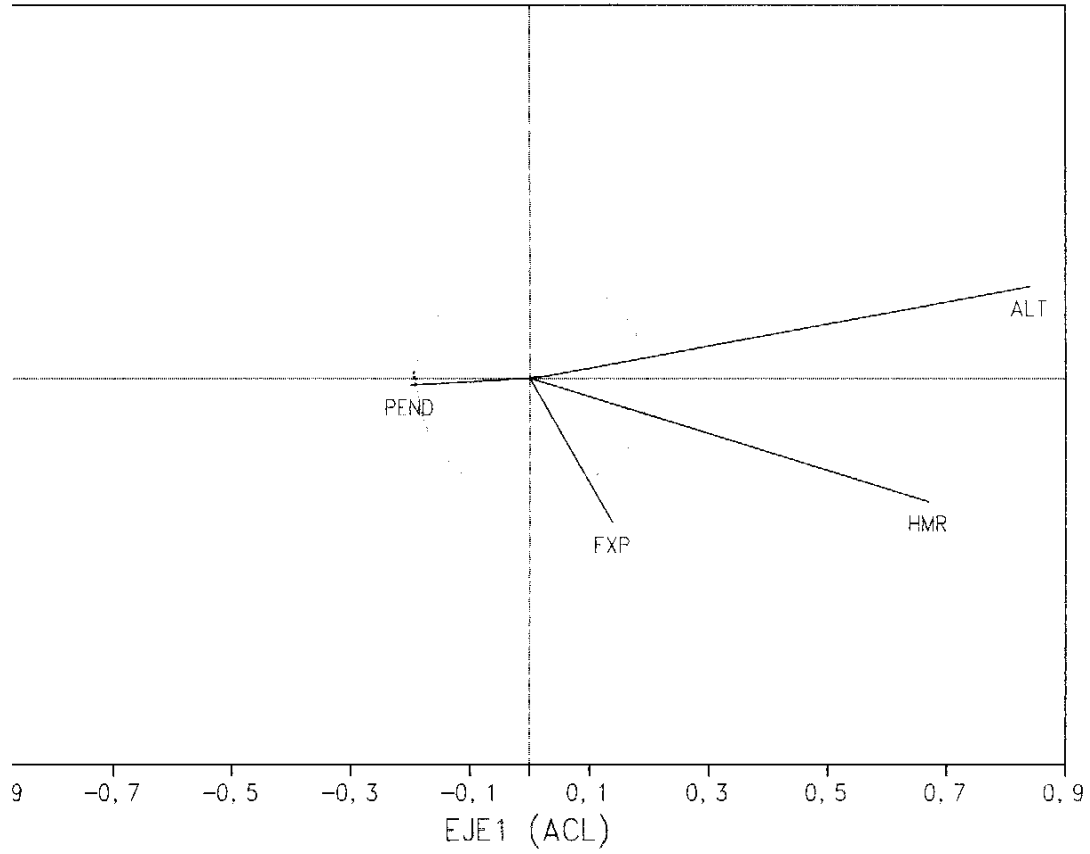
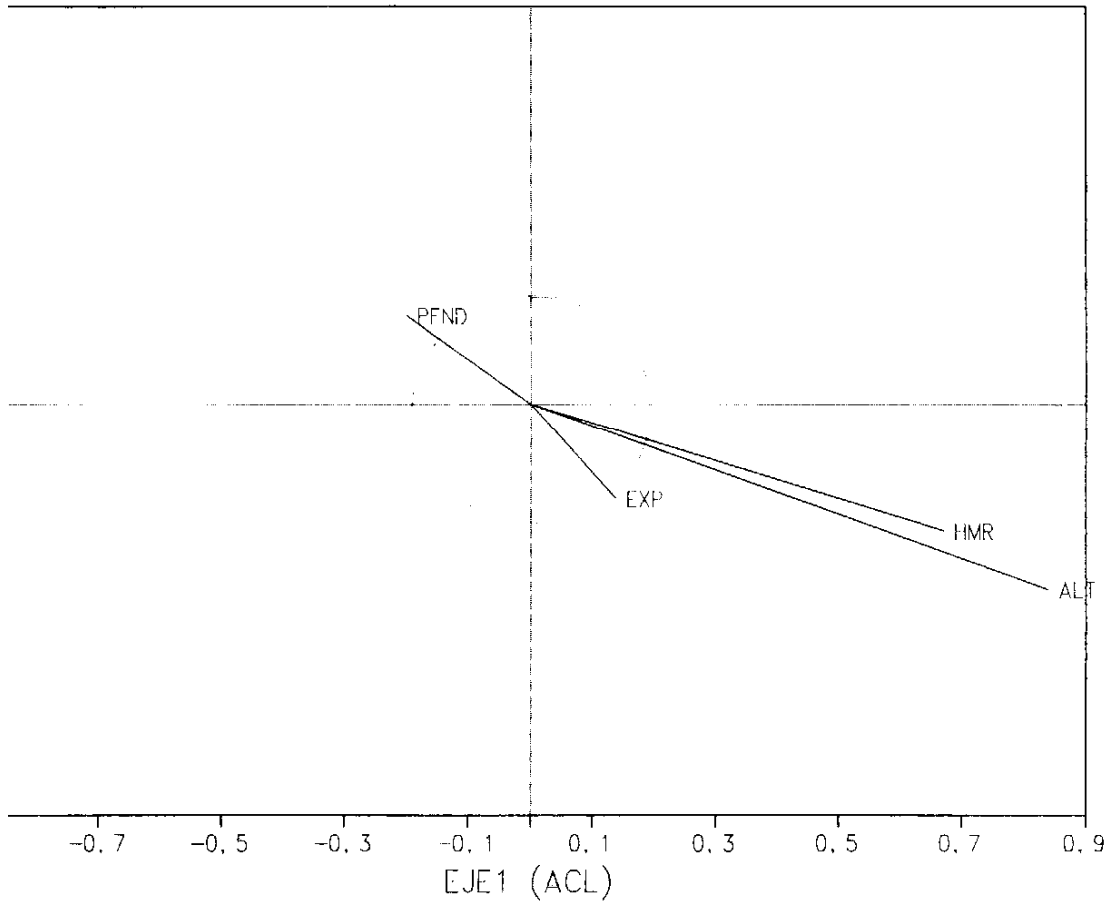


Fig 31 CORRESPONDENCIA LINEARIZADO ACL
CORRELACION DE FACTORES AMBIENTALES



5-3-2-5.- INTERPRETACIÓN DE LAS CORRELACIONES DE LOS FACTORES AMBIENTALES CON CENSOS Y ESPECIES

Cuatro factores ambientales fueron correlacionados con el ordenamiento de censos y especies. Para el primer eje de variación tanto altitud como humedad relativa del suelo se presentan estrechamente relacionados con las comunidades de las partes altas del valle y en menor grado exposición, opuesto a estos factores se presenta el vector correspondiente a la pendiente el cual se dirige hacia las comunidades de fondo de valle. Los resultados obtenidos de las correlaciones permiten caracterizar los ambientes del valle a través de los factores que presentan mayor correlación, de este modo, vemos como las pendientes juegan un papel importante en las comunidades de fondo de valle donde por situaciones particulares (terrazas antiguas, conos aluviales pequeños), las pendientes generalmente muy pronunciadas (10-20%) cambian notablemente en distancias relativamente cortas lo cual determina cambios en las características físicas de los sitios y por lo tanto de la vegetación. En el caso de los factores altitud y humedad del suelo se presenta una marcada correlación positiva entre ambos, el aumento en alturas implica un aumento en la humedad relativa, situaciones que caracterizan a las comunidades de laderas. La exposición marca la diferencia entre las comunidades de ambas vertientes definiendo como más secas las laderas correspondientes a las Sierras de Quilmes con exposición oeste.

o 6.- Listado de Especies consideradas en los Potenciales Hídricos y sus códigos.

Número	Especie	Código
1	<i>Bulnesia schickendantzii</i>	BUL1
2	<i>Lycium chilense</i>	LYC1
3	<i>Cassia rigida</i>	CAS2
4	<i>Cercidium australis</i>	BRE2
5	<i>Zuccagnia punctata</i>	ZUC3
6	<i>Plectrocarpa rouguesii</i>	PLE3
7	<i>Cercidium australis</i>	BRE4
8	<i>Larrea cuneifolia</i>	LCU4
9	<i>Cassia rigida</i>	CAS4
10	<i>Larrea divaricata</i>	LDI5
11	<i>Flourensia fiebrigii</i>	CHI5
12	<i>Monttea aphylla</i>	MON6
13	<i>Plectrocarpa rouguesii</i>	PLE6
14	<i>Justicia tweediana</i>	JUS 8
15	<i>Flourensia fiebrigii</i>	CHI 8
16	<i>Gochnatia glutinosa</i>	GOC 7
17	<i>Cassia rigida</i>	CAS 7
18	<i>Eupatorium patens</i>	EUP 7

c).- Matriz Primaria Especies-Potencial Hidricos

A partir de la matriz primaria cuantitativa Especies-Potenciales Hidricos, se aplicó el modelo de análisis de Componentes Principales (ACP) por ser el que mejor se ajustó al tipo de datos utilizados.

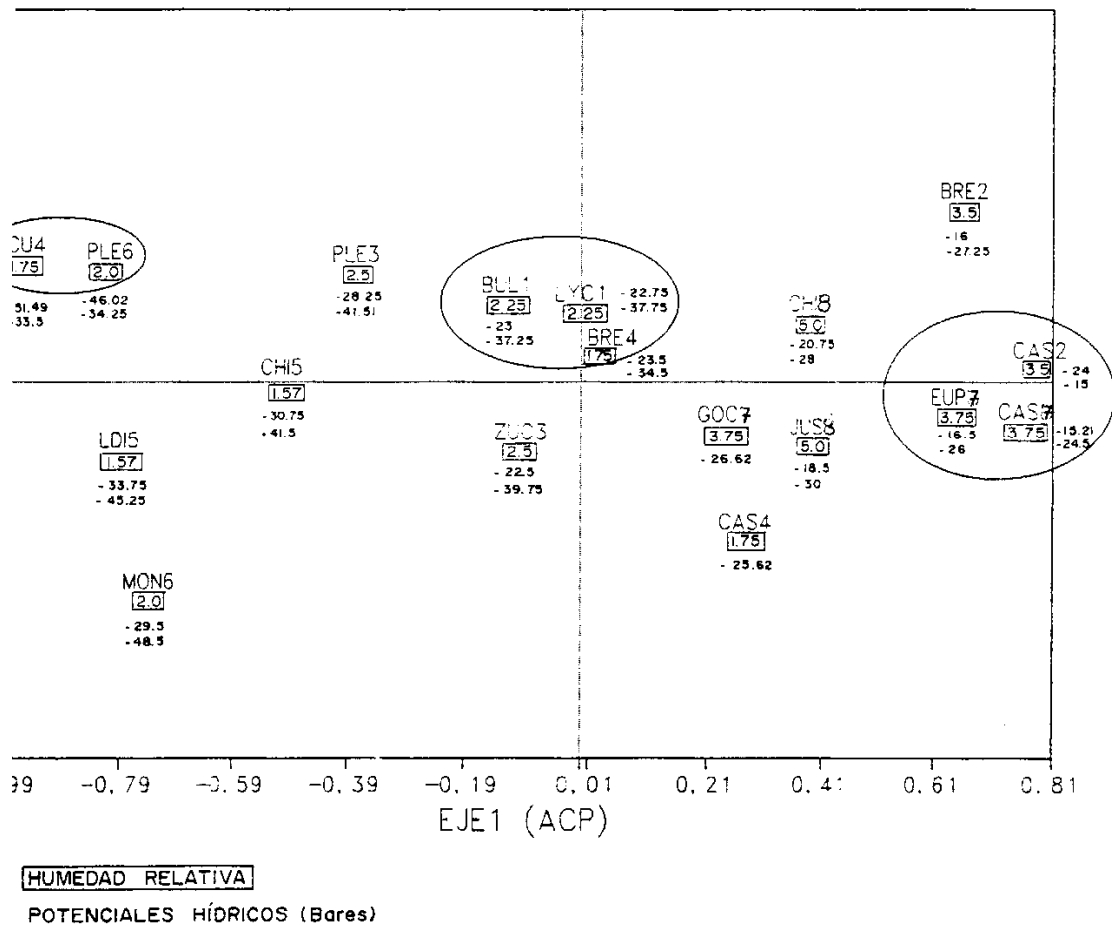
Para cada comunidad fueron consideradas 2 ó 3 especies arbustivas, deciduas o persistentes, cuya frecuencia fue alta (cerca de 10) en los muestreos . En total resultaron 13 especies para todas las comunidades (Cuadro N° 5); pero puesto que algunas eran dominantes en más de una comunidad se consideró conveniente tratarlas como especies separadas por presentarse en sitios con diferentes condiciones ambientales, de este modo se dispusieron finalmente 18 especies en el plano de ordenamiento. Coordenadas de las 18 especies en la Tabla 13 (Anexo).

5-3-3.- DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES EN EL PLANO DEFINIDO POR LOS POTENCIALES HIDRICOS

Para tener una visión más clara de la ubicación de las especies se complemento el eje 1 con los ejes 2 y 3. Los códigos de las especies se presentan en el cuadro N° 6.

En el plano comprendido por los ejes 1:2 (Fig. 32), se presentan cuatro grupos de especies que se ordenan en función al primer eje de variación. Hacia el extremo izquierdo encontramos el grupo formado por LCU4 y PLE6, en el centro el grupo con LYC1, BUL1 y BRE4, en la parte media del lado derecho el grupo formado por GOC7 y JUS8 y en el extremo derecho

FIG. 32.- ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES
DISTRIBUCION DE ESPECIES EN POTENCIALES



CAS2, EUP7 y CAS7, el resto de las especies se ubican en forma dispersa en el plano de ordenamiento, intermedias entre las series de grupos definidos.

Entre el grupo de la izquierda y el centro se encuentran PLE3, CHI5, LDI5, MON6 y ZUC3, mientras que BRE2, CHI8 y CAS4 se encuentran alrededor de los grupos que se ubican hacia el lado derecho del plano de ordenamiento.

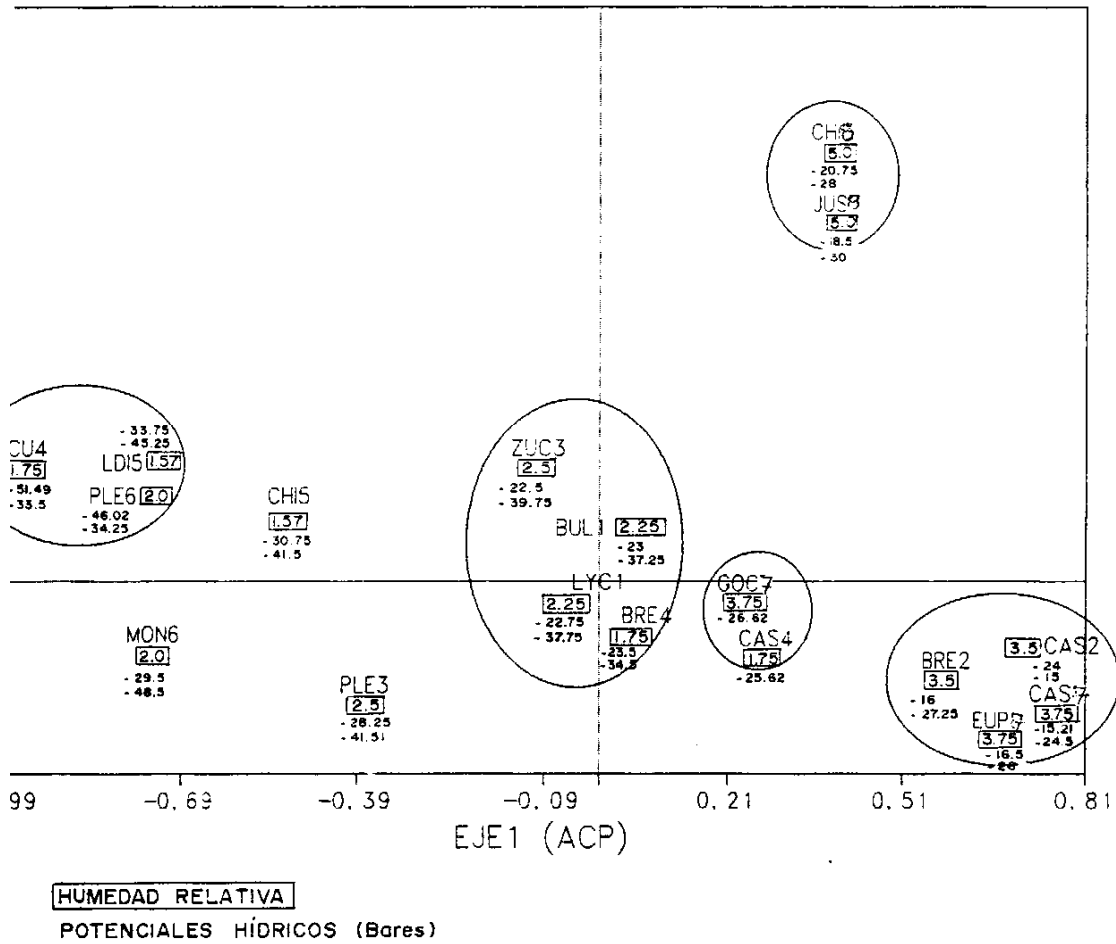
Para el plano definido por los ejes 1:3 (Fig.33), es posible identificar 5 grupos: hacia el extremo izquierdo LCU4, LDI5 y PLE6, en el centro 2 grupos con ZUC3, BUL1 y LYC1 en uno y GOC7 y CAS4 en el otro, hacia la parte superior del lado derecho se encuentra el grupo formado por CHI8 y JUS8, el último grupo lo encontramos en la parte inferior del lado derecho, bastante apuesto al primero, con BRE2, CAS2, CAS7 y EUP7. En este plano de ordenamiento se presenta un menor número de especies dispersas se presentan como MON6, CHI5 y PLE3 en el lado izquierdo del plano.

Para comprender mejor el ordenamiento se agregó a cada especie los valores promedios de potenciales hidricos registrados a la madrugada y medio día y los valores de humedad relativa del suelo para cada comunidad.

5-3-3-1.- INTERPRETACIÓN DEL ORDENAMIENTO DE LOS POTENCIALES HIDRICOS

Para los dos planos de ordenamiento definidos por los ejes 1:2 y 1:3 se observa la definición de un gradiente primario el cual ordena las especies en relación al primer eje de variación. Ese gradiente puede caracterizarse de manera general como *altitudinal*, sin embargo

FIG. 33.- ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES
DISTRIBUCION DE ESPECIES EN POTENCIALES



éste se encuentra muy condicionado por las condiciones topográficas y el contenido de humedad. La tendencia general en el ordenamiento es la disposición de las especies que crecen en el fondo del valle a ubicarse hacia el sector izquierdo del plano de ordenamiento, mientras que las de zonas altas se presentan en la parte derecha

El ordenamiento combina las formas arbustivas de follaje deciduo, persistente y las áfilas, la variabilidad es generalmente debida a las condiciones de humedad relativa del suelo y a las diferencias diarias en los potenciales hidricos. Asi, las especies presentes en el extremo izquierdo LCU4, PLE6 y LDI5 mantienen diferencias de potenciales hidricos diarios de 12 a 17 bares y con porcentajes de humedad del suelo entre 1.75 y 2 %. Mientras que el grupo opuesto, en el extremo derecho, constituido por EUP5, CAS2, CAS7 y BRE2, presenta diferencias de potenciales diarios de 9 a 11 bares y porcentajes de humedad de suelo de 3.5 a 3.75 %. Ese decrecimiento en el estrés hídrico es visto principalmente en los valores de potenciales hidricos foliares registrados al medio día. Halvorson & Duncan (1974), indican que en especies arbustivas del desierto se presentan potenciales hidricos foliares menores de -80 atm. dependiendo de la humedad del suelo, la humedad relativa y la hora del día.

Entre estos dos grupos extremos se ubican se presentan los otros con valores intermedios de diferencias de potenciales y porcentajes de humedad relativa del suelo.

Llama la atención el grupo formado por las especies CHI^β y JUS^β, ambas formas deciduas pertenecientes a la comunidad más alta del gradiente y con mayor humedad superficial, sin embargo, las especies registraron potenciales más negativos que especies que crecen en ambientes con menor contenido hídrico del suelo.

En el ordenamiento general se destaca el comportamiento de las especies CAS2, CAS7 y BRE2, que presentan potenciales hidricos foliares más positivos que otras especies que crecen

5-4.- APLICACIÓN DE LOS INDICES DE DIVERSIDAD EN ATRIBUTOS ESPECÍFICOS Y FUNCIONALES

Con el objeto de caracterizar la diversidad específica y funcional de las 8 comunidades estudiadas y determinar la relación entre ambas diversidades, se aplicaron los índices de diversidad de Simpson, Shannon y los números de Hill, determinándose también el grado de equitatividad o uniformidad, para cada una de las comunidades.

Estas medidas de diversidad, también denominadas índices de heterogeneidad o índices no paramétricos, están basadas en la abundancia proporcional de especies, y pretenden cuantificar la riqueza específica y la uniformidad en una única expresión (Magurran, 1987).

Cabe aclarar que en la aplicación de estos índices no se trabajó directamente con abundancias de especies sino a través de datos cualitativos provenientes de los censos de presencia-ausencia para cada comunidad. Bajo éste análisis se asume que la distribución de la vegetación es relativamente homogénea en cuyo caso la frecuencia calculada puede ser un buen indicador de la abundancia de las especies y funciones a partir de lo cual se lograría una interpretación adecuada de los índices.

5-4-1.- DIVERSIDAD ESPECÍFICA

Los índices de Simpson, Shannon y números de Hill (Tabla 2), señalan mayor diversidad específica en las comunidades de "laderas" correspondientes a las N° 1, 2, 7 y 8. Progresivamente esta diversidad va disminuyendo hacia los sectores de fondo de valle, N° 3 y 4, pasando por valores intermedios en la zona media del gradiente de bajada donde encontramos a las comunidades N° 5 y 6. Tanto el índice de Simpson como el de Shannon indican como más diversa a la comunidad N° 8, ubicándose en el extremo opuesto y como menos diversa la N° 3. Los números de Hill se presentan con valores altos de

INDICES	COM. N°1	COM. N°2	COM. N°3	COM. N°4	COM. N°5	COM. N°6	COM. N°7	COM. N°8
SIMPSON	0.049	0.049	0.12	0.09	0.064	0.087	0.049	0.039
SHANNON	3.09	3.2	2.32	2.49	2.86	2.82	3.19	3.28
N° DE HILL N1	22	25	10	12	18	17	24	27
N2	20	20	9	10	15	11	20	26

Tabla 2 -Indices de Diversidad Especifica.-

INDICES	COM. N°1	COM. N°2	COM. N°3	COM. N°4	COM. N°5	COM. N°6	COM. N°7	COM. N°8
SIMPSON	0.027	0.026	0.031	0.031	0.026	0.030	0.027	0.025
SHANNON	3.58	3.48	3.16	3.4	3.5	3.67	3.57	3.54
N ° HILL N1	36	35	24	30	33	39	36	34
N2	36	38	31	31	38	32	37	40

Tabla 3 - Indices de Diversidad Funcional.-

INDICE DE EQUITATIVIDAD (E)	COM N ° 1	COM N ° 2	COM N ° 3	COM N ° 4	COM N ° 5	COM N ° 6	COM N ° 7	COM N ° 8
EQUITATIVIDAD ESPECIFICA	0.90	0.91	0.88	0.89	0.94	0.92	0.91	0.93
EQUITATIVIDAD FUNCIONAL	0.89	0.91	0.83	0.89	0.90	0.94	0.91	0.91

Tabla 4.- Indices de Equitatividad.-

especies abundantes (N1) y muy abundantes (N2) en las comunidades N ° 1,2, 7 y 8 mientras que en las N ° 3, 4, 5 y 6 los valores de N1 y N2 disminuyen notablemente.

Para determinar la relación o distribución de esa abundancia de especies en las comunidades se calcularon los índices de Equitatividad (E) o uniformidad (Tabla 4) en la distribución de la abundancia , el cual también nos da información a cerca de las condiciones de recursos en los diferentes nichos ecológicos. Así, las comunidades de altura N ° 1, 2,5,7 y 8 presentan mayor uniformidad en la distribución de las especies por lo cual resultan más diversas que las comunidades N ° 3 y 4 cuyos valores de equitatividad indican que la abundancia esta concentrada en pocas especies. El presentar una relación equitativa en la distribución de especies nos está señalando indirectamente que los recursos favorables para la planta como agua, nutrientes, radiación, etc. se encuentran distribuidos con cierta uniformidad en el sitio considerado, situación que se presenta en las comunidades de altura. Las comunidades de fondo de valle resultaron según el análisis las más pobres en especies y con bajos valores de equitatividad lo cual nos indican también que los recursos no se distribuyen uniformemente en el lugar.

5- 4-2.- DIVERSIDAD FUNCIONAL

En la aplicación de los índices para la caracterización de la diversidad funcional se observan coincidencias con la diversidad específica en lo relacionado al índice de Simpson para el cual resulta más diversa funcionalmente la comunidad N ° 8 y menos la N ° 3. No ocurre lo mismo con el índice de Shannon donde la menor diversidad funcional corresponde a la comunidad N ° 3 mientras que la N ° 6 se ubica en el extremo más diverso (Tabla 3)

A partir de los números de Hill vemos que la comunidad N ° 6 continúa presentando valores significativos para la diversidad funcional con 39 adaptaciones abundantes y 33 muy abundantes. Con estos valores la comunidad N ° 6 se ubica entre las más diversas

funcionalmente a pesar de encontrarse en un sector del valle (parte media-baja del gradiente de Bajada) que resulta poco favorable para la diversidad específica.

Si observamos como se encuentra repartida en las distintas comunidades la diversidad funcional (Tabla 4), nos encontramos con un resultado nuevamente sorprendente, la comunidad N ° 6 presenta mayor equitatividad $E1= 0.94$ en la distribución de las funciones. Con esto podemos deducir que en la comunidad N ° 6 se presentan estrategias funcionales que son compartidas por la mayoría de las especies por lo que la comunidad vegetal completa presenta ajustes específicos al ambiente en el cual se desarrolla.

Para las comunidades de altura esa diversidad funcional no se reparte tan uniformemente presentando valores de equitatividad que oscilan entre 0,89 y 0,91, esto nos indica que los ajustes adaptativos, que para la comunidad N ° 6 eran comunes a todas las especies, aquí se concentran en ciertos grupos de especies, posiblemente las que crecen en los micrositos favorables determinados por la alta pedregosidad.

Para las comunidades N ° 3 y 4, las más pobres en especies, vemos que sus índices de equitatividad funcional se presentan próximos a los de las comunidades más ricas en especies, lo que nos permite una interpretación muy parecida a la que hicieramos en la comunidad N ° 6, donde todas las especies, principalmente las arbustivas, responden de un modo similar al ambiente en el cual se desarrollan. Para estos ambientes de fondo de valle los micrositos favorables son escasos, presentándose generalmente en la base de los arbustos longevos o cercanos a cauces de bajada.

5-4-3.- COMPARACIÓN DE LA DIVERSIDAD ESPECÍFICA Y FUNCIONAL PARA LAS 8 COMUNIDADES - DETERMINACIÓN DE LOS COEFICIENTES DE CORRELACION (r)

Con el objeto de interpretar la relación especies - funciones en las comunidades estudiadas, fueron representados gráficamente los valores de los índices analizados (Simpson, Shannon y N° de Hill) para cada atributo de manera comparativa, obteniéndose lo siguiente:

a).- Para el índice de Simpson (Fig. 34) y N_2 (Fig. 37), se presenta una relación lineal progresiva entre las especies y las adaptaciones consideradas, a medida que aumenta el n° de especies también lo hace el n° de adaptaciones. Una tendencia diferente se presenta en las figuras N° 35 y 36 correspondientes al índice de Shannon y N_1 , donde se presenta una progresión lineal que tiende a tomarse suavemente constante (cuadrática) al llegar a valores próximos a 2.9 en Shannon y 16 en N_1 , en la relación de especies y funciones.

b).- Los coeficientes de correlación determinados para cada situación indican que las relaciones especies-funciones establecidas por los índices de Simpson y N_2 , resultaron las más significativas para el estudio, con un $r = 0.92$ y $r = 0.90$ respectivamente. En el caso del índice de Shannon se presentó una correlación de $r = 0.76$, siendo para N_1 de $r = 0.67$.

Para probar que el valor de r (correlación) calculado es de magnitud suficiente como para indicar que las dos variables (diversidad específica y funcional) están correlacionadas se aplicó la siguiente prueba de hipótesis:

H_0 $d=0$ con la alternativa
 $d \neq 0$

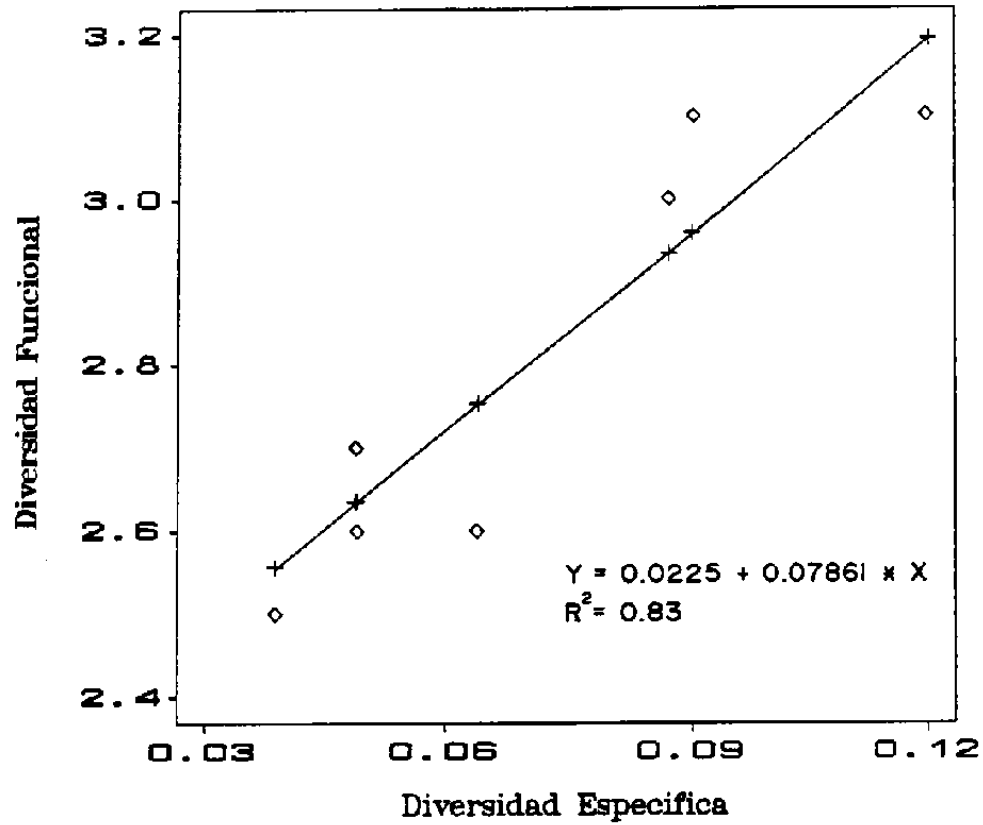


Fig. 34.- Relación entre diversidad específica y funcional (Índice de Simpson)

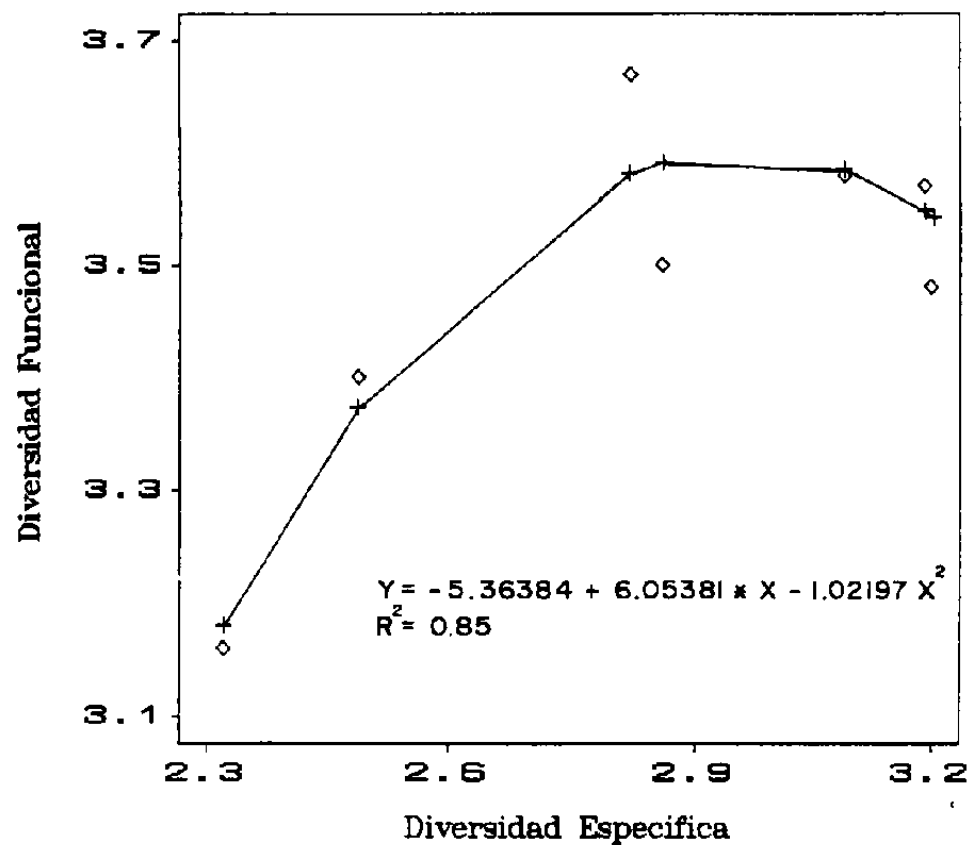


Fig. 35.- Relación entre diversidad específica y funcional (Índice de Shannon)

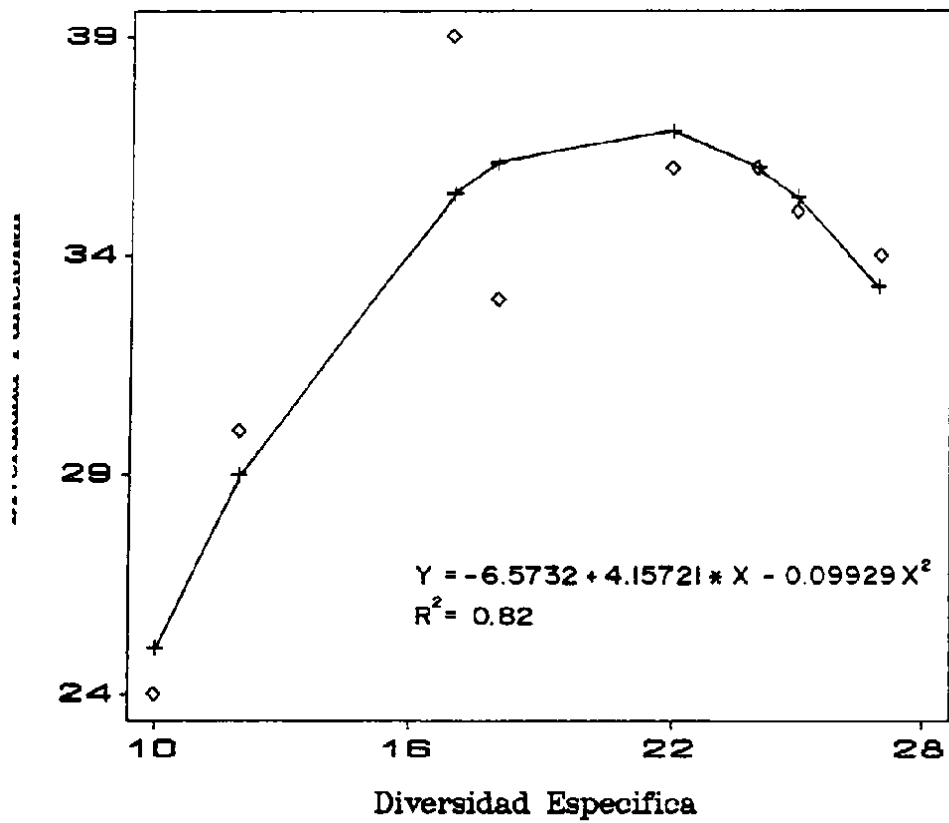


Fig. 36.- Relación entre diversidad específica y funcional (N° de Hill N₁).

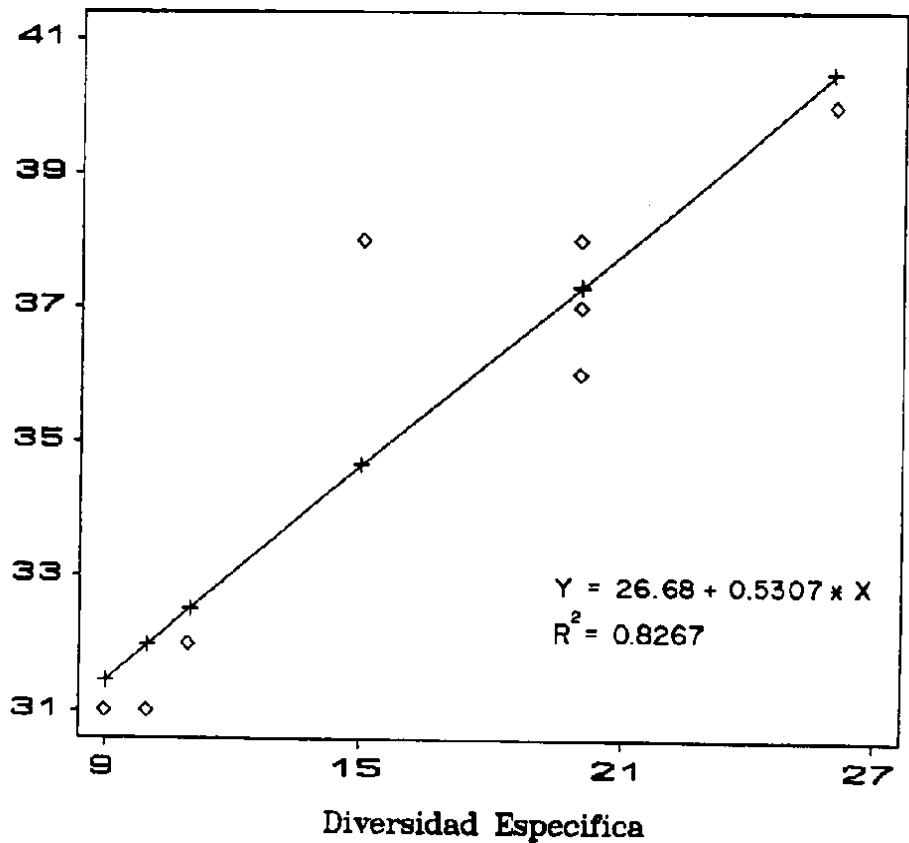


Fig. 37.- Relación entre diversidad específica y funcional (N° de Hill N₂).

A través de la prueba de Student t con n-2 grados de libertad. (Tabla 5)

INDICES	ALPHA	T (calculado)	T (tabulado)	G.L.	r
SIMPSON	0.05	5.61	+ 2.44	6	0.92
SHANNOM	0.05	2.456	+ 2.44	6	0.71
N1	0.05	2.193	+ 2.44	6	0.67
N2	0.05	5.057	+ 2.44	6	0.90

Tabla 5- Resultados de la prueba de Student para los valores de correlación (r) en atributos específicos y funcionales.

La hipótesis nula es rechazada para los índices de Simpson, Shannon y N_2 lo que indica que existe correlación entre las variables diversidad específica y funcional, siendo mayor en el caso del índice de Simpson y N_2 . Para los N_1 se acepta la hipótesis nula determinándose la no correlación entre las variables.

5-4-4.- APLICACIÓN DE LOS INDICES DE SIMILITUD

Con el objeto de determinar la similitud florística y funcional existente entre las 8 comunidades estudiadas, se calcularon los coeficientes de similitud de Sorensen a partir de datos cualitativos y cuantitativos. Los dendrogramas resultantes se realizaron mediante las técnicas de agrupamiento del vecino más lejano.

5-4-4-1.- ANÁLISIS DE SIMILITUD CUALITATIVO PARA ATRIBUTOS ESPECÍFICOS

De acuerdo al dendrograma resultante para los atributos específicos (Fig.38) se presentan dos grupos de comunidades, el grupo A formado por las comunidades N ° 1,2,7 y 5 y el grupo B con las N ° 3, 4 y 6. Estas agrupaciones indican marcadas relaciones florísticas entre las comunidades que los constituyen, sin embargo, se observan distintos niveles de similitud en un mismo grupo, así para el grupo A, estrechas relaciones se presentan entre las comunidades N° 1 y 2 las que se unen a un nivel de similitud de 63 %, ambas además de ser muy afines florísticamente se encuentran en la misma vertiente y muy próximas, sobre las Sierras de Quilmes. Le continúa en el encadenamiento de similitud la comunidad N ° 7 con un 53%, agregándose finalmente la comunidad N ° 5 con un 51 %, estas dos últimas comunidades presentes en las vertientes de las Cumbres Calchaquíes, completan el grupo A abarcando de este modo a las comunidades de "laderas".

En relación al grupo B el primer nivel de similitud lo determinan las comunidades N ° 3 y 6 con un 68 %, a las cuales se une la comunidad N ° 4 con un 66%, para este grupo se observa un mayor grado de similitud florística entre las comunidades lo cual queda determinado por los porcentajes de agrupamiento. Estas tres comunidades de "fondo de valle" presentan un 49 % de similitud florística con las del grupo A. Independiente a los grupos A y B y con un 36% de similitud se ubica la comunidad N ° 8, la más extrema en el gradiente altitudinal, cuya composición florística comprende familias y especies características del Monte y de la Prepuna.

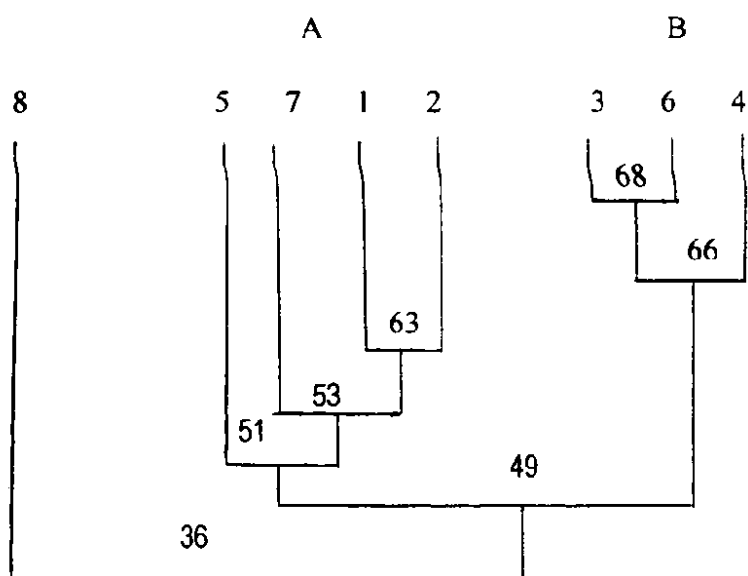


Fig. 38.- Dendrograma de Similitud Florística entre las 8 comunidades

5-4-4.2.- ANÁLISIS DE SIMILITUD CUALITATIVO PARA ATRIBUTOS FUNCIONALES

Se presentan los mismos grupos de comunidades observados para los atributos específicos (Fig.39), la diferencia se encuentra en las relaciones de unión entre las comunidades, donde para el grupo A formado por las comunidades N ° 1, 2, 5 y 7 la mayor similitud funcional se presenta entre las comunidades N ° 2 y 5 con un 0.93 % , a éstas se une la comunidad N ° 1 con 0.92 % y finalmente la N ° 8 con 0.90 %. El grupo B formado por las comunidades N ° 4, 3 y 6 relaciona funcionalmente a las N ° 3 y 6 con un 0.94%, agrupando a la N ° 4 con un 0.91 %. Estos dos grupos se unen a un 0.89 % de similitud, cerrando el dendrograma la comunidad N ° 8 que nuevamente presenta características, en este caso funcionales, que la separa del resto.

De este modo se demuestra como comunidades estrechamente emparentadas

5-5.- ANÁLISIS DE LA HUMEDAD RELATIVA (HR) DEL SUELO EN LAS 8 COMUNIDADES

En el transcurso de los cuatro meses que cubrió el trabajo de campo en la zona del Valle de Santa María, se obtuvieron muestras de suelo superficial (0 - 10 cm), para las 8 comunidades estudiadas, los resultados obtenidos a partir del análisis gravimétrico se presentan en la Tabla N° 14 y 15 (Anexo).

Aunque el contenido relativo de humedad del suelo no indica directamente el agua disponible para las plantas, ya que para conocer la disponibilidad debería determinarse el agua útil, es posible comparar entre sí los valores obtenidos como una primera aproximación a la disponibilidad hídrica durante la estación favorable teniendo en cuenta que las texturas del horizonte superficial no difieren tanto como para viciar esta comparación.

En base a los valores promedio de las cinco réplicas para los cuatro meses, los suelos de la comunidad N°8 presentan mayor contenido de humedad (5%), lo cual se relacionaría su altitud (2740 m.), con la mayor ocurrencia de precipitaciones producto del traspaso de las nubes de carácter orográfico que se originan a barlovento, con la exposición (W) y con la mayor frecuencia de micrositos que retienen la humedad en los horizontes superficiales. Algo similar ocurriría con la comunidad N° 7 que presenta 3.7% (HR), en este caso entraría en juego la extensión del gradiente y la mayor exposición a la radiación solar, disminuyendo la humedad del suelo. En relación a la comunidad N° 5, presente en la parte media de la "Bajada" en las Cumbres Calchaquies, se registró un 1.6 % de HR, el valor más bajo de las 8 comunidades. Esto podría explicarse por la ubicación media en el gradiente altitudinal lo cual determina más horas de insolación, en este caso las plantas deben obtener humedad de los horizontes más profundos del suelo, lo cual queda reafirmado en el análisis de sistemas los radicales, tratados más adelante.

Las comunidades N° 1 y 2 presentes en la vertiente de la Sierras de Quilmes tuvieron valores de HR intermedios entre los mencionados y los que se registraron en las comunidades de fondo de valle. En este caso la comunidad N° 1, la más alta del gradiente altitudinal para esa vertiente, presenta valores de HR más bajos (2.25%) que la N° 2 (3.5%) lo cual se explicaría por la marcada exposición E y por lo tanto por la mayor insolación.

En las comunidades de "fondo de valle" los valores de HR se encuentran entre 1.75 y 2.5%, siendo la más seca la comunidad N° 4 con 1.75 %. Estos valores tan bajos de HR se explican también por las mayores horas de insolación, que implican evaporación del agua superficial y por la textura de los suelos (arenosos- arcillosos), que determinan una mayor infiltración.

5-6.- ANÁLISIS DE LOS POTENCIALES HÍDRICOS FOLIARES

Los potenciales hídricos foliares obtenidos en dos momentos del día (7 a.m. y 12 a.m., 1p.m.), Tabla 16 y 17 (Anexo), presentaron diferencias significativas en las 13 especies consideradas, indicando un comportamiento particular de acuerdo a la estrategia foliar (deciduo, persistente o áfilo) y la comunidad vegetal considerada.

Las decíduas, características de las comunidades de "laderas", como *Lycium chilense*, *Flourensia fiebrigii*, *Gochnatia glutinosa* y *Justicia tweediana*, presentaron diferencias, entre los potenciales de la mañana y el mediodía para los meses de enero, febrero y marzo, de 13 a 15 (bares); mientras que las de follaje persistente como *Larrea cuneifolia* y *Zuccagnia punctata*, características de las comunidades de "fondo de valle", esa diferencia fue mayor (20 bares). A partir de estos resultados interpretamos que las especies que crecen en el fondo del valle se encuentran sometidas a mayores ajustes en los componentes del potencial hídrico foliar (osmótico, presión y turgor) durante el día, producto de un marcado déficit hídrico en horas de mayor insolación (12 a.m. y 1 p.m.). Esto implica mayor gasto energético en la construcción y mantenimiento de estructuras anatómicas y morfológicas para soportar los efectos de la sequía.

En las decíduas, los cambios en los potenciales hídricos foliares no indican situaciones estresantes acentuadas para la planta.

En las formas "afilas", como *Cassia rigida* y *Monttea aphylla*, las diferencias entre los potenciales hídricos foliares marcaron un comportamiento muy distinto en las 2 especies, para *Cassia rigida* esa diferencia se encuentra entre 7 a 9 bares, mientras que en *Monttea aphylla* fue de 15 a 18 bares. De este modo, observamos como dos especies que crecen en ambientes similares, con fuerte estrés hídrico, presentan diferentes estrategias adaptativas. Una posible explicación al comportamiento más satisfactorio de *Cassia rigida* frente a la sequía es aportada en el estudio de las estructuras anatómicas discutidas más adelante.

Hacia fines de la estación lluviosa (marzo - abril), los efectos del comienzo de la etapa de sequía se manifiestan prontamente a través de potenciales hídricos foliares más negativos registrados en todas las especies estudiadas.

5-7.- ANÁLISIS DEL ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA (AFE)

A partir de los datos de área foliar (cm²) y peso específico (gr.) para 11 de las especies consideradas en las mediciones de potenciales hídricos y estudios anatómicos, se calculó el Área Foliar Específica (AFE) (Tabla 6).

La cantidad de materia orgánica invertida en la construcción de la hoja puede resultar en un desarrollo diferencial del área fotosintética, dependiendo del ancho de la hoja y del grado de compactación del mesófilo. Esa característica puede ser expresada cuantitativamente en una simple expresión, como Área Foliar Específica (AFE-SLA) o Peso Foliar Específico (PFE-SLW) (Stocker 1931, Evans, 1972 citados por Medina, 1984).

ESPECIES	AREA FOLIAR (cm ²)	PESO FOLIAR (gr)	AREA FOLIAR ESPECÍFICA (AFE)
<i>Bulnesia schickendantzi</i> Decidua	0.4	0.0035	114.2
<i>Flouencia fiebrigii</i> Decidua	0.91	0.0072	126.3
<i>Justicia tweediana</i> Decidua	3.25	0.025	130
<i>Larrea cuneifolia</i> Persistente	0.22	0.004	55
<i>Larrea divaricata</i> Persistente	0.33	0.0046	72
<i>Plectocarpa rouguesii</i> Decidua	0.42	0.012	35
<i>Zuccagnia punctata</i> Persistente	1.52	0.02	72
<i>Eupatorium patens</i> Decidua	1	0.0076	131.5
<i>Gohnatia glutinosa</i> Decidua	0.35	0.0045	77.7
<i>Lycium chilense</i> Decidua	0.36	0.0021	95.23
<i>Cercidium australis</i> Decidua	0.45	0.0038	118.42

Tabla. 6- Área Foliar Específica (AFE) de 11 especies del Monte.-

De acuerdo a los resultados se observa que las especies que crecen en lugares con mayor estrés hídrico presentan valores más bajos en área foliar específica (AFE), tal el caso de *Larrea cuneifolia* (55 cm²/gr) de follaje persistente y *Plectrocarpa rouguesii* (35 cm²/gr) con follaje decíduo. Esto nos indica menor superficie foliar y mayor inversión de carbono en estructuras que tienden a evitar las pérdidas de agua, el sobrecalentamiento, manteniendo un flujo activo de agua en toda la planta como son: mesófilo compacto, un sistema conductor abundante, un sistema de sostén, cutículas anchas, alta densidad de estomas, pelos, glándulas, etc.. Lo contrario lo observamos en las especies de ambientes más húmedos (mésicos), como *Justicia tweediana* (130 cm²/gr), *Eupatorium patens* (131.5 cm²/gr) y *Flourensia fiebrigii* (126.3 cm²/gr), tres especies decíduas que presentan una lámina foliar más amplia con menor resistencia a las condiciones de baja humedad del suelo. Los valores de AFE nos indicarían la relativa ausencia de características xeromorfas en estas especies. Comparando el área foliar específica (AFE) de las especies del Monte con las presentes en otros ecosistemas (Tabla 7), tenemos que:

ECOSISTEMA	N° de ESPECIES	AREA FOLIAR ESPECIFICA (AFE - SLA) cm ² /gr
Arbustal semidesértico del Monte		
Decíduas	8	103.8
Siempreverdes	3	66.33
Bosque seco Tropical (1)		
Decíduas	7	78.7
Siempreverdes	4	277.77
Bosque semidecíduo Tropical (1)		
Decíduas	4	90.9
Siempreverdes	9	136.9
Bosque Nublado de Montaña (1)	7	158.7
Caatinga Baja Amazónica (2)	4	45.41

Fuente: (1) citados en Medina, 1984; (2) Ballesteros, (1995)

Tabla 7.- Comparación de AFE entre especies del Monte y otros ecosistemas.

El área foliar específica (AFE) para las especies del Monte se encuentran entre los más bajos entre los ecosistemas comparados. Las especies siempreverdes de "fondo de valle", comparten valores bajos de AFE junto a las especies presentes en la Caatinga Baja Amazónica, lo cual indica una marcada tendencia a la microfilia, o sea áreas foliares (cm^2) muy pequeñas, con pesos foliares altos asociados con la extrema acumulación de carbohidratos estructurales en la hoja (Grubb, 1977; Medina, 1980, citados en Medina, 1984). Sin embargo los pesos específicos altos en estos ecosistemas parecen responde a diferentes causas; para el Monte, son consecuencia de un déficit hídrico casi permanente, para la Caatinga Baja, se relacionan más bien con la escasez de nutrientes, lo cual induce un fuerte escleromorfismo foliar. Pero por supuesto el déficit hídrico del desierto también induce una diferencia en la absorción de nutrientes.

Los valores de AFE altos encontrados en las decíduas del Monte, dominantes en las comunidades de "laderas", pueden ser comparados con los de especies de ecosistemas mucho más húmedos, como las del Bosque Nublado de Montaña, donde a mayor área foliar (cm^2) se presenta un menor peso foliar (gr). Evidentemente el escleromorfismo oligotrófico debe ser el mecanismo responsable del peso foliar específico (PFE) relativamente bajo en ambos ecosistemas situados en extremos opuestos del gradiente hídrico.

La comparación de las AFE de especies del Monte con las del Bosque seco tropical y el Bosque semidecídulo, presenta una relación inversa, ya que en éstos dos últimos ecosistemas, las formas decíduas son las que presentan los valores más bajos en área foliar específica (cm^2/gr), mientras que en las siempreverdes ese valor es mayor. Las causas de estas diferencias se deben según Medina (1984), al mayor contenido, en las decíduas, de fósforo y nitrógeno por unidad de peso seco foliar y a las escasas pérdidas por lavado de calcio y potasio, como consecuencia de las bajas precipitaciones registradas en esos ambientes (Medina, 1984). En este caso la comparación debe centrarse mayormente en las formas siempreverdes, evidenciando en este caso el escleromorfismo mucho más acentuado de las especies del Monte.

5-8.- ANÁLISIS DE LOS GRUPOS ADAPTATIVOS EN LAS DIFERENTES COMUNIDADES: CARACTERIZACIÓN DE VARIABLES

De las 60 variables morfo-funcionales consideradas en el análisis de los Síndromes Adaptativos, 32 fueron seleccionadas para representar espectros o grupos adaptativos que resuman el comportamiento de las 8 comunidades. Estos grupos de adaptaciones nos han permitido identificar las variables de mayor importancia en el ajuste de la vegetación a este medio ambiente tan riguroso. Analizamos comparativamente 7 grupos de adaptaciones que responden a diferentes variables.

5-8-1.- VARIABLES ANALIZADAS.-

5-3-1-1.- FORMAS DE VIDA :

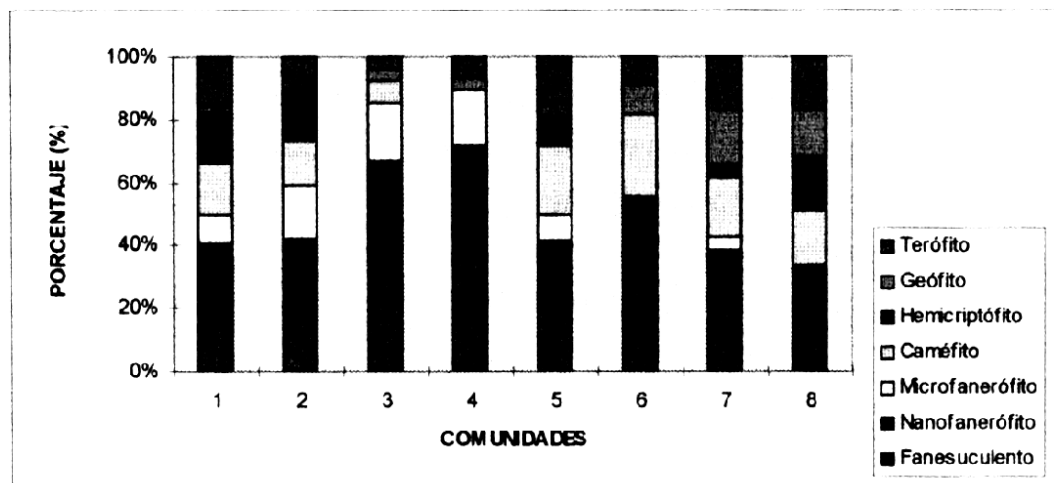


Fig. 39.- Espectro de las Formas de Vida para las 8 comunidades.-

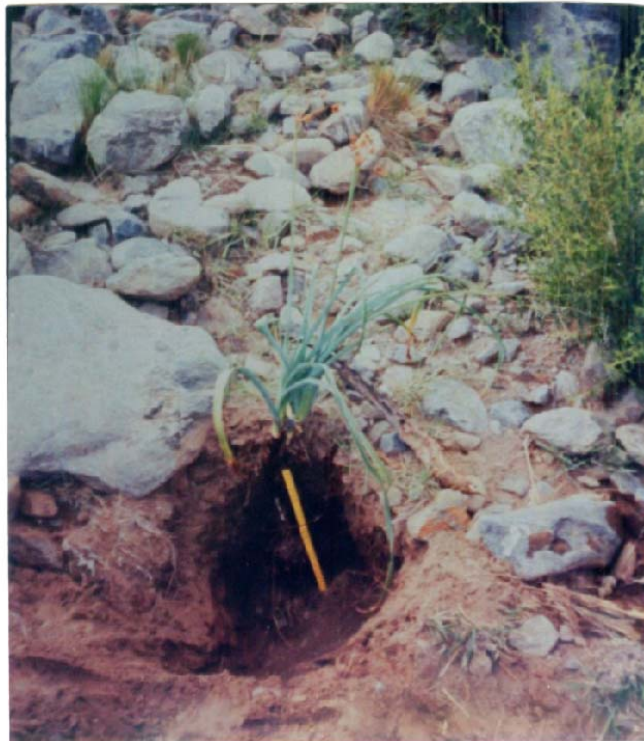
*.- En la distribución de las formas de vida en las 8 comunidades (Fig.39), es posible observar la relación que existe entre el nº de formas de vida y el contenido de humedad de cada sitio. Así las comunidades de las zonas pedemontanas medias y altas (Nº 1, 2, 5, 7 y 8) que resultan tener más humedad superficialmente (Tabla 14 y 15, Anexo), presentan, bajo diferentes proporciones, la mayor parte de las formas de vida consideradas en el análisis (6 ó 7); lo contrario sucede con las comunidades de fondo de valle y sitios particulares (Nº 3, 4 y 6) donde el contenido hídrico del suelo superficial es menor y también el nº de formas de vida que prosperan en éstos ambientes (sólo 5).

*.- En todas las comunidades se encontraron fanerófitos suculentos y nanofanerófitos, en diferentes proporciones, fisonómicamente todas estas comunidades son "arbustales" que difieren en la combinación de las restantes formas de vida. Por otro lado, por ser arbustales que crecen en ambientes con acentuado déficit hídrico presentan adaptaciones xeromórficas como lo son las formas suculentas (Fotografía Nº 1).

*.- Comparando entre sí las comunidades de altura (Nº 1, 2, 7 y 8), observamos que las de la Sierra del Cajón ofrecen un espectro en formas de vidas con un 50% de formas que pasan la estación desfavorable manteniendo un porcentaje alto de biomasa aérea viva (fanerófitos suculentos, nanofanerófitos y microfanerófitos), el 50% restante se reparte entre las formas de vida que pasan esa estación en estructuras resistentes, mayormente subterráneas, o como semillas (caméfitos, hemicriptófitos, geófitos y terófitos). Esta relación 1:1 entre las formas que pasan la estación desfavorable con bastante biomasa aérea y las que se reducen a estructuras resistentes (semillas, bulbos o raíces), indica que en éstas comunidades son igualmente importantes las estrategias de resistir a la sequía como la de evadirla. El primer caso se presenta en los ambientes expuestos a mayor insolación mientras que el segundo se ve favorecido por la presencia de microambientes determinados por la alta pedregosidad que retiene la humedad.



Fotografía 1.- *Opuntia sulphurea*: fanerófito suculento con areolas planas.
Crecimiento en grupo en sitios desnudos.



Fotografía 2.- *Hyppeastrum sp*: Geófito, planta adulta con bulbo a 50 cm de profundidad.

*.- Una situación diferente ofrecen las comunidades N ° 7 y 8 de la vertiente oriental del valle. Ambas muestran una relación aproximada 1:2 entre las formas de vida con biomasa aérea persistente y las que reducen sus estructuras aéreas en la estación desfavorable. Es decir las estrategias de evasión a la sequía dominan éstos ambientes donde la menor insolación, mayor contenido de humedad superficial y la presencia de ambientes microclimáticos favorables, fomentan el desarrollo de formas de vida de ciclos cortos y rápido crecimiento. Una estrategia que llama la atención en éstas comunidades es la presencia de un porcentaje considerable de geófitas por lo cual sugiere que las condiciones "favorables" aparentemente más marcadas para estos lugares, son de muy corta duración por lo cual es preciso captar nutrientes y carbono y acumularlos en estructuras perennes subterráneas como bulbos o raíces reservantes (Fotografía N° 2).

*.- En el caso de la comunidad N ° 5 que caracteriza al gradiente de Bajada en su porción media, en la vertiente de las Cumbres Calchaquies, se observa un espectro en las formas de vida muy próximo al de las comunidades N ° 1 y 2 presentes a una altura similar en la vertiente opuesta del valle. Aquí también es posible establecer una relación 1:1 entre las formas de vida que resisten y las que evaden las sequía. Las condiciones ambientales de ésta comunidad son semejantes a las de las otras 2, con suelos muy pedregosos y ambientes microclimáticos bien desarrollados. En relación a la insolación es posible que también presente semejanzas con la ladera opuesta porque a ese altura los rayos del sol llegan verticales a la superficie y no oblicuos como sucede en las partes altas de ésta vertiente. Es así como se presentan similares espectros de formas de vida en comunidades florísticamente muy diferentes.

*.- En la comunidad N ° 3, con un contenido hidrico del suelo muy bajo (Tabla 14 y 15, Anexo), el 90% del espectro de formas de vida corresponde a suculentas, nanofanerófitos y microfanerófitos; el 10% restante se encuentra repartido entre caméfitas y hemicriptófitas. Llama la atención los porcentajes tan bajos de terófitos lo que podría

indicar que en ambientes con fuerte estrés hídrico la estrategia de formar bancos de semillas no resulta muy eficiente cuando la humedad debe ser captada en los horizontes profundos del suelo. Es así como se puede visualizar claramente lo establecido por Orians & Solbrig (1977), Chabot & Mooney (1980) y Montaña *et al* (1990), quienes indican que en las zonas bajas del gradiente de Bajada y del fondo de valle existen pocas formas de vida competitivamente viables para sobrevivir a un ambiente extremadamente árido como el de éstos sitios.

*.- Morello (1958) en su trabajo sobre el Monte compara los espectros de formas de vida de 4 localidades distintas de valle, en base a las cuales reafirma la idea de Raunkiaer (1934) que establece que para ambientes poco favorables el espectro muestra un aumento del porcentaje de tipos mejor protegidos (terófitos, carnéfitos, geófitos y hemicriptófitos). De acuerdo al análisis realizado en éste estudio se demuestra totalmente lo contrario, para ambientes adversos como los de fondo de valle predominan las formas arbustivas y en especial aquellas de follaje persistentes, encontrándose porcentajes muy bajos de formas que reducen sus partes vegetativas. De éste modo se puede deducir que a diferencia del factor limitante para el cual se ajustó la clasificación de Raunkiaer donde por las bajas temperaturas dominan las formas protegidas, para ambientes donde el factor limitante es la sequía sucede lo opuesto, dominan las formas con estructuras vegetativas bien desarrolladas y resistentes, aunque de poca altura.

5-8-1-2.- LONGEVIDAD (ciclos de vida) :

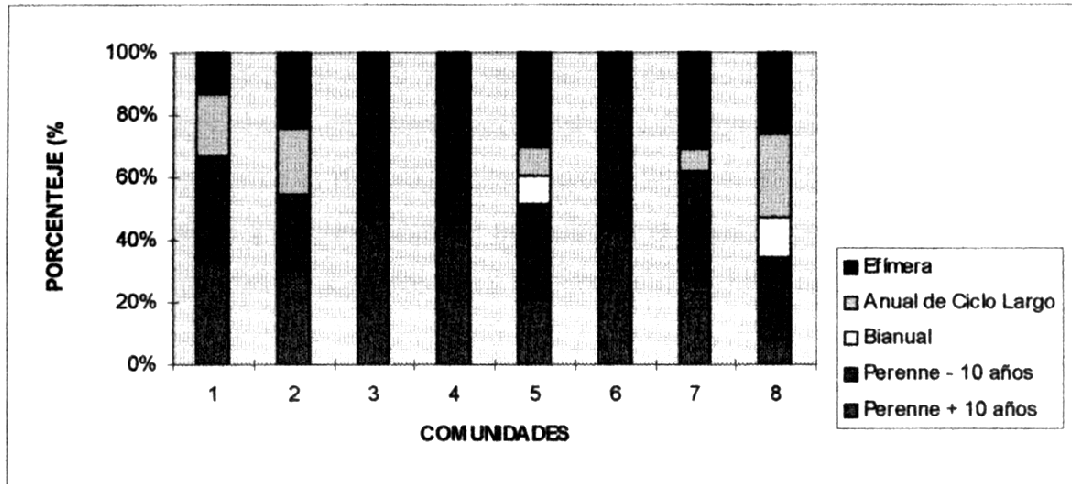


Fig. 40. - Espectros de Ciclos de Vida para las 8 comunidades.-

A través de los espectros de ciclos de vida que resultaron para las 8 comunidades (Fig.40), fue posible caracterizar la dinámica temporal que presenta ésta vegetación semi-desértica en relación a los aportes de agua de lluvia que ocurren en la estación favorable (verano). Nuevamente el gradiente hídrico se encuentra estrechamente relacionado con el gradiente altitudinal al cual los ciclos de vida aunque con marcadas diferencias de acuerdo al sitio que se considere en el análisis. Así las comunidades de altura N° 1, 2, 5, 7 y 8, donde las condiciones de humedad del suelo superficial son más favorables, presentan un aparente dinamismo y una marcada sincronía en la ocurrencia de los ciclos de vida cortos (efímeras y anuales de ciclo largo). El espectro para éstas comunidades presenta proporciones similares entre las formas perennes (de más de 10 años y de menos de 10 años) y las que se cumplen su ciclo en un tiempo más limitado (anuales y bianuales), lo cual reafirma que dos estrategias de ciclos de vida coexisten en dos ambientes de ladera con notables diferencias entre sí. Tres características comunes para

el de las efimeras que aprovechan las bases y espacios entre los arbustos. Estas dos formas explotan la humedad del suelo en diferentes niveles, uno superficial (efimeras) y otro profundo (perennes), lo cual les permite coexistir en distintos espacios con poca competencia por el recurso limitante, el agua (Fotografía N° 4).

Así se observan dos comportamientos en las comunidades vegetales en relación a los ciclos de vida. Uno *estable*, con pocos cambios durante el año, en los ambientes de fondo de valle donde el componente efímero es el que reacciona a los aportes de agua provenientes de las lluvias de verano y algunas de invierno. Los arbustos perennes forman el componente permanente de éstas comunidades, su dinámica fenológica se concentra principalmente en los cambios fenológicos determinados por las condiciones favorables a las cuales responden con patrones definidos característicos de cada agrupación de arbustos longevos. Para las comunidades de altura se presenta un marcado dinamismo en los ciclos de vida, relativamente cortos (efímeros, anuales y bianuales) y con marcada sincronía, los que en la mayoría de los casos se encuentran relacionados con los ambientes microclimáticos determinados por la alta pedregosidad. Estos microsítios favorables permiten el desarrollo de formas de vida de ciclos cortos en todo el año por conservar por más tiempo la humedad en el suelo superficial, aunque su presencia es mayor en la estación lluviosa. El espectro de ciclos de vida para estas comunidades de altura también indica porcentajes importantes para las formas perennes principalmente las perennes de menos de 10 años. Con esto vemos que existe una complementación en la utilización del espacio con dos tipos de comunidades definidas temporalmente: las comunidades *dinámicas* compuestas por efimeras de ciclos de vida cortos y presentes en los microsítios y las *estables* con especies de ciclos más largos que crecen en los lugares menos protegidos donde el contenido de humedad superficial es menor.

*.- Dos posibles síndromes se presentan de acuerdo a los ciclos de vida, uno definido como "Estable", típico del fondo de valle, relacionado la permanencia de la comunidad

ambas vertientes serían las determinantes de este comportamiento: la humedad superficial, la ocurrencia de microsítios determinados por la alta pedregosidad y la presencia de suelos desnudos muy expuesto a la elevada insolación. En estas comunidades las efímeras presentan porcentajes que van desde 20 al 40% (Fotografía N° 3), las anuales entre el 10-20 % y las perennes del 30-70 %, las bianuales cuya ocurrencia es más notable en la vertiente oriental del valle, comprende porcentajes muy bajos del espectro entre 10-20%, registrándose preferentemente en los microsítios de las comunidades N° 5 y 7. Una situación particular en el espectro de ciclos de vida la presenta la comunidad N° 8, la más alta y húmeda en el gradiente analizado, donde se observa una dominancia de las formas efímeras y anuales de ciclo largo que conforman cerca del 50% del espectro; las perennes representan el 30% del cual solamente el 10% pertenece a las formas perennes de más de 10 años, el restante 20% corresponde a bianuales. Para esta comunidad la estrategia de ciclos cortos con cuerpos vegetativos más bien reducidos que crecen en microsítios favorables donde obtienen humedad y protección contra la desecación y el viento, resulta la solución más adecuada.

*.- Recordando la caracterización ambiental de las comunidades de altura, vemos como los mayores porcentajes de formas perennes ocurren hacia la vertiente occidental del valle, las que por sus condiciones de exposición y topografía resultan más secas que las vertientes opuestas, con mayores porcentajes de formas efímeras y anuales se registran especialmente en las comunidades N° 7 y 8.

*.- En los espectros de ciclos de vida de las comunidades de fondo de valle y ambientes particulares (N° 3, 4 y 6), dos estrategias extremas se complementan: las formas de ciclos de vida muy breves "efímeras" y las perennes de menos y más de 10 años. Con este espectro se podría comprobar la hipótesis de que en ambientes extremos donde el contenido hídrico resulta muy limitante, pueden ocurrir sólo dos patrones en el comportamiento de los ciclos de vida: el de las formas longevas altamente competitivas y

vegetal donde la ocupación del espacio resulta vital. Estas comunidades mantienen gran número de formas perennes con un considerable desarrollo aéreo y subterráneo. El otro síndrome caracterizado como "Dinámico", que encontramos en las partes altas del valle, aparece relacionado con la duración de los micrositios donde las formas de vida deben cumplir su ciclo biológico en los cortos periodos en que las condiciones de humedad son favorables. Esto determina mayor diferenciación de nichos en respuestas a la gran fluctuación temporal del ambiente, las comunidades pueden albergar mayor número de anuales que de perennes puesto, que las formas de plantas pequeñas, especialistas actúan en respuestas diferenciales a los cambios temporales y espaciales del micrositio (Whittaker, 1972).

*.- Se ha interpretado a la comunidad vegetal como un mosaico de micrositios (Whittaker, 1975, Whittaker & Levin, 1977), donde diferentes partes de ese mosaico representan sitios relativamente seguros (Harper, 1977) , o bien son utilizados para la regeneración de nichos (Grubb, 1977). Este interpretación de la comunidad vegetal queda representada a través de los síndromes de "estabilidad" y "dinamismo" definidos para las comunidades presentes en el ambiente semidesértico estudiado (Fotografías N° 5 y 6).



187

Fotografía 5.- Micrositios "*estables*" presentes en la base de arbustos longevos (*Larrea cuneifolia*) en las comunidades de "fondo de valle".



Fotografía 6.- Micrositios "*dinámicos*" determinados por la alta pedregosidad en las comunidades de "ladera".

5-8-1-3.- COMPORTAMIENTO FOLIAR :

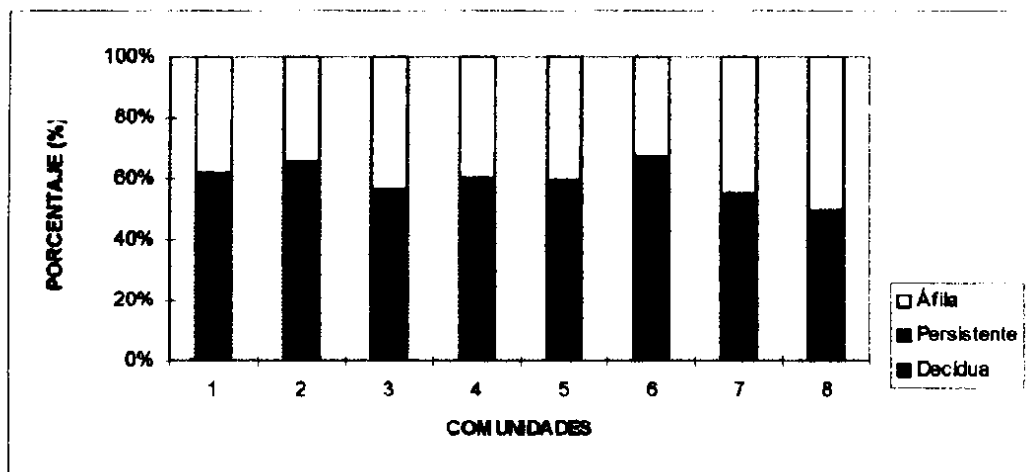


Fig. 41.- Espectro del Comportamiento Foliar en las 8 comunidades.-

*.- Las tres estrategias foliares analizadas: *decíduas, persistentes y afilas* (Fig.41), nos permitieron interpretar el comportamiento de las comunidades vegetales a través de la estructura, duración y funcionalidad de los órganos encargados de la actividad fotosintética (hoja y tallo) y de las marcadas relaciones que éstos presentan con los diferentes ambientes del valle. Así vemos como las tres formas se encuentran representadas, bajo distintos porcentajes, en las 8 comunidades, aunque llama la atención la mayor ocurrencia de formas persistentes en las partes bajas del valle, mientras que en las laderas dominan las deciduas. Las formas afilas representan el componente constante para todos los espectros foliares analizados.

Al parecer resulta más adecuado para las especies de los lugares bajos conservar sus hojas como una estrategia para mantener un metabolismo activo durante todo el año,

esto le permite a la planta desarrollarse y captar abundantes nutrientes y energía durante la estación favorable para luego poder mantener un funcionamiento de resistencia con baja cobertura foliar en los momentos donde el contenido hídrico del suelo disminuye, lo que puede prolongarse hasta por 10 meses en este sector del valle. Este tipo de comportamiento foliar va acompañado de un gran número de modificaciones epidérmicas y en las posiciones de las hojas que permiten cierta eficiencia fotosintética a la vez que representan mecanismos para evitar su sobrecalentamiento. El follaje persistente resulta una condición necesaria para las especies de fondo de valle ya que les asegura un balance positivo del carbono que les permite el mantenimiento de estructuras vegetativas de vida prolongada. La actividad de las raíces también se ve favorecida por la persistencia de las hojas, que mantienen un flujo transpiratorio constante. Esta relación entre órganos foliares y sistemas radicales en los ecosistemas desérticos ha sido indicada por autores como Shreve (1951), Morello (1952), Orians & Solbrig (1977), Ehleringer (1980), entre otros.

*.- Perder las hojas no resulta, al parecer, una estrategia muy beneficiosa para las especies de las comunidades de fondo de valle pues sus porcentajes resultan ser los más bajos de los espectros analizados para las comunidades N ° 3, 4 y 6. Sin embargo, el comportamiento deciduo se encuentra presente lo cual nos indica que existen especies que explotan la humedad estacional presente en lugares protegidos como las bases de los arbustos o los sitios cercanos a los cauces de bajadas .

*.- Un espectro de comportamiento foliar diferente lo presentan las comunidades de las partes altas del valle donde las condiciones de humedad superficial son mayores ; aquí las formas de hojas persistentes se reducen hasta desaparecer en la comunidad N ° 8, la más alta y húmeda del gradiente. La ocurrencia de porcentajes altos de deciduas en estos sectores indican pulsos foliares que se relacionan estrechamente con los aportes de

agua, es así como en la estación lluviosa (verano) la mayoría de las especies presentan un follaje bien desarrollado y muy activo tendiente a aprovechar al máximo los recursos que se encuentran disponibles, encontrándonos con arbustos totalmente desnudos y en un aparente estado de latencia en los meses de sequía (invierno). La pérdida de las hojas implica para las especies deciduas una notable reducción en su actividad metabólica que se limita a mantener partes vegetativas más resistentes al estrés hídrico. Las formas persistentes las encontramos relacionadas, al igual que en el fondo del valle, con los sitios más expuestos a la insolación y por lo tanto con escasa humedad superficial lo cual determina el desarrollo de formas de vida más estables y activas durante todo el año.

*.- Así se definen dos estrategias foliares características del valle que resultan en sí las dominantes en las especies con estructuras foliares: la de órganos foliares *persistentes* que tiene mayor ocurrencia en los ambientes más secos; ésta condición permite mantener un proceso fotosintético activo en todo el año pero presenta la desventaja de requerir mayor gasto energético para su mantenimiento; la otra, que comprende a las formas *deciduas* parecerían menos ventajoso, sin embargo resulta mucho más especializado puesto que concentra la mayor actividad de la planta en el periodo favorable, evitando así gastar energía en un periodo poco productivo correspondiente a la fase de sequía.

*.- Finalmente las formas áfilas, que han sido consideradas como la máxima adaptación a los ambientes áridos, se presentan con porcentajes relativamente altos en los espectros de las 8 comunidades. Las formas áfilas representan un componente obligado en todas las comunidades encontrándose combinadas, con las formas dominantes "deciduas" o "persistentes" de los distintos sectores del valle. Aproximadamente un 80 % de las formas áfilas corresponden a cactáceas (circulares o areoladas) mientras que el 20% restante lo conforman los arbustos como *Cassia rigida* y *Monttea aphylla*.

*.- En el fondo del valle las formas áfilas como las cactáceas circulares tienden a ubicarse, solitarias o en grupos, debajo de los arbustos longevos donde obtienen posiblemente humedad, nutrientes y protección contra la insolación y los herbívoros. Por otro lado las cactáceas areoladas como *Opuntia sulphurea* se presentan en los sectores menos protegidos disponiendo sus areolas planas paralelas a los rayos del sol y desarrollando un pronunciado sistema radical superficial. Estos serían diferentes medios para obtener recursos que en éste ambiente se encuentran preferentemente a niveles profundos del suelo.

*.- En las zonas de laderas, las cactáceas presentan otras estrategias, dominan las agrupaciones compactas o de cojín que amplían la superficie fotosintética y el área capaz de captar humedad superficial y retenerla por más tiempo. En este caso las cactáceas representan el mayor porcentaje de formas áfilas lo que se explica por la necesidad de acumular el agua antes que se pierda por evaporación o escorrentía.

*.- Los arbustos áfilos se encuentran repartidos a lo largo del gradiente altitudinal pero su mayor ocurrencia es siempre hacia los sectores más secos del valle donde a partir de un sistema radical profundo y tallos fotosintetizadores pueden competir con los restantes arbustos.

5-8-1-4.- CARACTERÍSTICAS FOLIARES

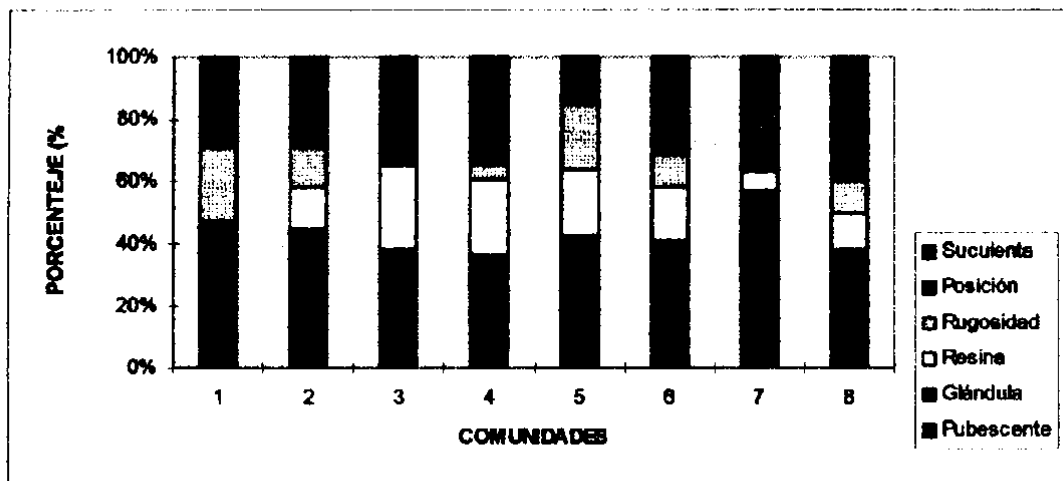


Fig. 42.- Espectro de Características Foliare en las 8 comunidades.-

*.- Como características foliares hemos considerado los indumentos, como pubescencias, glándulas, rugosidad, y las secreciones como resinas (Fig. 42); todos estos con importantes funciones en la regulación de los procesos fisiológicos como fotosíntesis y transpiración y en la protección de la hoja y otros órganos de la planta contra el consumo de los herbívoros. También se analizaron otras características como la posición de la lámina foliar (ángulo) y la presencia de hojas suculentas.

*.- Los tipos de características foliares como pubescencia, glándulas y cambios en la posición de las hojas resultaron, bajo diferentes porcentajes, constantes en el espectro de las 8 comunidades. Estudios realizados por Elheringer & Mooney (1978), Elheringer & Björkman (1978), Elheringer (1983) y Elheringer & Comstek (1987), relacionan a éstos

Z

componentes con mecanismos para evadir el estrés hídrico, ya que el ángulo y la absorbancia de la hoja, ésta última dirigida por modificaciones epidérmicas como pelos y glándulas, regulan reacciones de la hoja a las condiciones físicas del medio ambiente.

Orians & Solbrig (1977) indican que los arbustos del desierto orientan sus hojas y ramas como una adaptación para reducir el sobrecalentamiento del medio día, presentando capas de tricomas y colores brillantes en la superficie lo que incrementa la reflectancia.

*.- La cantidad de radiación solar incidente sobre la hoja es determinada por el ángulo de ésta, mientras que la fracción de la luz incidente que es absorbida es controlada por estructuras epidérmicas como pelos y glándulas. Los pelos son la condición más características de las plantas de zonas áridas y ellos son particularmente responsables de los colores grises y matices monótonos de muchos semidesiertos y estepas.

*.- Cambios en el ángulo de la hoja y/o la absorbancia de ésta afecta el balance energético, la temperatura, la fotosíntesis y la transpiración de las hojas. Las variaciones en el ángulo representan cambios reversibles muy activos en el proceso de reducir la cantidad de luz incidente; bajo las condiciones de estrés hídrico presentes en el ambiente estudiado, las hojas de muchas especies muestran una marcada evasión a los rayos directos del sol a través de diferentes posiciones durante el día. Esos movimientos se denominan *paraheliotrópicos* y resultan en una disminución del coseno del ángulo de incidencia (Elheringer & Comstok, 1987). Se piensa que éste tipo de movimiento resultan en un incremento de la eficiencia del agua en la hoja.

El decrecimiento de la absorbancia y el incremento del ángulo de la hoja son funciones que protegen los tejidos celulares de la excesiva radiación solar en condiciones de estrés hídrico. Para ambientes fuertemente condicionados por éste estrés el decrecimiento de la absorbancia de la hoja provee una más completa protección, pero es más costosa energéticamente definiendo estructuras de carácter irreversible; por el contrario, los cambios en el ángulo de las hojas son procesos reversibles y no implican cambios morfológicos.

*.- Estos dos mecanismos varían a lo largo de los gradientes de aridez, así para los espectros que estamos analizando, vemos que en las comunidades de fondo de valle tanto la pubescencia, las glándulas como las posiciones de las hojas aparecen en porcentajes altos lo que nos estaría indicando la complementación de estas 2 funciones para maximizar el mecanismo de evasión a la sequía. Acompañando a éstas características foliares se da la presencia de resinas, secreción que cumple la función de impermeabilizar la superficie foliar evitando la pérdida de agua como también por el aumento del brillo, reflejar más la luz incidente.

*.- Las comunidades de altura presentan junto con altos valores de pubescencias y glándulas, porcentajes importantes de hojas suculentas y de lámina rugosa, lo cual se relaciona más bien con las condiciones de herbivoría y equilibrio térmico (rugosidad) y con los mecanismos para conservar agua (suculencia).

*.- A través de los espectros resultantes vemos que las zonas del valle sometidas a fuerte estrés como las comunidades N° 3, 4 y 6, presentan mayores características foliares destinadas a evitar la pérdida de agua. En los ambientes con menor estrés hídrico se complementan características que controlan la salida de agua de la hoja con aquellas que tiende a conservarlas y también las que protegen contra los herbívoros.

5-8-1-5.- TIPOS DE HOJAS

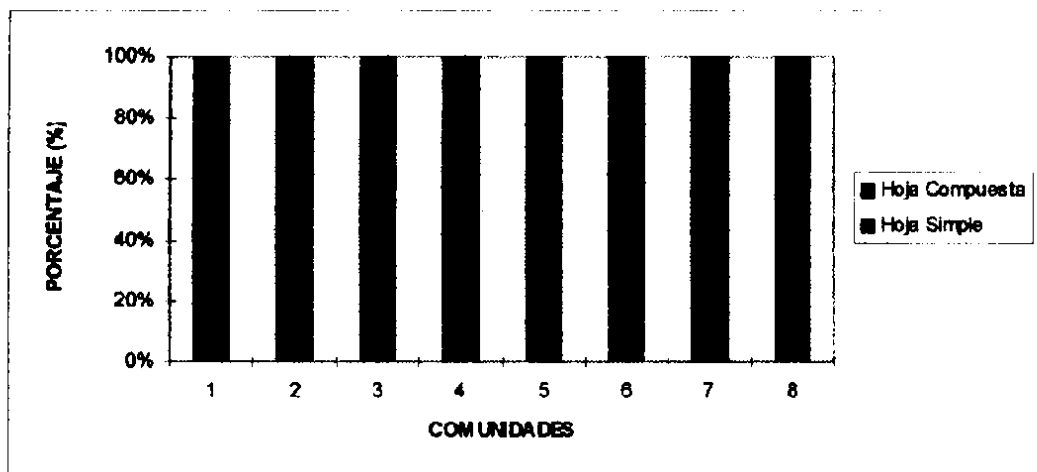


Fig. 43.- Espectro de los Tipos de Hojas para las 8 comunidades.-

*.- La relación hojas compuestas- hojas simples (Fig.43), no sigue tendencias marcadas en los espectros resultantes para las 8 comunidades. Se presentan porcentajes muy cercanos entre ambas formas con algunos casos particulares como las comunidades N° 5 y 8 donde se destaca los valores más altos en hojas simples. Aparentemente la condición de hojas con láminas divididas o enteras no indica para el ambiente analizado una tendencia marcada de un tipo sobre el otro, por el contrario, más bien representan situaciones complementarias.

*.- Relaciones significativas entre hojas simples y compuestas se encuentran en lo referido al área foliar específica. Datos de este tipo se presentan en la (Tabla 6) donde encontramos los valores correspondientes al área foliar específica AFE (cm^2/grs) de 11

de las 13 especies seleccionadas para las mediciones de potenciales hídricos y estudios anatómicos.

El área foliar (cm^2) en hojas compuestas como *Bulnesia schickendantzii* (0.4), *Plectrocarpa rouguesii* (0.42) y *Cercidium australis* (0.45) es significativamente más baja que las de hojas simples como las de: *Flourensia fiebrigii* (0.91), *Eupatorium patens* (1). De las especies mencionadas, las que poseen hojas compuestas crecen preferentemente en los ambientes de fondo de valle o en las laderas de mayor insolación (W), mientras que las de hojas simples se presentan en lugares con menor estrés hídrico e insolación (E).

*.- Una de las propiedades más distintivas de las hojas xeromorfas es que poseen una superficie mínima en comparación a su volumen y peso, esta reducción de la superficie foliar es frecuentemente paralela a ciertos cambios en la estructura interna de la hoja como reducción del tamaño de las células, mesófilo más compacto, densa vascularización, estomas pequeños y en gran número por unidad de superficie, lo que indica mayor especialización para poder sobrevivir a los ambientes más extremos. Las hojas pequeñas resultan en un mayor coeficiente de transferencia de calor y consecuentemente la temperatura de la hoja puede permanecer por debajo de la temperatura del aire (Smith & Geller, 1980).

*.- La presencia de hojas altamente disectas como las de los géneros *Larrea*, *Prosopis*, *Pectis*, etc. ha sido considerado una adaptación a los ambientes de desiertos cálidos (Schimper 1903, Warming 1909). Sin embargo, no todas las plantas del desierto se caracterizan por presentar hojas de tamaños pequeños, un gran número de perennes decíduas como también anuales tienen hojas entre 30-200 mm de ancho (Elheringer, 1980). Para explicar la mayor ocurrencia de hojas grandes en las partes altas del gradiente nos basamos en los comentarios de Smith (1978) y Smith & Geller (1980), quienes establecen que el tamaño grande de las hojas puede ser beneficioso y resultar en un significativo descenso de la temperatura foliar si existe suficiente humedad superficial que permita mantener tasas altas de transpiración, la desventaja que presentan es la baja

absorbancia de la hoja. Muchas de estas especies con hojas grandes se encuentran restringidas a micrositos que contienen mayor humedad disponible, como podemos observar en el espectro que presento la comunidad N° 8.

5-8-1-6.-HÁBITO DE LAS ESPECIES:

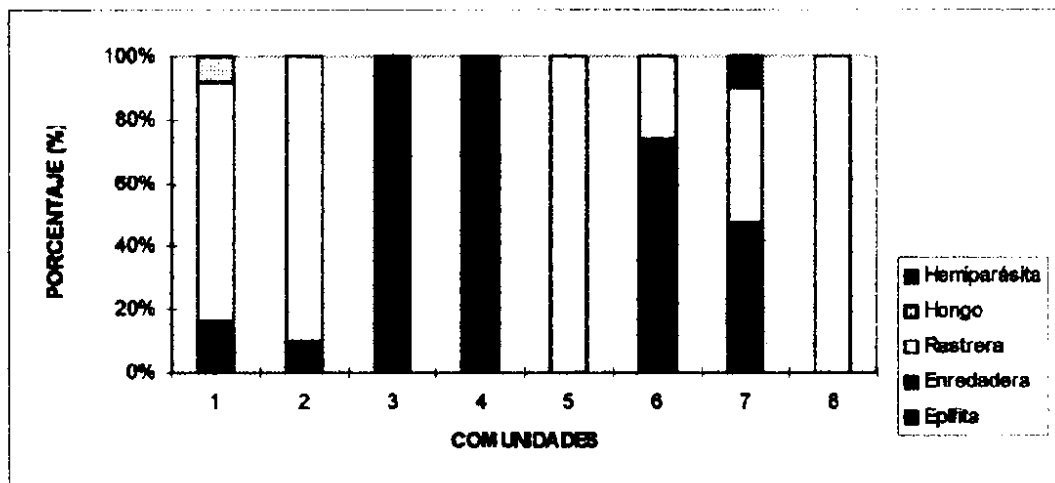


Fig. 44.- Espectro de los Tipos de Hábitos en especies de las 8 comunidades

Para este análisis fueron considerados 5 tipos de especies (hemiparásitas, no vasculares- hongos- , epífitas, rastreras y enredaderas) que resultaron propios y muy característicos de los diferentes ambientes del valle (Fig.44).

*.- A través de los espectros vemos un notable aumento de los tipos de hábito hacia las partes altas del gradiente donde la humedad presente puede ser captada desde los

horizontes superficiales del suelo (rastreras y enredaderas), como también de los niveles superiores (enredaderas y epífitas). En general los espectros de estas comunidades indican una notable dominancia de las formas rastreras, las cuales se encuentran beneficiadas por la presencia de microsítios favorables que mantienen la humedad superficial por un tiempo más prolongado. Para las comunidades N ° 3, 4 y 6 de fondo de valle, se observa una notable predominio de las formas epífitas que interceptan parte del agua de lluvia pero además, debido a la altura sobre el suelo donde se encuentran, su principal fuente de humedad corresponde a la neblina que se forma en horas de la mañana.

*.- De esta manera vemos que se presentan dos estrategias bien marcadas para captar la humedad la que se encuentra en distintos niveles y disponible a partir de diferentes fuentes (lluvias o neblinas): una correspondiente a las formas rastreras y enredaderas que captan la humedad superficial retenida principalmente en los microsítios y que proviene del agua de lluvia; la otra, de las formas epífitas que se ubican a cierto nivel sobre el suelo, sobre arbustos preferentemente perennes, deciduos o siempreverdes, especializándose en tomar la humedad que llega por las neblinas.

*.- Dos formas de vida que resultaron interesantes incluir en este análisis fueron las relacionadas a las formas no vasculares (hongos) y vasculares hemiparásitas. Estas se encuentran preferentemente en las partes altas del gradiente como es el caso de la comunidad N ° 1 en la cual encontramos el hongo *Tulostoma* sp, perteneciente al grupo de los gasteromicetes que incluye los llamado "bejines" pedunculados, los cuales poseen basiocarpus muy pequeños y epigeos. A este hongo se lo encontró creciendo sobre la arena entre las rocas (Fig.45).

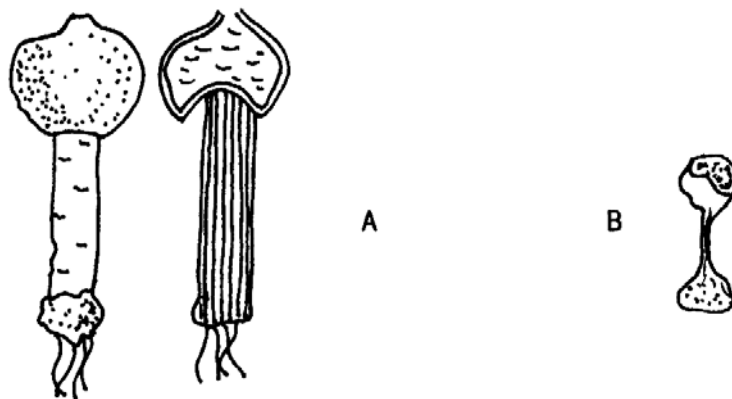


Fig.45.- Basidiocarpo de *Tulostoma* sp

A.- Hábito y corte longitudinal de basiocarpo joven. B.- Basiocarpo en su tamaño real (Det. por Lic. Adriana Hladki)

La forma vascular hemiparásita se presentó en la comunidad N° 7, corresponde a la especie *Phoradendron liga* del grupo de las "ligas" la que representa una forma perennifolia que emite únicamente haustorios sobre su huésped. En este caso la liga se encontró parasitando un grupo muy compacto de *Prosopis torquata*.

5-8-1-7.- SISTEMA RADICAL

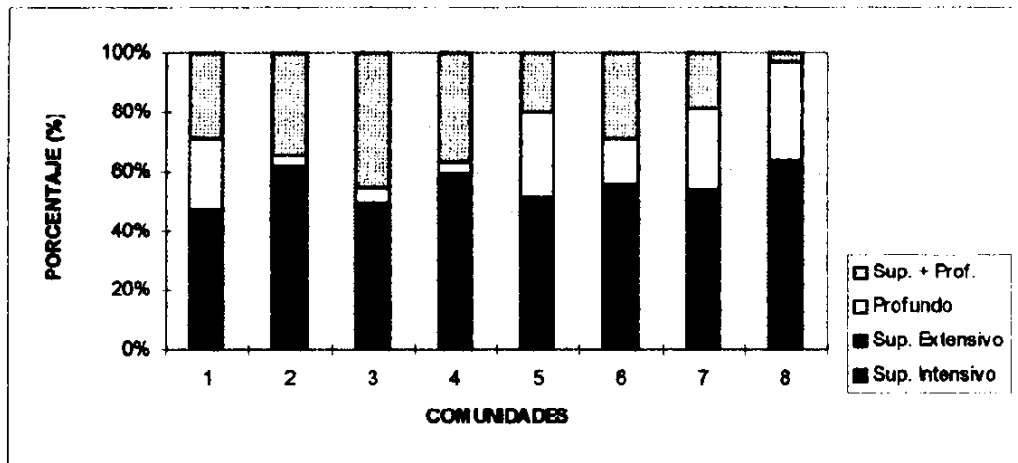


Fig. 46.- Espectro de los Sistemas Radicales en las 8 comunidades.-

El balance hídrico de las plantas de ambientes áridos es controlado por dos procesos importantes el de transpiración que relaciona a la planta con el medio aéreo, cumpliéndose principalmente a través de las hojas, y la absorción que conecta a la planta con el suelo y cuya función cumplen las raíces. Así se observa gran correspondencia entre el desarrollo y la estructura de estos órganos cuyas tendencias se presentan con íntima coevolución (Orians & Solbrig, 1977). Las principales adaptaciones de las raíces se relacionan a la posición que éstas toman en los perfiles del suelo y la biomasa que desarrollan para captar el agua disponible, la que depende de la textura y composición química de los suelos.

*.- Así observamos en los 8 espectros resultantes (Fig.46) que, correlacionados con los horizontes de humedad superficial presentes en las partes altas del gradiente, se desarrollan mayor variedad de sistemas radicales, dominando los que se ubican en las capas superiores del suelo como lo son el sistema radical superficial intensivo y el extensivo (Fotografía N° 7), característicos de las formas efímeras, anuales y suculentas. Los suelos de estos sitios, preferentemente rocosos, permiten mayor infiltración particularmente durante las fuertes lluvias de verano, por lo cual la mayoría de las especies deben desarrollar un sistema radical que capte rápidamente la humedad superficial contenida principalmente en los micrositos determinados por la alta pedregosidad. Es notable el número de geófitas con bulbos en los primeros 10 cm del suelo, que acumulan agua, carbono y nutrientes. Los sistemas radicales profundos también presentan porcentajes considerables en estas comunidades de altura, estos se caracterizan por el desarrollo de un eje principal, resistente, con escasas ramificaciones laterales. Este tipo de raíz presenta una longitud entre 30 y 70 cm donde el eje principal puede ser totalmente perpendicular a la superficie o bien presentar esa disposición en los primeros 20 cm para luego orientarse lateralmente, posiblemente en respuesta a la humedad. Finalmente la presencia de los sistemas radicales superficial + profundos en este ambiente (Fotografía 8), corresponde en su mayoría a elementos florísticos ajenos que se mezclan con las especies del Monte, tal el caso de *Fabiana punensis* un representante de la Puna que se encuentra en la transición del Monte y la Prepuna, en la comunidad N° 8. El sistema radical de esta especie es muy potente y supera el metro de profundidad penetrando a través de las piedras, lo cual dificulta la observación de su disposición espacial. Entre las especies del Monte que completan los porcentajes para este tipo de sistema radical en las partes altas tenemos a: *Bulnesia schickendantzii*, *Plectrocarpa rouguesii* y *Cassia rigida*.

*.- En las partes bajas del fondo de valle, donde los suelos son preferentemente de textura fina, se produce una rápida saturación de las capas superiores por el agua de lluvia



202

Fotografía 7.- *Junellia bisulcata* : sistema radical superficial intensivo.



Fotografía 8.- *Larrea divaricata* : sistema radical superficial + profundo.

y la que llega por escorrentía de las partes altas. Aquí la percolación es muy lenta perdiéndose la mayor parte del agua por evaporación. La textura fina del suelo a la vez presenta un efecto negativo por la baja disponibilidad de oxígeno en la rizosfera, que afecta la toma de nutrientes y agua por parte de las raíces.

*.- Por estas razones es que dos tipos sistemas radicales son los más adecuados para este ambiente : el *superficial extensivo* adaptado a captar rápidamente el agua superficial desarrollando numerosos ejes radicales en todas direcciones, llegando a superar el metro de longitud. Un ejemplo es el sistema radical de *Opuntia sulphurea*, especie suculenta que crece preferentemente en los espacios desnudos entre los arbustos y cuyas raíces se alejan varios metros de la planta. El otro sistema radical importante es el *superficial + profundo*, de arbustos longevos como *Larrea cuneifolia*, *Plectrocarpa rouguesii*, *Zuccagnia punctata* y *Bulnesia schickendantzii*, que capta el agua contenida en las capas superiores y también la que penetró a horizontes más profundo por percolación, llegando a veces hasta el nivel de las napas freáticas . Así se desarrollan raíces muy extensas superficiales y profundas llegando a tener en los dos sentidos más de 2 metros de largo lo que les permite explorar un volumen grande del suelo (Stanley *et al*, 1989).

*.- El sistema radical superficial intensivo, correspondiente a efímeras y anuales de ciclo largo, presenta un comportamiento muy controlado por los aportes del agua de lluvia o de escorrentía por lo que su presencia en los espectros es marcadamente estacional.

*.- El desarrollo del sistema radical profundo se presenta en estos sectores muy limitado dada la textura fina del suelo que determina horizontes no aptos por estrés hídrico, por salinidad o por falta de oxígeno. En general corresponden a las gruesas raíces reservantes de las cactáceas cilíndricas como *Acanthocalycium thionanthum* y *Gymnocalycium spegazzini* las que para los ambientes de altura con mayor humedad superficial presentan un comportamiento diferente desarrollando un sistema radical superficial extensivo (Morello, 1958).

5.9.- ANÁLISIS DE LOS EVENTOS FENOLOGICOS DURANTE LA ESTACIÓN FAVORABLE

Las fluctuaciones estacionales de los eventos biológicos relacionados con el crecimiento vegetativo y reproductivo presentan en los desiertos un indudable control ambiental, sin embargo, están dirigidos fundamentalmente por pulsos que llegan desde afuera. El tiempo e intensidad de las variables meteorológicas pueden ser impredecibles de una estación a otra en estas regiones, pero cuando se identifica la influencia directa de esos disparos ambientales, pueden establecerse y caracterizarse muchos parámetros biológicos (Beatley, 1974). Así, la fenología de las plantas en las zonas áridas está determinada principalmente por la disponibilidad de agua que marca pulsos sincrónicos o asincrónicos en el desarrollo de las estructuras vegetales a lo largo de cada ciclo anual. Esos aportes de agua a partir de las lluvias pueden ocurrir bajo regímenes bimodales o unimodales en los cuales se registran cantidades críticas de lluvia que determinan el disparo de la actividad fenológica en cada sitio. La habilidad fenológica de la vegetación de los semidesiertos ha sido ampliamente tratada en varios estudios realizados principalmente en ambientes con un régimen bimodal de precipitaciones, como los estudios de Shreve (1951) para el desierto de Sonoran, Chihuahua y Gran Cuenca; Elheringer (1980), Solbrig & Orians (1977), entre otros, para el desierto de Sonoran, Beatley (1974) para el desierto de Mojave, en América del Norte. Morello (1958) realizó un estudio amplio sobre la vegetación del Monte en América del Sur, donde caracteriza la fenodinámica marcadamente unimodal de esa vegetación.

En relación a esta última área, el Monte, emprendimos un estudio más detallado de las manifestaciones fenológicas en relación a los aportes de agua en la estación lluviosa (verano), la cual abarca de 3 a 4 meses según el año, constituyendo las máximas precipitaciones registradas en el ciclo anual (160-180 mm), para de este modo poder interpretar la forma en que

la vegetación de éstos ambientes se prepara para afrontar la etapa de escasez de lluvias y de sequía, que cubre los 8 ó 9 meses restantes.

El estudio fenológico emprendido en la zona del Valle de Santa María, abarcó los meses de enero, febrero, marzo y abril del año 1996, el desplazamiento de la estación favorable fue ocasionado por la prolongada sequía invernal que se registró en el año 1995. Los momentos fenológicos relacionados con las estructuras vegetativas (hoja) como reproductivas (flor y fruto), fueron registrados independientemente para lograr una clara definición en la dinámica de cada comunidad, Tablas 18, 19, 20 y 21 (Anexo).

Dos grupos fenológicos se presentan en relación a las 8 comunidades estudiadas, observándose nuevamente marcadas diferencias entre las comunidades de fondo de valle y las de altura, lo cual nos permite hablar de:

El grupo fenológico correspondiente a las formas decíduas y oportunistas

Característico de las comunidades de "laderas" donde se presentan mayores porcentajes de brotes y hojas jóvenes. Los diagramas marcan picos pronunciados para el mes de enero, momento del disparo vegetativo para las formas efímeras y anuales que dominan estos ambientes, activando de este modo sus bancos de semillas transientes así como el despliegue de las yemas foliares en las especies decíduas y también en algunas perennes. Este pico en la producción de estructuras foliares al comienzo de la estación lluviosa (Fotografía N° 9), marca el inicio en la actividad fotosintética, la cual decrece luego paulatinamente a medida que avanza el verano y disminuyen las lluvias. Para los meses de marzo y abril los porcentajes de brotes y



206

Fotografía 9.- Comunidad N° 5 *Flourensia fiebrigii*-*Larrea divaricata*
Fenofases de brotes y hojas jóvenes en *Flourensia fiebrigii*,
febrero 1996.



Fotografía 10.- Comunidad N° 5 *Flourensia fiebrigii*-*Larrea divaricata*
Fenofase de hojas senescentes y semillas dispersas,
abril 1996.

hojas jóvenes han disminuido notablemente, por el contrario, las hojas adultas y senescentes muestran valores altos, entre 60 y 70 %, lo cual indica que gran parte de la biomasa foliar se pierde al finalizar la estación lluviosa. En estos momentos la curva asciende rápidamente tomando mayor participación en la fenodinámica las etapas correspondientes a flor abierta y su transición a fruto. Las fases foliares se presentan con marcada sincronía principalmente entre las anuales y efímeras, las cuales van cediendo poco a poco las reservas energéticas a las siguientes etapas fenológicas de floración y fructificación (Fig. 47).

En relación a la exposición que presentan las comunidades, se observa una brotación más temprana hacia las cumbres del Cajón las que de acuerdo con el análisis ambiental resultarán más secas, lo cual podría indicar que la temperatura y las horas de insolación son factores secundarios importantes en la ocurrencia de procesos biológicos para este ambiente de valle.

En relación a la floración (Fig. 48), se presentan fases superpuestas con predominio de alguna según el mes que se considere (Fotografía N° 11). Una marcada asincronía en la floración traduce una estrategia de las especies que le permite aprovechar al máximo la humedad disponible en estos meses para producir estructuras resistentes (semillas) a la sequía y así asegurar su presencia en la próxima estación favorable. Los porcentajes de floración varían entre 30 y 70 % en las diferentes comunidades de altura. Las fases de fructificación (Fig. 49), ofrecen el mismo patrón asincrónico presentando porcentajes más altos al finalizar la estación lluviosa donde la mayoría de las especies efímeras y anuales han dispersado las semillas producidas, permaneciendo solamente el aparato vegetativo totalmente seco que sostiene a los frutos dehiscentes (Fotografía N° 12).

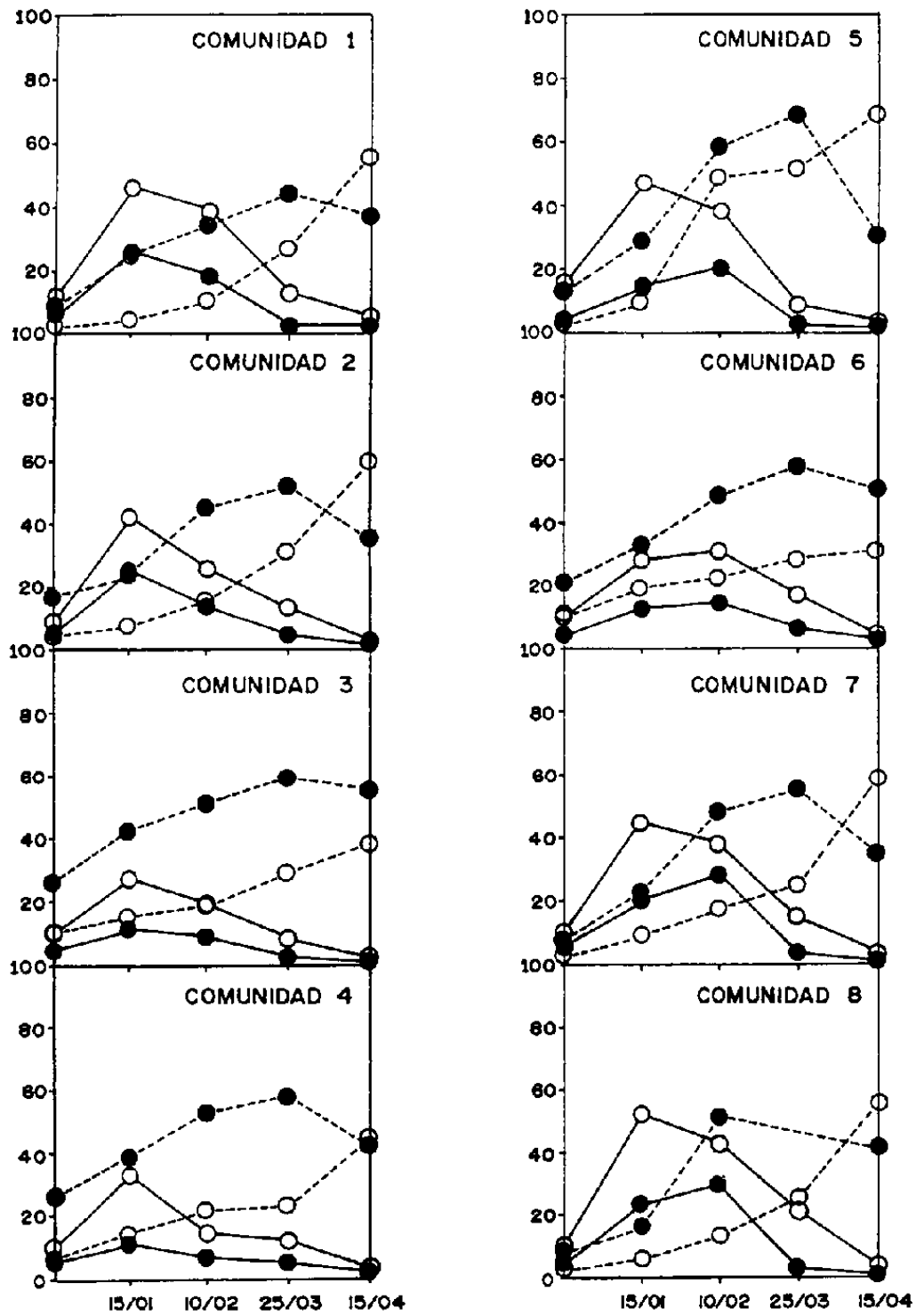


FIG. 47.- FENOLOGÍA FOLIAR. 1996.

- BROTOS
- HOJA JOVEN
- -●- - HOJA ADULTA
- -○- - HOJA SENESCENTE

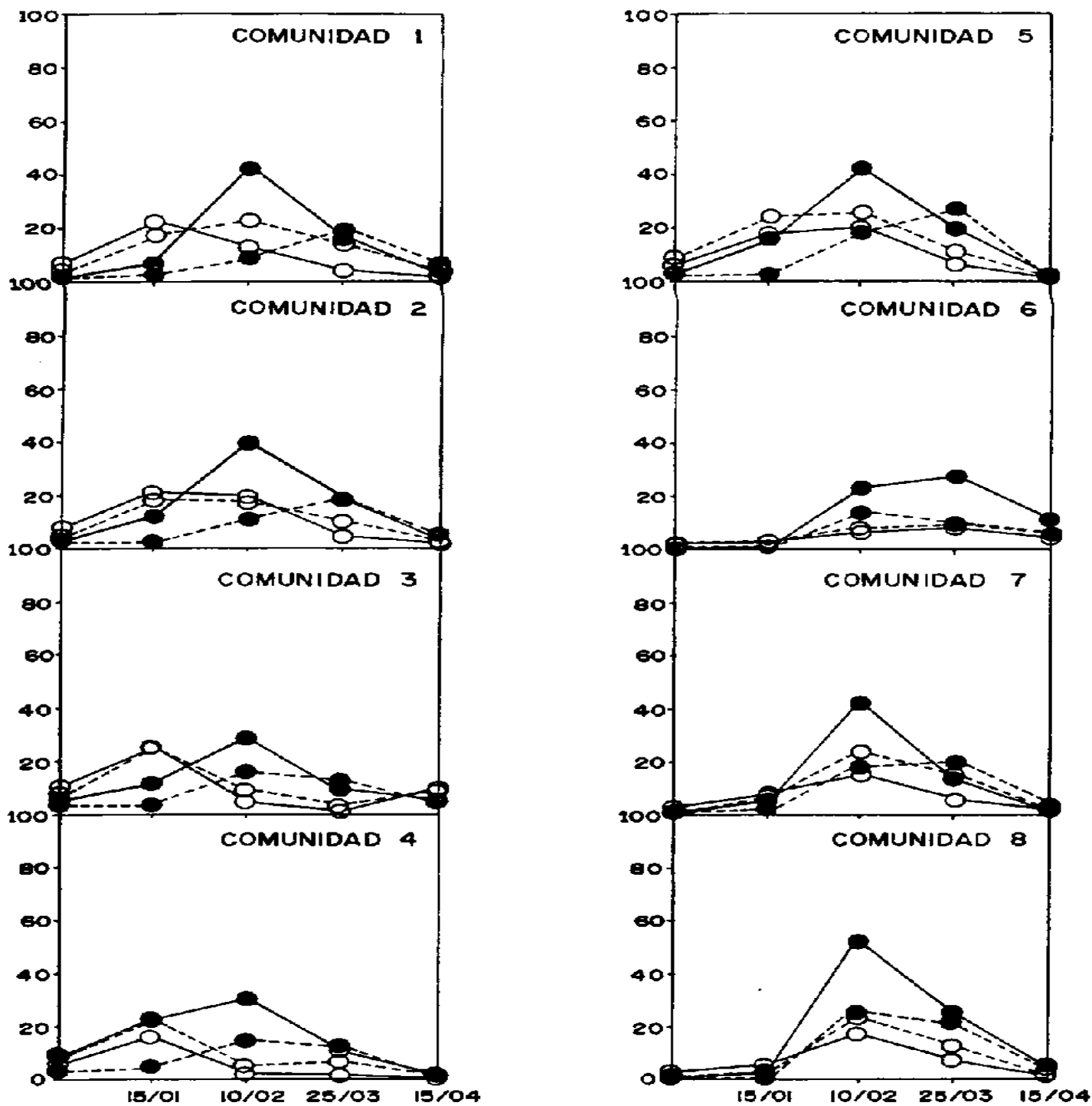


FIG. 48.- FENOLOGIA FLORAL. 1996.

- PIMPOLLO VISIBLE
- - -○- - - AGRANDAMIENTO DE PIMPOLLO
- FLOR
- - -●- - - FLOR PASADA

Para las formas perennes, deciduas o siempreverdes que crecen en estos ambientes, las fases fenológicas presentan un comportamiento similar al descrito, pero con ciertas diferencias temporales, principalmente relacionadas con la producción de brotes y hojas jóvenes, etapas estas que continuaban activas, aunque con porcentajes muy bajos, al finalizar la estación lluviosa. Para las formas perennes resulta más importante acumular energía a partir de la actividad fotosintética para mantener cierta biomasa aérea (tallos) y subterránea (bulbos y rizomas) en la época seca, puesto que esas representan las estructuras a partir de las cuales estas especies se hacen presentes en la próxima estación favorable.

El grupo fenológico correspondiente a las formas siempreverdes.

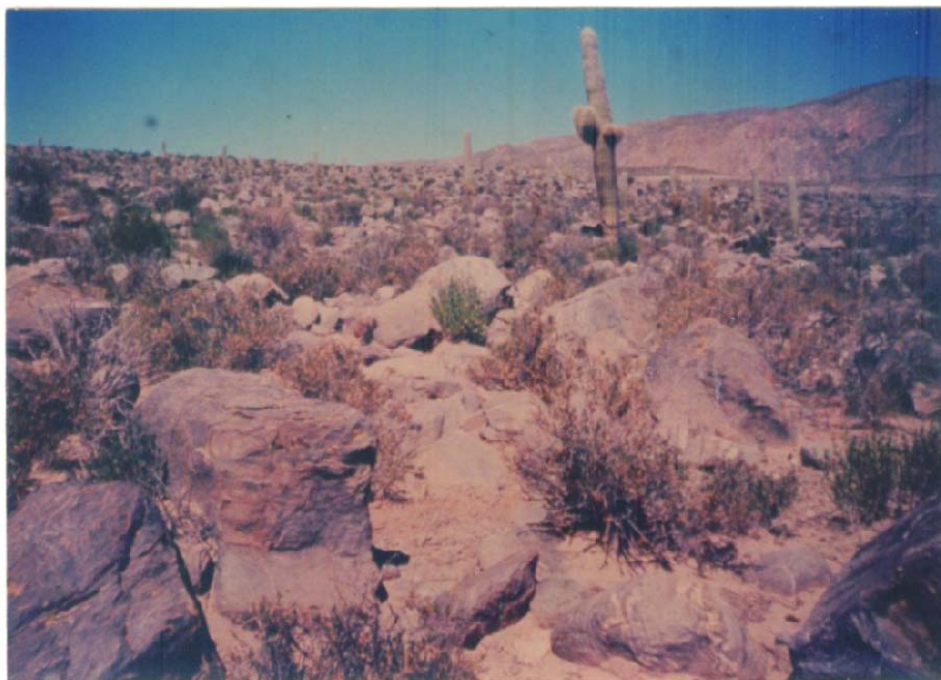
A este grupo corresponden las especies que crecen en el fondo de valle, formas siempreverdes en las cuales las fases de brotes y hojas jóvenes presentan porcentajes mucho más bajos que las especies de las comunidades de altura. Esos porcentajes, comprendidos entre 10 a 20 % para brotes y 10 a 30 % para hojas jóvenes, no alcanzan un pico en el diagrama sino más bien un suave aumento en los primeros meses lluviosos lo que indica que la formación de estructuras foliares se ha venido produciendo desde meses anteriores; estas dos fases foliares continúan con porcentajes bajos pero relativamente constantes en los meses restantes.

En este grupo fenológico la condición de hojas adultas toma mayor importancia, su representación gráfica muestra una marcada tendencia a aumentar a partir del mes de enero, llegando aproximadamente al 60% en marzo, para presentar un suave descenso en el mes de abril. Así las plantas comienzan la estación de sequía con una importante biomasa foliar lo cual les permite mantener un metabolismo activo en los momentos más críticos donde el contenido hídrico impone situaciones de fuerte estrés. A pesar de la persistencia del follaje en las especies



211

Fotografía 11.- Comunidad N° 8 *Justicia tweediana-Flourensia fiebrigii-Trichocereus pasacana* : fenofase de floración (*Flourensia fiebrigii*), enero 1996.



Fotografía 12.- Comunidad N° 8 *Justicia tweediana-Flourensia fiebrigii-Trichocereus pasacana* : fenofase de hojas adultas-senescentes y comienzo de la fructificación, marzo 1996.

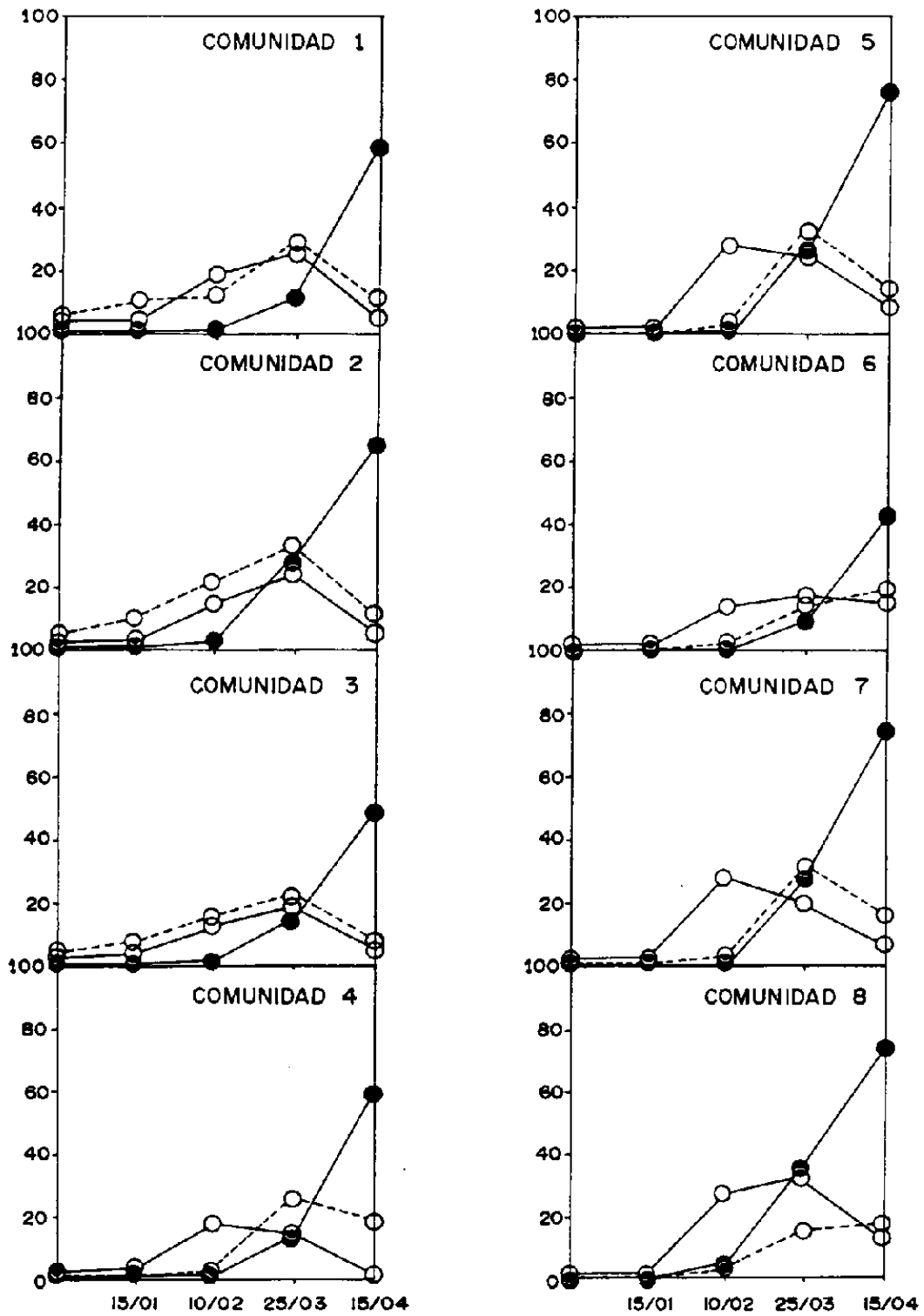


FIG. 49.- FENOLOGÍA DEL FRUTO. 1996.

- FRUTO VERDE
- - -○- - FRUTO MADURO
- FRUTO DISPERSO

de estos ambientes, hay un recambio foliar que se acentúa durante la estación lluviosa cuando las nuevas hojas reemplazan a las provenientes de ciclos anteriores. Se presenta así una curva que asciende hasta aproximadamente 30% de hojas senescentes al finalizar la estación lluviosa, tomándose relativamente constante a partir de esos meses lo que indica una mayor estabilidad foliar cuando el contenido hídrico es menor (Fig. 47).

En lo relacionado con las fases de floración, presentan un comportamiento diferente al de las decíduas con una marcada sincronía en las etapas lo que permitió un seguimiento de la ola de floración a través de los meses lluviosos. En todas las comunidades de fondo de valle se presenta una marcada similitud en el tiempo de la floración, sin embargo, la comunidad N° 6 ofrece un disparo más tardío lo cual puede deberse a condiciones locales relacionadas a las características topográficas y a la ocurrencia localizada de las lluvias en el valle, dejando sitios más secos (Fig. 48).

Hacia el final de la estación lluviosa, las especies de fondo de valle no presentan una caída brusca en la floración, ésta generalmente continúa con porcentajes bajos, incluso pueden registrarse pequeños picos o floraciones tardías producto de esas lluvias locales a las cuales las formas persistentes pueden reaccionar dada la mayor capacidad energética que presentan en comparación con las decíduas, efímeras y anuales de las partes altas del gradiente.

En relación a las fases de fructificación, el comportamiento es similar al de las formas decíduas, se produce un aumento marcado a fines de la estación lluviosa, la diferencia se encuentra en los porcentajes que presenta cada grupo fenológico, así para las especies persistentes la formación de frutos no supera los 40 % en el mes de abril por lo que la estrategia de perdurar en forma de semillas durante la fase de sequía no representa la forma más frecuente en las especies que crecen en los sitios más secos (Fig. 49).

Una manifestación fenológica importante para las comunidades fue el registro de las espigas en las gramíneas. Las comunidades de fondo de valle resultaron ser las más pobres en gramíneas pero generalmente con especies perennes como *Pappophorum caespitosum* y *Aristida adscensionis*, mientras que la mayor diversidad se presentó hacia las comunidades de altura, las más húmedas, donde se encontró porcentajes más altos de floración en gramíneas de ciclo anual como *Munroa andina*, *Bouteloua aristidoides*, *Cottea papophoroides* y *Microcloa indica* (Fig. 50)

Herbivoría:

Las 8 comunidades presentaron las mismas tendencias en las condiciones de herbivoría (Fig. 51) Tablas 18, 19, 20 y 21 (Anexo). El mes de marzo fue el que concentró mayores porcentajes de consumo por herbívoros lo que se encuentra correlacionado con la mayor oferta de hojas adultas y flores abiertas, estados que resultarían más atractivos y palatables, mientras que las primeras etapas presentan en todos los casos porcentajes bajos de herbivoría. Relacionado a esto (Grubb, 1992) indica que en los brotes y hojas jóvenes de especies que crecen en ambientes áridos, se concentran compuestos generalmente tóxicos para los vertebrados herbívoros.

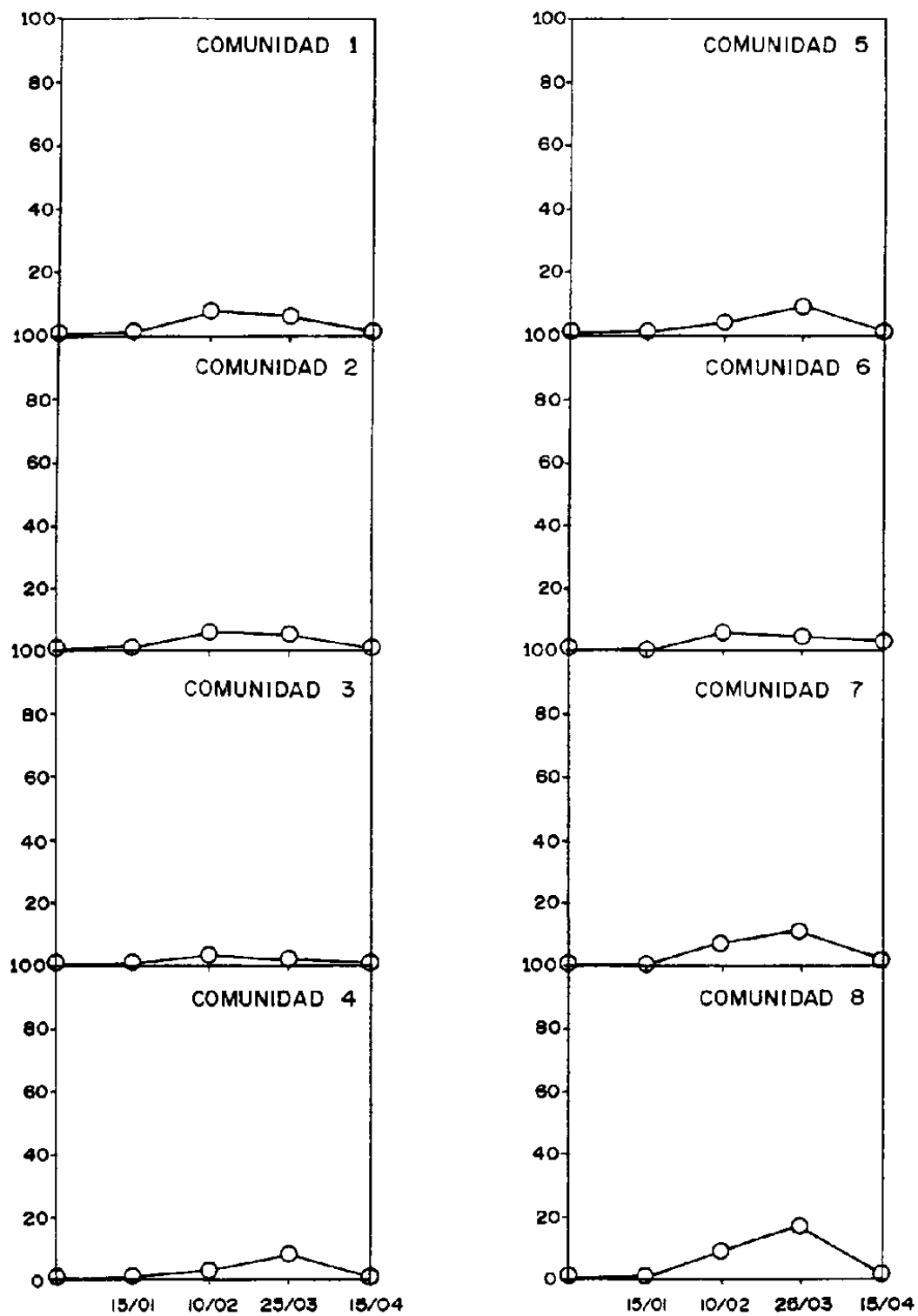


FIG. 50.- FENOLOGÍA FLORAL. 1996.

—○— ESPIGA.

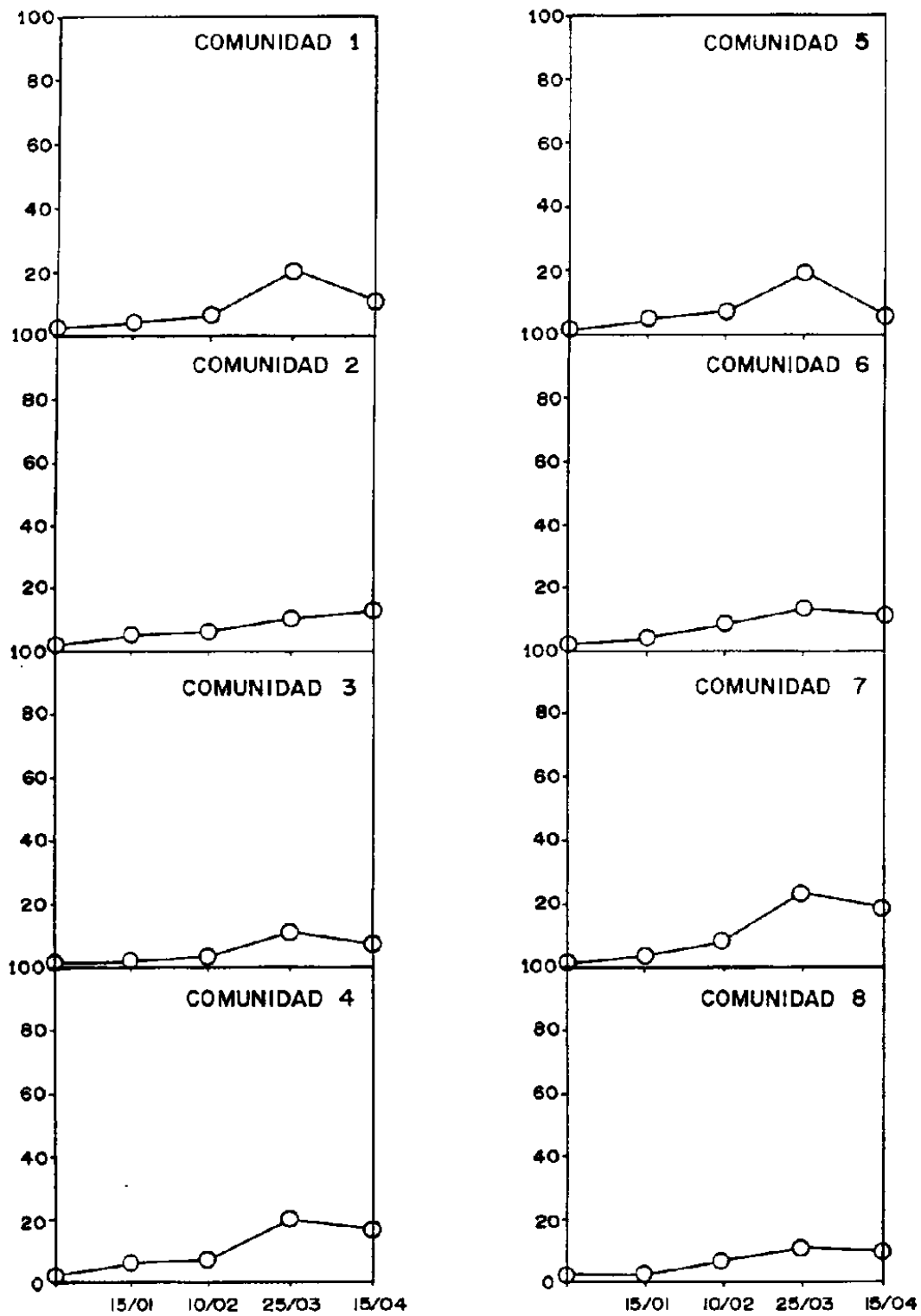


FIG. 51.- FENOLOGÍA FOLIAR. 1996.

—○— HERBIVORÍA.

La diferencia entre las comunidades se encuentra en la clase de defensas que las especies desarrollan ante el consumo y el tipo de herbívoros. En las comunidades de altura estructuras como espinas, aguijones, bordes aserrados de las hojas representan defensas contra herbívoros, principalmente invertebrados, cuya acción se encuentra muy dirigida por las formas y relieves del recurso (hoja, flor, tallo), también se presentan sustancias químicas como alcaloides, oxalatos de calcio y secreciones de distinto tipo, que son sintetizadas continuamente. En las comunidades de fondo de valle en cambio, donde son más importantes los herbívoros vertebrados, se presentan defensas de tipo químicas, como resinas, aceites, que protegen principalmente los brotes y hojas jóvenes. Este tipo de defensas caracterizadas por su lenta sintetización, ocurren preferentemente en especies de vida longeva (Grubb, 1992), como las que forman los arbustales de fondo de valle.

5-10.- CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS - ADAPTACIONES

Con el objeto de complementar el estudio de los síndromes adaptativos presentes en los diferentes ambientes del valle, se analizaron las características anatómicas de las 13 especies consideradas en las mediciones del potencial hídrico foliar. De este modo se logró una mayor comprensión de las relaciones de las especies en el ordenamiento resultante .

En los cuadros N° 6, 7, 8, 9 y 10 sintetizamos las características anatómicas relacionadas con los : tipos de mesófilo, sistema vascular y epidermis. A partir de estas se analizaron diferentes condiciones de las especies, en relación al ambiente semidesértico estudiado.

5-10-1.- CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS

MESÓFILO:

- Isofacial o con marcadas tendencias a isofacial, muy compacto y vascularizado.
- Tejido en empalizada continuo, presente en ambas superficies y en los bordes de la lámina foliar dando la apariencia de un tejido concéntrico, lo cual activa a toda la superficie de la hoja a captar la radiación solar y por lo tanto fotosintetizar (Fotografía N° 13).

CUADRO 7.- CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS DE LAS 13 ESPECIES ESTUDIADAS

	VISTA PARADERMAL	VISTA TRANSVERSAL				
ESPECIE	EPIDERMIS	EPIDERMIS	MESÓFILO	TEJIDO VASCULAR	NERVIO MEDIO	VIA FOTOSINTÉTICA
<p>Larrea cuneifolia Fam. Zygophyllaceae Follaje Persistente</p>	<p>Células epidérmicas poliédricas de contorno un poco ondulados y engrosados. Cutícula no muy engrosada. Alta densidad estomática en ambas caras. disposición de los estomas en todos los sentidos. Alta densidad de pelos. Todas las células epidérmicas en relación a estomas o pelos.</p>	<p>Formada por células más o menos isodiamétricas en ambas caras, de paredes delgadas. Estomas sobresalientes en ambas superficies. de estructura compacta con cámara subestomática muy reducida. Pelos con célula basal que penetra hasta debajo de las células epidérmicas relacionadas con las células de la empalizada</p>	<p>Isofacial, compacto 2 a 3 estratos de células cortas y anchas hacia ambas caras. Parénquima esponjoso de 1 a 2 corridas de células más pequeñas en el centro</p>	<p>Muy abundante con haces colaterales rodeados por una vaina parenquimática sin extensiones epidérmicas. Muy comunicado lateralmente a modo de cordón central. Haces mayores con un casquete en forma de arco que rodea al floema.</p>	<p>Marcado hacia ambas caras. Formado por un anillo de xilema rodeado por uno de floema, rodeándolo una vaina vascular parenquimática de 1 corrida de células sin extensiones epidérmicas.</p>	<p>Estructura anatómica correspondiente a la vía fotosintética C3.</p>
<p>Bulnesia Schickendatzii Fam. Zygophyllaceae Follaje Deciduo</p>	<p>Epidérmis adaxial con células polimórficas de paredes onduladas y delgadas y dispuestas en varios sentidos, alta densidad estomática. Epidérmis abaxial con células polimórficas un poco más pequeñas que las adaxiales, de paredes también onduladas. Pelos unicelulares en contacto con la empalizada, más abundantes hacia los bordes del foliolo.</p>	<p>Células epidérmicas de corte rectangular para ambas superficies. Estomas al nivel de las células epidérmicas. Cutícula no muy engrosada.</p>	<p>Aproximadamente isofacial, compacto. Tejido en empalizada con escasa diferencias en las dos caras, células con paredes onduladas. Parénquima esponjoso en el centro con 2 estratos de células alargadas con el eje mayor perpendicular a la superficie de la hoja</p>	<p>Abundante y comunicado lateralmente. Haces colaterales de diferentes formas, rodeando al floema hay un casquete de fibras. Vaina vascular parenquimática de 1 corrida de células sin extensiones epidérmicas.</p>	<p>No diferenciado</p>	<p>Estructura anatómica correspondientes a la vía fotosintética C3</p>

CUADRO 8.- (Cont.) CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS DE LAS 13 ESPECIES ESTUDIADAS

ESPECIES	VISTA PARADERMAL		VISTA TRANSVERSAL			
	EPIDERMIS	EPIDERMIS corte transversal	MESÓFILO	SISTEMA VASCULAR	NERVIO MEDIO	VIA FOTOSINTÉTICA
<p><i>Plectrocarpa rougessii</i> Fam. Zygophyllaceae Follaje Deciduo</p>	Células epidérmicas poliédricas con paredes anticlinales algo onduladas.	Células epidérmicas en corte rectangular, con pared externa bien engrosadas. Estomas en ambas superficies al nivel de las células epidérmicas. Pelos unicelulares con la base en contacto con las células de la empalizada, presentes en ambas superficies.	Isofacial, compacto con 2 estratos de células en la cara adaxial y 3 en la abaxial. Células de paredes onduladas. Parénquima esponjoso de 2 ó 3 estratos de células más o menos isodiamétricas.	Muy abundante con 3 haces mayores que llevan un casquete grueso de fibras hacia la cara abaxial. Unidos lateralmente a modo de un cordón. Vaina vascular parenquimática de 1 corrida de células, sin extensiones epidérmicas.	No diferenciado	Estructura anatómica correspondiente a la vía fotosintética C3
<p><i>Zuccagnia punctata</i> Fam. Fabaceae Follaje Persistente</p>	Células epidérmicas poliédricas en ambas caras, paredes anticlinales engrosadas y poco onduladas.	Los contornos con hendiduras (criptas) en ambas caras. Células epidérmicas en corte rectangular, cutícula bien desarrollada. Estomas en ambas caras a nivel de las células epidérmicas. Pelos pluricelulares secretores, en el interior de las criptas, conectado a la epidérmis. Pelos unicelulares en el borde del folíolo.	Isofacial, compacto empalizada con 1 a 2 estratos de células, la primera más larga rodea toda la lámina del folíolo. Marcada tendencia a un tejido concéntrico. Células de paredes un poco onduladas. Tejido esponjoso escaso, laxo, formado por células más o menos lobuladas.	Abundante. Haces colaterales pequeños unidos lateralmente formando un cordón central. Vaina parenquimática de 1 corrida de células sin extensiones epidérmicas.	Nervio medio con 1 haz colateral con grueso casquete de fibras hacia la cara abaxial. Vaina parenquimática de 1 estrato de células.	Estructura anatómica correspondiente a la vía fotosintética C3.
<p><i>Lycium chilense</i> Fam. Solanaceae Follaje Deciduo</p>		Células epidérmicas en corte rectangular, grandes de paredes delgadas. Cutícula con estrias. Pelos glandulares en ambas caras unidos a las células epidérmicas, con un pie y una cabezuela unicelular. Célula epidérmica de donde sale el pelo más grande y de paredes delgadas.	Isofacial, homogéneo con escasa diferenciación entre tejido en empalizada y esponjoso por lo que se asemeja a una hoja bifacial.	Haces pequeños rodeados de una vaina parenquimática de 1 estrato de células. Algunos haces unidos lateralmente.	No diferenciado	Estructura anatómica correspondiente a la vía fotosintética C3

CUADRO 9 .-(Cont.) CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS DE LAS 13 ESPECIES ESTUDIADAS

VISTA PARADERMAL		VISTA TRANSVERSAL				
ESPECIES	EPIDERMIS	EPIDERMIS	MESOFILO	TEJIDO VASCULAR	NERVIO MEDIO	VIA FOTOSINTÉTICA
<p><i>Larrea divaricata</i></p> <p>Fam. Zygophyllaceae</p> <p>Follaje Persistente</p>		<p>Células de corte isodiamétrico, con cutícula gruesa. Estomas en las dos caras y sobresalientes a las células epidérmicas. Cavidad subestomática notable. Pelos que no se conectan con la empalizada</p>	<p>Isocéfalo muy compacto. Parenquima empalizada de 4 estratos de células en ambas caras. La empalizada de la cara adaxial más larga y más angosta, la de la cara abaxial más corta y ancha. Parenquima esponjoso de 1 u 2 estratos. Células del mesófilo con corpusculos de diferentes formas y con drusas.</p>	<p>Abundante unido lateralmente. Haces pequeños y más grandes que llevan casquetes de fibras hacia la cara abaxial. Todos rodeados por una vaina parenquimática de 1 estrato de células sin extensiones epidérmicas. Haces pequeños poseen escleridas isodiamétricas que pueden ser subterminales o terminales.</p>	<p>Presenta 4 nervaduras más o menos grandes con el xilema hacia la cara adaxial, floema hacia la abaxial que lleva un casquete de fibras en el extremo (floema colenquimatoso). Con escleridas.</p>	<p>Estructura anatómica correspondiente a la vía fotosintética C3.</p>
<p><i>Gochmatia glutinosa</i></p> <p>Fam. Asteraceae</p> <p>Follaje Deciduo</p>		<p>Células epidérmicas pequeñas con cutícula gruesa, estomas en las dos superficies un poco sobresalientes. Pelos glandulares en las dos superficies.</p>	<p>Mesófilo indiferenciado, compacto, la primera capa de células un poco más alargadas del resto</p>	<p>Abundante, conectado lateralmente. Haces pequeños y más grandes rodeados por una vaina vascular parenquimática de 1 corrida de células sin extensiones epidérmicas. Algunos haces con casquete de fibras hacia ambas superficies. Poco tejido xilemático en todos los haces.</p>	<p>Poco prominente hacia la superficie abaxial. Sin interrupciones del mesófilo. Haz en forma de abanico con xilema y floema, casquete de fibras hacia ambas superficies.</p>	<p>Estructura anatómica correspondiente a la vía fotosintética C3.</p>
<p><i>Flourensia fiebrigii</i></p> <p>Fam. Asteraceae</p> <p>Follaje Deciduo</p>	<p>Células poliédricas de 4 a 7 caras en ambas superficies, de paredes algo onduladas. Pelos en ambas caras glandulosos y no glandulosos, pluricelulares, cortos.</p>	<p>Células epidérmicas en corte rectangular, cutícula engrosada. Estomas al nivel de las células epidérmicas en ambas caras. Pelos glandulares con un pie unicelular y una cabezuela pluricelular. Pelos sobre las nervaduras.</p>	<p>Isolateral, tejido en empalizada rodea a toda la lámina de la hoja. Marcada tendencia a concéntrica. Parenquima esponjoso en el centro, angosto de 2 a 3 estratos de células. Con depósitos secretores de origen esquizógenos por estar rodeados de 1 u 2 estratos de células epiteliales y siempre asociados a los haces vasculares.</p>	<p>Muy abundante. Con haces pequeños y haces mayores, los pequeños rodeados por una vaina vascular parenquimática de 1 corrida de células sin extensiones epidérmicas. Haces grandes formados por un haz colateral con casquete de fibras hacia ambas superficies. Rodeándolo una vaina parenquimática con extensiones epidérmicas generalmente hacia la cara abaxial.</p>	<p>Posee un haz vascular colateral rodeado de una vaina de fibras y con parenquima de relleno. En este caso se interrumpe el mesófilo.</p>	<p>Estructura anatómica correspondiente a la vía fotosintética C3.</p>

CUADRO 10.- (Cont.) CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS DE LAS 13 ESPECIES ESTUDIADAS

VISTA PARADERMAL.		VISTA TRANSVERSAL.				
ESPECIES	EPIDERMIS	EPIDERMIS	MESOFILO	TEJIDO VASCULAR	NERVIO MEDIO	VIA FOTOSINTETICA
<p><i>Eupatorium patens</i></p> <p>Fam. Asteraceae</p> <p>Hojas Deciduo</p>	<p>Células epidérmicas de la cara adaxial polidricas de 4 a 8 caras con paredes anticlinales algo onduladas. Células de la cara abaxial polidricas pero de paredes anticlinales onduladas. Pelos glandulosos. Estrias cuticulares perpendiculares a las células oclusivas. Mayor densidad estomática y de pelos en la cara abaxial.</p>	<p>Células epidérmicas en corte rectangular, con cuticula engrosada. Estomas en ambas superficies y al nivel de las células epidérmicas. Cuidad subestomática notable. Pelos glandulares en ambas caras, en una hendidura con la base en contacto con las empalizada en la cara adaxial y con las células subepidérmicas en la cara abaxial. Poseen un pie unicelular y una cabezuela globosa. Mas pelos secretores hacia las cara abaxial.</p>	<p>Por la forma de la hoja, curvada hacia arriba, se presenta un mesofilo entre bifacial en la lámula de la hoja a isofacial cerca del nervio medio y en los bordes de la hoja donde presenta tendencia a concéntrico. El tejido en empalizada con 2 a 3 estratos de células poco diferenciadas desde la capa interna a la externa, más cloroplastos hacia la cara adaxial. Con cavidad subestomática notable. Parenquima esponjoso con células poco diferenciadas de las de empalizada, muy compacto con cavidad subestomática también notable</p>	<p>Abundante con haces de dos tamaños y conectados lateralmente. Los haces llevan la superficie adaxial, sobre el xilema, canales secretores esquizógenos, a veces hacia la superficie abaxial. Vaina vascular de 1 estrato de células sin prolongaciones epidérmicas. La vaina vascular no encierra al canal secretor. Estos siempre hacia la cara adaxial</p>	<p>Poco prominente hacia la superficie abaxial, sin interrupciones del mesofilo. Con canales secretores hacia ambas superficies. Vaina vascular de 1 estrato de células que llega hasta la base de los canales secretores, sin prolongaciones epidérmicas. Sobre el nervio medio se presentan enaciones (elevaciones de la epidérmis) hacia la cara adaxial y también pelos</p>	<p>Estructura anatómica correspondiente a la vía fotosintética C3.</p>
<p><i>Cassia rigida</i></p> <p>Fam. Fabaceae</p> <p>Forma Afila</p>	<p>Células epidérmicas con paredes anticlinales engrosadas y en las paredes periclinales con engrosamientos como refuerzos con redes o estrias en varios sentidos a manera de un retículo en la cara periclinal. En cada división de ese retículo hay cristaloides. Estomas de mayor tamaño que los de las células epidérmicas</p>	<p>Células epidérmicas con paredes bien engrosadas y estomas al nivel de las células epidérmicas.</p>	<p>Tejidos del Tallo : Empalizada de 3 a 4 estratos de células, las externas cortas y laxas y las internas largas, angostas y más compactas. Periciclo con 1 capa de células de forma ondulada presentando en las ondas estrias de fibras de paredes engrosadas. Hacia el interior 3 estratos de células parenquimáticas grandes, angulosas y polidricas, luego la endodermis que separa la corteza del anillo vascular. Médula compacta, heterogénea con Células de paredes delgadas y cristales prismáticos</p>	<p>Anillo vascular con floema hacia afuera y xilema hacia adentro, atravesados por haces vasculares angostos. Entre los radios se ubican haces vasculares formados por vasos angostos en el centro del parénquima xilemático, hacia afuera y dentro del anillo agrupaciones de fibras de paredes muy engrosadas.</p>		

CUADRO 11 .- (Cont.) CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS DE LAS 13 ESPECIES ESTUDIADAS

ESPECIE	VISTA PARADERMAL		VISTA TRANSVERSAL			
	EPIDERMIS	EPIDÉRMIS	MESÓFILO	TEJIDO VASCULAR	NERVIO MEDIO	VIA FOTOSINTÉTICA
<p><i>Justicia twoodiana</i> Fam. Acanthaceae Follaje Deciduo</p>	<p>Células epidérmicas poliédricas de 4 u 6 caras con paredes anticlinales onduladas y escasos pelos glandulares hacia la cara adaxial. En la abaxial células epidérmicas un poco más pequeñas que las adaxiales y con abundantes pelos glandulares.</p>	<p>Células epidérmicas de corte rectangular, iguales en ambas epidermis, con paredes externas gruesas y cutícula engrosada en las 2 caras. Estomas en ambas superficies a nivel de las células epidérmicas con cavidad subestomática amplia. En ambas epidermis algunas células se agrandan en forma de vaina ocupando una gran parte de la 1ª corrida de empalizada, en cuyo interior presentan un cristolito estérico. Pelos glandulosos en la cara abaxial en depresiones poco profundas, con un pie de 2 células que penetra hasta la empalizada y una cabezuela de 4 células.</p>	<p>Isoficial no muy compacto, tejido en empalizada de 1 estrato de células hacia la cara adaxial, en la cara abaxial 2 estratos con células de paredes sinuosas, onduladas más cortas y más anchas que las adaxiales. Parenquima esponjoso de 3 estratos de células. 1 a proporción de los tejidos empalizada y esponjosos es la misma 1:3 cada uno.</p>	<p>Con haces mayores y haces menores, los mayores presentan corridas de colénquima hacia la cara adaxial con vaina vascular parenquimática de 1 corrida de células con extensiones epidérmicas que terminan en 1 estrato de colénquima angular, con interrupciones del mesófilo. Haces menores con vaina vascular parenquimática de 1 corrida de células sin extensiones epidérmicas. Los haces vasculares pueden ser de dos formas: en forma de arco o bien uno central y 2 laterales pequeños.</p>	<p>Más pronunciado hacia la cara adaxial con parenquima d relleno y 2 a 3 corridas de colénquima hacia la cara abaxial y hasta 3 a 4 corridas hacia la adaxial, con interrupción del mesófilo.</p>	<p>Estructura anatómica correspondiente a la vía fotosintética C3</p>
<p><i>Cercidium australe</i> Fam. Fabaceae Follaje Deciduo</p>	<p>Células epidérmicas poliédricas, angulosas, y de paredes algo sinuosas. Similares en ambas caras, pelos unicelulares, largos más abundantes en la cara abaxial.</p>	<p>Células epidérmicas más o menos onduladas, un poco convexa en la pared externa. Estomas de tipo ranunculáceos en ambas epidermis.</p>	<p>Isoficial, con tendencia a concéntrico, compacto, con 1 ó 2 estratos de tejido en empalizada. Células cortas. Parenquima esponjoso angosto, compacto, células de paredes poco onduladas, con abundantes drusas</p>	<p>Abundante, conectado lateralmente. Vaina parenquimática sin extensiones epidérmicas</p>	<p>Poco notorio, rodeado por una vaina vascular parenquimática o sin extensiones epidérmicas. En la cara abaxial se presenta una zona de células grandes de paredes delgadas que comunica la epidermis con el haz vascular, interrumpiendo o el tejido del mesófilo.</p>	<p>Estructura anatómica correspondiente a la vía fotosintética C3.</p>
<p><i>Montea aphylla</i> Fam. Scrophulariaceae Forma Arbo</p>		<p>Estomas al nivel de las células epidérmicas</p>	<p>Corteza con células alargadas como una empalizada, con 5 capas. Tejido esponjoso en el interior, anillo de fibras floemáticas, floema y xilema. En el centro la médula con células de paredes gruesas.</p>			

- Células de las capas superiores de la empalizada más largas y con mayor número de cloroplastos por superficie celular lo que indica mayor actividad fotosintética.
- Células del mesófilo con paredes onduladas lo cual aumenta la superficie celular.
- Inclusiones en las células del mesófilo como aceites, oxalatos de calcio y drusas.

TEJIDO VASCULAR:

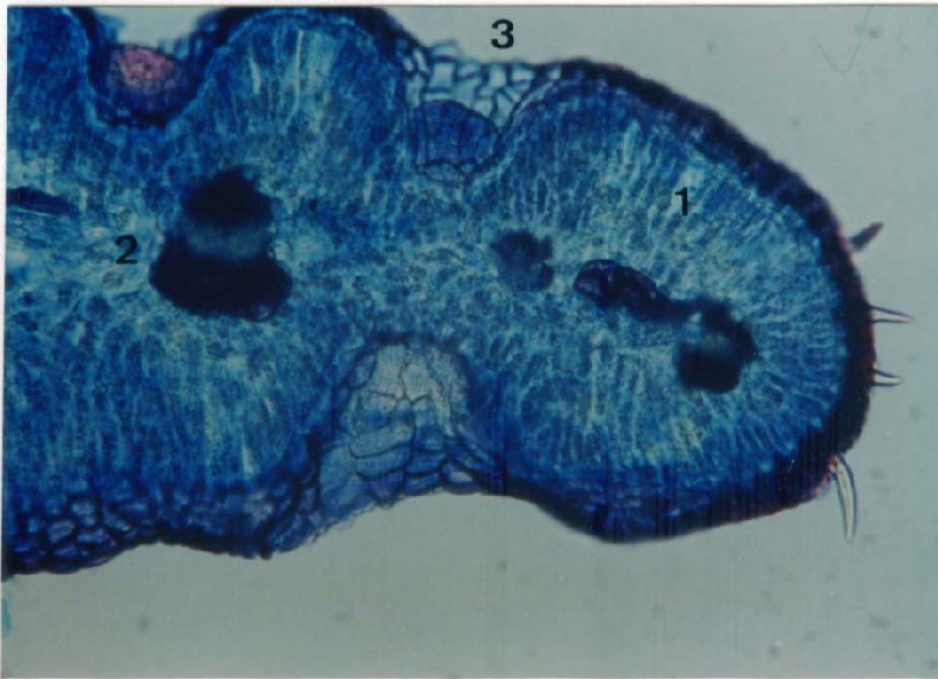
- Abundante, unido lateralmente a modo de un cordón central.
- Haces vasculares con vaina vascular parenquimática, de un estrato de células generalmente sin extensiones epidérmicas.
- La conducción se realiza principalmente por el tejido vascular, sin conducción perpendicular a la lámina foliar a través de las células epidérmicas.
- Presencia de un casquete de fibras rodeando al floema.

NERVIO MEDIO:

- Cuando presente, prominente hacia una o ambas caras, con casquete de fibras y generalmente con interrupciones del mesófilo.

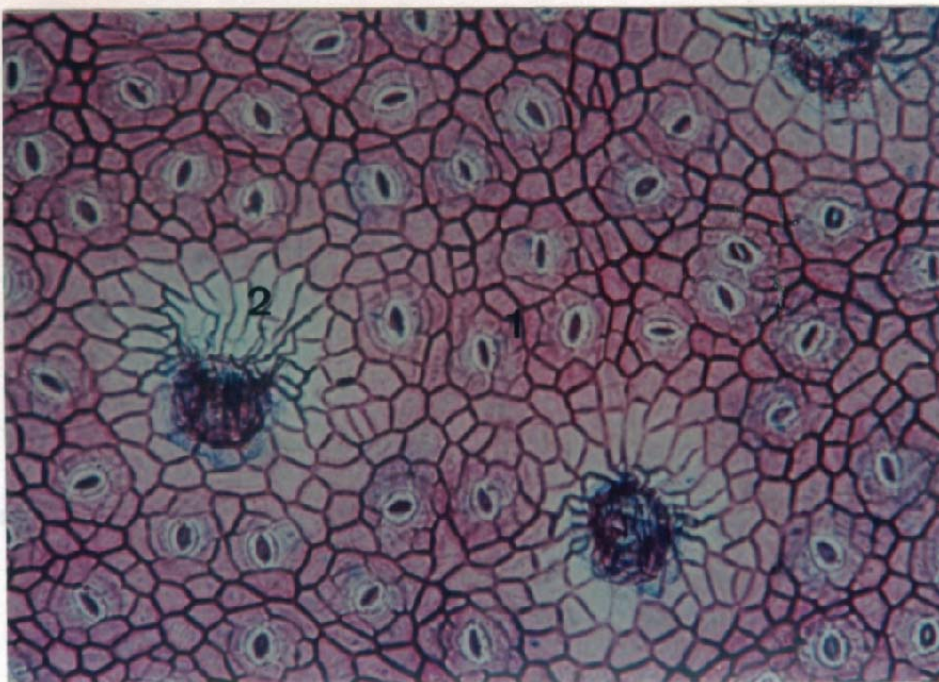
VÍA FOTOSINTÉTICA:

- La estructura anatómica corresponde en todos los casos a la vía fotosintética de las plantas C3.



224

Fotografía 13.- *Zuccagnia punctata*. Corte transversal de folíolo.
 1.- Mesófilo isofacial con tendencia a concéntrico.
 2.- Tejido vascular abundante.
 3.- Pelos secretores contenidos en criptas.



Fotografía 14.- *Zuccagnia punctata*: Vista paradermal de la epidermis. Epidermis similar en ambas caras. Alta densidad estomática.
 1.- Estomas de tipo ranunculáceo, rodeados por 4-6 células epidérmicas.
 2.- Cripta con pelos secretores.

EPIDERMIS:

- Células epidérmicas en sección transversal rectangular, con cutícula gruesa.
- Estomas generalmente en ambas superficies y al nivel de las células epidérmicas.
- Pelos generalmente en ambas epidérmis y de variadas formas: unicelulares, pluricelulares, glandulares, secretores, con la/s células basal en contacto con las células de la empalizada, por lo cual se piensa que cumplen la función de absorber la humedad atmosférica (neblinas) realizando una conducción perpendicular a la superficie foliar.
- En vista paradormal, las células epidérmicas, se presentan poliédricas con 4 a 8 caras y con paredes anticlinales onduladas. Alta densidad estomática (Fotografía N° 14).

5-10-2.-CARACTERÍSTICAS ESPECÍFICAS DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS

ESPECIES DE FOLLAJE PERSISTENTE:

El género *Larrea* , con *L. cuneifolia* y *L. divaricata*, presenta caracteres compartidos, como ser:

- Mesófilo isofacial compacto con tendencia a concéntrico, muy vascularizado.
- Tejido vascular con vaina parenquimática sin extensiones epidérmicas.
- Estomas en ambas caras y sobresalientes a las células epidérmicas (Fotografía N° 15).
- Estípulas con células secretoras de resinas.

También se presentan características propias de cada especie relacionadas posiblemente con las condiciones ambientales en las que crecen. *L. cuneifolia*, propia de los ambientes de fondo de valle donde las condiciones de estrés hídrico son más severas presenta:

- Estomas de estructura compacta y con cavidad subestomática muy reducida.
- Pelos epidérmicos cuyas células basales están en contacto con las células de la empalizada (Fotografía N° 15).
- Nervio medio marcado hacia ambas epidermis, con xilema rodeado por el floema y sin casquete de fibras.
- Células epidérmicas altamente funcionales, todas relacionadas a pelos o a estomas.

Larrea divaricata, presente en la parte media del gradiente de "bajada" con mejores condiciones de humedad, posee:

- Las bases de los pelos sin contacto con las células del mesófilo.
- Cuatro nervaduras principales con casquete de colenquima y haces menores con esclereidas isodiamétricas.

ESPECIES CON FOLLAJE DECÍDUO:

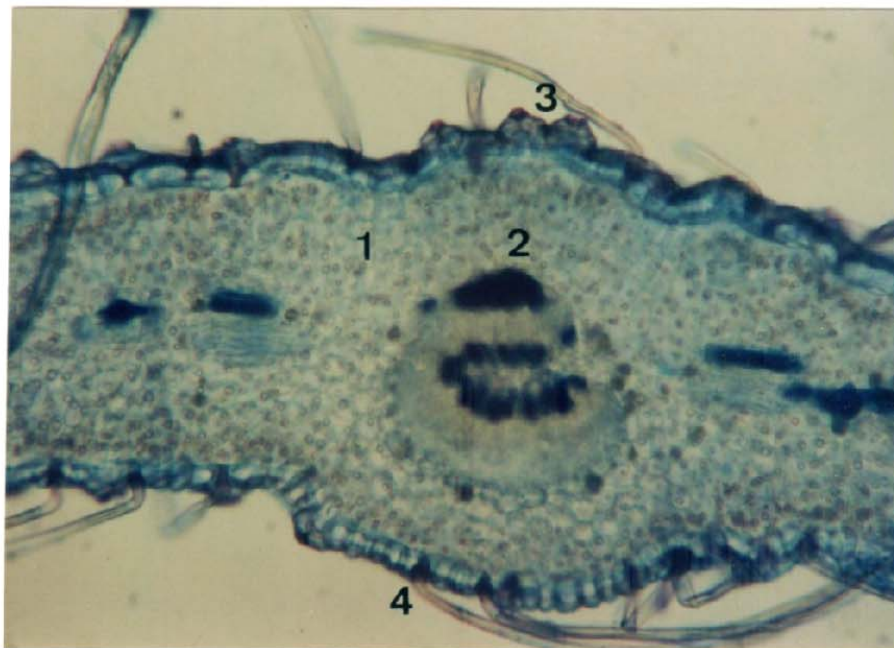
Justicia tweediana (Acanthaceae), especie que crece en las comunidades N ° 7 y 8 en las Cumbres Calchaquies, presenta un sistema vascular compuesto por haces mayores que llevan un estrato de colénquima hacia la cara adaxial y vainas vasculares con

extensiones epidérmicas y haces menores sin colénquima y con vaina vascular sin extensiones epidérmicas. Numerosas células epidérmicas agrandadas hacia el interior con cristales de oxalato de calcio (cistolitos) esféricos. Estomas con cavidad subestomática amplia.

Eupatorium patens (Asteraceae), que crece en las comunidades N° 7 y 8, presenta una lámina foliar cuyos bordes se curvan hacia arriba lo cual determina un mesófilo variado, desde marcadamente isofacial en los bordes de la hoja y cerca del nervio medio, a parcialmente bifacial en el centro de las medias láminas foliares. Esto se explica por la forma de la hoja y por el ángulo de incidencia de los rayos del sol. Las partes más expuestas resultan los bordes y el nervio medio mientras que las medias láminas quedan parcialmente protegidas, así se presentan dos comportamientos bien definidos, el del mesófilo isofacial activo en ambas caras y el bifacial con mayor desarrollo del tejido en empalizada hacia la superficie adaxial. Relacionados con el sistema vascular se encuentran canales secretores esquizógenos.

Cercidium australis (Fabaceae), sus folíolos presentan "pulvínulo motor", lo cual le permite plegarse en los momentos para el funcionamiento de la hoja, como las altas temperaturas del mediodía. De esta manera se reduce el área foliar evitando mayores pérdidas por transpiración, disminuyendo el calentamiento al ubicar los folíolos paralelos a los rayos del sol (Fotografía N° 17).

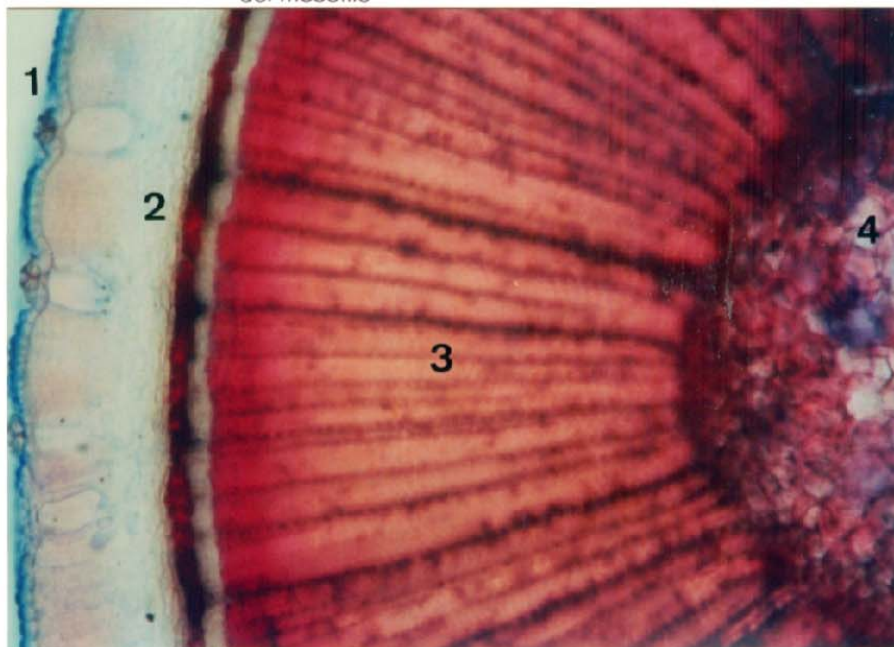
En el mesófilo se destaca además, una zona de células paenquimáticas subestomáticas, que unen la epidermis abaxial con la vaina del nervio medio. Estas células, grandes de paredes delgadas, podrían estar adaptadas a conservar el agua, captándola y conduciéndola hasta el nervio medio a través de un transporte pasivo.



228

Fotografía 15.- *Larrea cuneifolia*: Corte transversal de hoja

- 1.- Mesófilo isofacial compacto.
- 2.- Tejido vascular sin conexiones epidérmicas. Nervio medio.
- 3.- Estomas sobresalientes
- 4.- Bases de los pelos unicelulares en contacto con las células del mesófilo



Fotografía 16.- *Monttea aphylla*: Corte transversal de tallo.

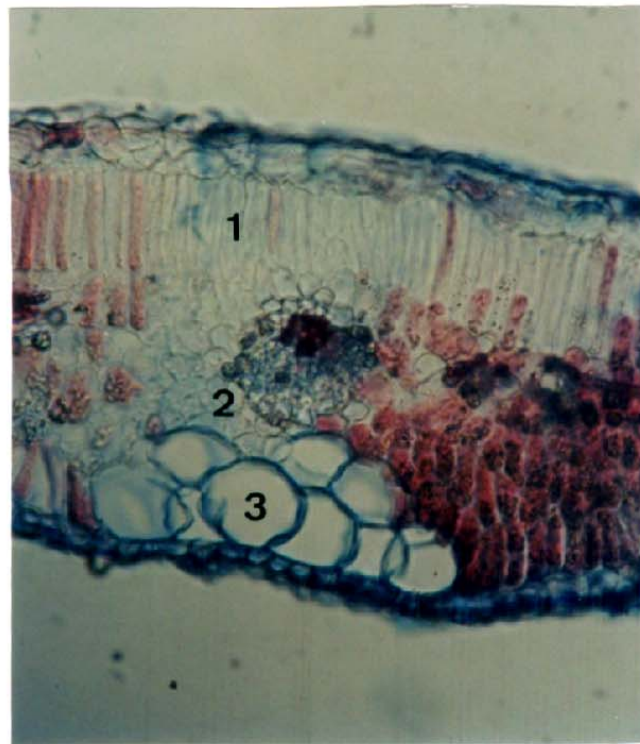
- 1.- Epidérmis (estomas sobresalientes y cámara subestomática notable)
- 2.- Corteza compacta.
- 3.- Radios Vasculares
- 4.- Médula con células de paredes gruesas.

Esta especie se presenta junto con *Cassia rigida* como mejor adaptadas al estrés hídrico en el ambiente del valle estudiado. Esta ventaja podría centrarse en las características descritas para la hoja y en posibles adaptaciones a nivel de peciolo, raquis y tallo.

ESPECIES AFILAS:

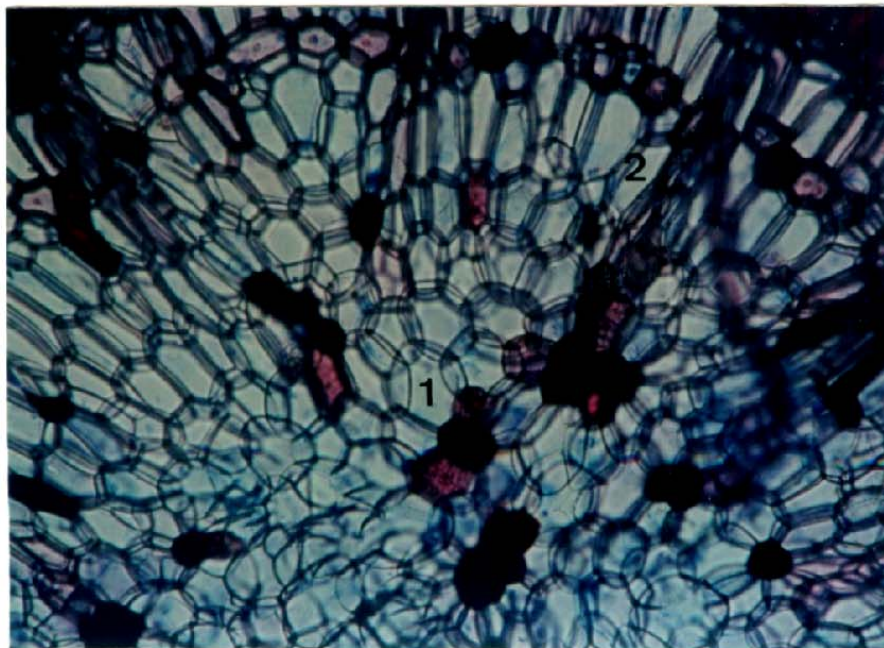
Cassia rigida (Fabaceae), el corte del tallo mostró el desarrollo de una corteza muy reforzada por haces de fibras con paredes engrosadas, un sistema conductor formando un anillo vascular y una zona interior, la médula, muy compacta, con células de paredes delgadas y células diferenciadas que se disponen a modo de guías hacia el interior de la médula. Esta organización en los tejidos del tallo, en especial la médula heterocelular, indica una especialización en conservar el agua y transportarla hacia el interior de la planta. Esto podría explicar el comportamiento de esta especie en el ordenamiento relacionado con los potenciales hídricos, donde junto a *Cercidium australis* forma el grupo de las especies con potenciales menos negativos a pesar de crecer en un suelo cuyo contenido de humedad superficial es menor al de otros sectores del valle (Fotografía N° 18).

Monttea aphylla (Scrophulariaceae), se presentan estructuras especiales como el desarrollo de una cutícula ancha, con canales a la altura de los estomas, tejidos del tallo muy compactos con vasos vasculares pequeños. Médula con células grandes de paredes engrosadas, la que a diferencia de la presente en *Cassia rigida*, no cumpliría la función de conservar agua. Es posible que en esta especie se complementen estrategias para evitar el estrés hídrico y el sobrecalentamiento del tallo (Fotografía N° 16).



230

Fotografía 17.- *Cercidium australis* : Corte de foliolo.
 1.- Mesófilo isofacial compacto.
 2.- Nervio medio rodeado por una vaina
 parenquimática, sin extensiones epidérmicas.
 3.- Cara abaxial: zona de células subestomáticas,
 grandes de paredes delgadas (conservar el agua).



Fotografía 18.- *Cassia rigida* : Corte transversal de tallo.
 1.- Células de la médula, grandes y de paredes delgadas
 (conservar el agua)
 2.- Células guías (canales) hacia el interior de la médula
 (transportar el agua)

5-10-3.- IDENTIFICACIÓN DE ESTRUCTURAS ANATÓMICAS COMO POSIBLES ADAPTACIONES AL AMBIENTE SEMIDESERTICO

Las especies que fueron consideradas en el estudio de sus características anatómicas pertenecen según la clasificación de Kearney & Schantz (1912, citado en Pyykko, 1966) , referida a la forma en que las especies de ambientes áridos reaccionan a la sequía, a la categoría de evasoras a la sequía como: *Justicia tweediana*, *Lycium chilense*, *Gochnatia glutinosa*, *Florensia fiebrigii* y *Eupatorium patens*, y a la categoría de las que toleran la sequía como: *Cassia rigida*, *Plectocarpa rouguesii*, *Bulnesia schickendanzii*, *Zuccagnia punctata*, *Cercidium australis*, *Larrea cuneifolia*, *Larrea divaricata* y *Monttea aphylla*. Para Montford (1918, citado en Pyykko, 1966), estas dos categorías representan las formas Xeromórficas propiamente dichas, las que presentan ciertas características que indican adaptaciones a la aridez, particularmente en la estructura anatómica de las hojas.

Entre las características típicas de muchas xerofitas se encuentran: paredes de las células epidérmicas fuertemente cutinizadas, cutículas anchas, cubierta de ceras o resinas, gran densidad de pelos por unidad de superficie, ubicación de los estomas frecuentemente bajo el nivel de las células epidérmicas, amplio desarrollo del parenquima en empalizada con la pérdida de gran parte del parenquima esponjoso, variadas secreciones y gran desarrollo del tejido mecánico y vascular. Sin embargo, no es posible definir características anatómicas comunes a todo el grupo de las xerofitas, puesto que cada especie tiende a resolver su problema de la economía del agua a través de particulares adaptaciones lo que se relaciona directamente a la capacidad xeroplástica que presentan estas plantas (Pyykko, 1996).

De las estructuras anatómicas identificadas en el estudio fueron seleccionadas, para su interpretación, aquellas que indicaron respuestas específicas a las condiciones ambientales presentes en los distintos sectores del valle:

En relación al Mesófilo:

La condición isofacial, compacta con marcadas tendencias a una disposición concéntrica del tejido parenquimático, el cual representa en todos los casos un parenquima en empalizada.

Autores como Stahl (1983), Heinricher (1884) y Groszlik (1884), citados en Pyykko (1966) y Morello (1955), han relacionado éstas características con la posición vertical que adoptan las hojas con lo que se reduce la transpiración. Actualmente se sabe que la posición vertical de las hojas se relaciona con la capacidad asimiladora de las células, dado que un eje isofacial activo por ambas caras utiliza la energía solar de la mejor forma posible.

Para las especies analizadas, la condición de isolateridad del tejido en empalizada se acentúa hacia los ambientes más secos y por lo tanto más soleados del valle, donde se presenta una marcada tendencia de la empalizada a la disposición concéntrica. Esto aumenta la superficie asimiladora de la hoja puesto que no sólo fotosintetizan las caras adaxiales y abaxiales sino también los bordes de las hojas. Acentuando esas funciones, se presentan células parenquimáticas cuyas paredes son generalmente onduladas lo que también aumenta la capacidad asimiladora al disponer de mayor superficie celular.

En relación al tejido vascular:

Presencia de un tejido vascular abundante unido lateralmente a modo de un cordón central, con vaina vascular parenquimática sin extensiones epidérmicas.

La abundante vascularización de la hoja se relaciona con la reducción de la superficie foliar, lo cual determina células más pequeñas y la presencia de un tejido más compacto. Este abundante tejido vascular además de cumplir la función de conducción confiere sostén y

firmeza a la lámina foliar. La vaina vascular parenquimática sin extensiones epidérmicas indica que no existe un transporte pasivo de agua desde la epidérmis al sistema conductor, mecanismo que evita la pérdida de agua desde las células parenquimáticas a través de la epidérmis.

En relación a la epidérmis

Alta densidad estomática en ambas caras, células epidérmicas generalmente relacionadas con estomas o pelos, de formas poliédricas, con paredes anticlinales onduladas, anchas y de cutícula bien desarrollada.

La forma poliédrica de las células epidérmicas determina numerosas superficies de contacto con 4 a 8 caras, lo que indica una marcada relación y una activa participación de todas las células en las funciones epidérmicas, las que para los ambientes áridos consisten principalmente en evitar las pérdidas de agua de la superficie foliar. La cutícula ancha es considerada una característica xeromorfa distintiva por ser más común en las plantas de ambientes secos, su función particular es la protección contra la transpiración cuticular (Molisch, 1923, Linsbaver, 1930, Stafelt, 1956, Frey-Wyssling & Muhlethaler, 1965), Pisek & Berger (1938) citados en Pyykko,(1966), demostraron que el pasaje de agua desde las células epidérmicas a la atmósfera es mucho más lenta a través de una cutícula ancha que sin ella.

La marcada relación de las células epidérmicas con estomas y pelos, unida a la alta densidad de éstas estructuras epidérmicas en ambas caras, marca una elevada funcionalidad de las células epidérmicas, las que de modo directo participan en el intercambio gaseoso (estomas) como también en la capacidad de reflejar la luz, en las características de la capa límite y en la protección contra los herbívoros, a través de los pelos.

Pelos unicelulares o pluricelulares, con las células basales en contacto con el tejido en empalizada

Esta condición en los pelos epidérmicos se presenta generalmente en las especies de fondo de valle lo cual ha sido interpretado como un medio de absorber agua adicional y transportarla hasta el sistema conductor. Sería una vía alternativa para captar agua de lluvia pero principalmente una adaptación a tomar la humedad aportada por las capas de neblinas presentes en el fondo del valle en las primeras horas de la mañana. Uphof (1962), dio un significado a los pelos de zonas áridas como "órganos para la absorción del agua".

Canales secretores, pelos secretores y presencia de drusas, cristales y otras inclusiones

Depósitos secretores de tipo resinoso se presentan en mesófilo de *Flourensia fiebrigii*, en las estípulas de *Larrea cuneifolia* y *L. divaricata* y pelos secretores en *Zuccagnia punctata*. En el caso de *Eupatorium patens* se combinan canales secretores hacia la cara adaxial con pelos secretores en la abaxial. Pelos glandulosos y cutícula con estrias ocurren en *Lycium chilense* (Fotografía N° 20), mientras que células epidérmicas con cristales de oxalato de calcio (cistolito) se presentan en *Justicia tweediana*. (Fotografía N° 20). Drusas en el mesófilo ocurre en *Larrea cuneifolia*, *L. divaricata* y *Cercidium australis*, y cristales en los engrosamientos de las células epidérmicas de *Cassia rigida*.

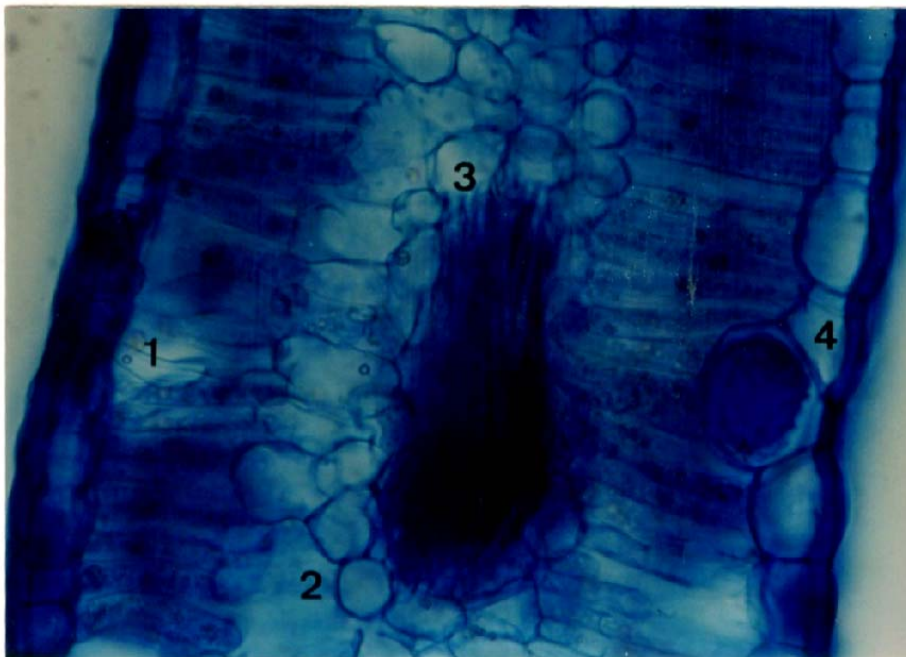
Esta gama de estructuras secretoras e inclusiones en diferentes tejidos de la hoja, indicaría distintos mecanismos contra el ataque de los herbívoros, así, en especies de fondo de valle como *Larrea cuneifolia*, *Zuccagnia punctata*, *Cassia rigida* y *Cercidium australis*, se presentan preferentemente secreciones como resinas o drusas, las cuales han sido identificadas por Grubb (1992) como defensas contra herbívoros vertebrados; en cambio, en las especie de "laderas" como *Justicia tweediana* y *Eupatorium patens*, defensas como cristales de oxalato de calcio o pelos glandulares, tienden a contrarrestar el ataque de los herbívoros invertebrados.



235

Fotografía 19.- *Lycium chilense* : Corte transversal de hoja. Centro de la lámina.

- 1.- Mesófilo compacto con escasa diferenciación entre empalizada y esponjoso.
- 2.- **Haces vasculares unidos lateralmente.**
- 3.- Epidérmis delgada, pelos glándulares en ambas caras con un pié y cabeza unicelular.



Fotografía 20.- *Justicia tweediana* : Corte transversal de hoja. Mesófilo isofacial.

- 1.- Parénquima en empalizada.
- 2.- Parénquima esponjoso.
- 3.- Haces vasculares sin extensiones epidérmicas.
- 4.- Epidérmis: cutícula gruesa, cistolito esférico.

6.- CONCLUSIONES:

.- La aplicación de los modelos de análisis multivariado (*Clasificación y Ordenamiento*) en el estudio de las 8 comunidades vegetales correspondientes al ecosistema del Monte, que fueron seleccionadas *a priori* durante el trabajo de campo, nos permitió afirmar su clara definición en el ambiente del valle, señalando a la vez los gradientes ambientales que mayor peso presentaron en su identificación. De este modo, el análisis de Clasificación, que revela la existencia de entidades discretas, nos presentó a las 8 comunidades claramente diferenciadas y agrupadas de acuerdo a su ubicación en el valle. En el caso del análisis de ordenamiento (ACL), las comunidades fueron identificadas en los planos definidos por los ejes 1:2 y 1:3, el cual a la vez reveló la existencia de un *"gradiente primario altitudinal"* en función al cual las comunidades de fondo de valle se agruparon en el sector izquierdo, las comunidades con altitudes intermedias se presentaron en el centro del plano de ordenamiento, ubicándose en el extremo derecho, y bastante extrema a las anteriores, la comunidad N° 8. Este gradiente altitudinal separó de manera definida a las comunidades de fondo de valle de la comunidad N° 8, la más alta del gradiente, mientras que las comunidades de zonas intermedias se mantuvieron muy relacionadas. A través de los ejes 2 y 3 del ordenamiento, se identificó un *"gradiente secundario de humedad"* en función al cual se ordenaron las comunidades N° 1, 2, 5 y 7 (intermedias del gradiente altitudinal), donde los puntos extremos lo marcaron las comunidades N° 7 (más húmeda) y N° 5 (más seca).

Las correlaciones de Pearson obtenidas para las 60 adaptaciones consideradas, nos revelaron las estrategias adaptativas más afines con los grupos de censos o especies resultantes en el ordenamiento, a través de lo cual se logró definir los patrones adaptativos o "Síndromes Adaptativos" relacionados con las condiciones de déficit hídrico presente en los diferentes ambientes del valle.

De este modo las comunidades de "laderas", presentaron frecuencias mayores de las siguientes adaptaciones:

Formas de vida: caméfito, terófito, hemicriptófito y geófito.

Sistema radiaclal: superficial intensivo, profundo

Longevidad: bianuales, anuales de ciclo largo y efímeras

Variedad de tallos: herbáceo, rastrero-estolonífero, rizoma, tuberculo y bulbo

Persistencia de la hoja: deciduas

Las comunidades de "fondo de valle", de manera opuesta, se correlacionaron con:

Forma de vida: epífitas

Persistencia de la hoja: siempreverde

Sistema radical: superficial + profundo

Características del tallo: retorcidos, ennegrecidos

Longevidad: perennes de más de 10 años

Las adaptaciones correlacionadas con las comunidades de "laderas" se relacionaron estrechamente con el contenido de humedad superficial (marcado por la estacionalidad de las precipitaciones) y con la condición de micrositos, mientras que las adaptaciones más afines con las comunidades de "fondo de valle" indicaron mayor independencia de los aportes estacionales de agua, disponiendo de estructuras capaces de captar humedad de otras fuentes como neblinas (epífita) o napas freáticas (raíces profundas).

De acuerdo a los grupos de adaptaciones resultantes para los diferentes ambientes del valle, se definieron los siguientes "*Síndromes Adaptativos*".

a.- *Síndrome de Escape a la sequía*: presente en las especies de vida efímera que cumplen su ciclo de vida en los meses correspondientes a la estación lluviosa, reduciendo sus órganos permanentes a estructuras resistentes como semillas, bulbos o rizomas. Este síndrome lo presentan las formas de vida efímeras y anuales de ciclo largo que crecen preferentemente en los ambientes microclimáticos favorables de las comunidades de "laderas", o cercanas a los cauces de bajada, o en la base de los arbustos longevos, en las comunidades de "fondo de valle".

b.- *Síndrome de evadir la sequía*: presente en las especies arbustivas, generalmente perennes de menos de 10 años, las cuales pierden sus hojas en la estación desfavorable o de sequía, con lo cual reducen al mínimo las pérdidas transpiratorias y su actividad metabólica. De este modo evaden los efectos negativos impuestos por las condiciones del estrés hídrico. Este síndrome lo presentan los arbustos perennes, decíduos, preferentemente de las comunidades de "laderas", ocurriendo en menor grado en las comunidades de "fondo de valle".

c.- *Síndrome de resistir la sequía*: presente en las especies longevas, arbustivas de más de 10 años, las que mantienen activa gran parte de su biomasa aérea (hojas y tallos fotosintetizadores), bajo condiciones de estricta escasez de agua en los horizontes superficiales del suelo. Para lograr mantenerse en esos ambientes tan estresados por las condiciones de déficit hídrico, las especies desarrollan potenciales hídricos foliares muy negativos, y reducen marcadamente su área foliar específica (AFE). Este síndrome caracteriza a los arbustos siempreverdes típicos de las comunidades de "fondo de valle".

En la caracterización de los 3 síndromes definidos, no se hizo referencia a las formas de vida suculentas, debido a que solo destacamos las adaptaciones más significativas en los diferentes ambientes del valle. Las formas afilas y suculentas (cactáceas), resultaron poco significativas en el análisis, quedando incluidas en el círculo de significancia. Esto nos permite

concluir, que éste tipo de adaptaciones responde de una forma más general a las diferentes situaciones del ambiente semidesértico estudiado, dado su amplio rango de ocurrencia, tanto en comunidades de "fondo de valle" como en las de "laderas".

2.- A partir del cálculo de los Índices de diversidad, equitatividad y similitud para atributos específicos y funcionales, concluimos que:

a.- Las comunidades de "laderas" fueron las más diversas específicamente, como lo indican los valores obtenidos a partir de los índices de Simpson, Shannon y N° de Hill. Esa diversidad específica disminuyó progresivamente hacia las comunidades de fondo de valle, presentándose la comunidad N° 3 como la menos diversa, el extremo opuesto, de mayor diversidad, le corresponde a la comunidad N° 8.

b.- Las comunidades de "laderas" fueron las más diversas funcionalmente de acuerdo al índice de Simpson, el cual presentó la misma tendencia que para la diversidad específica. En el caso del índice de Shannon y N° de Hill, la mayor diversidad funcional la presentó la comunidad N° 6, ubicada en el sector medio-bajo del gradiente de Bajada, un ambiente poco diverso específicamente. Las correlaciones entre los índices de diversidad específica y funcional, señalan como más significativos ($P < 0.05$) los valores obtenidos a partir del índice de Simpson ($r=0.92$) y N_2 ($r=0.90$), lo cual indica mayor diversidad específica y funcional hacia las comunidades de "laderas" y menor hacia las de "fondo de valle".

c.- Las comunidades de "laderas" fueron más equitativas en la distribución de las especies, lo cual indica indirectamente que los recursos favorables para la planta como agua, nutrientes, radiación, etc., también se presentan repartidos del mismo modo. Las comunidades de "fondo de

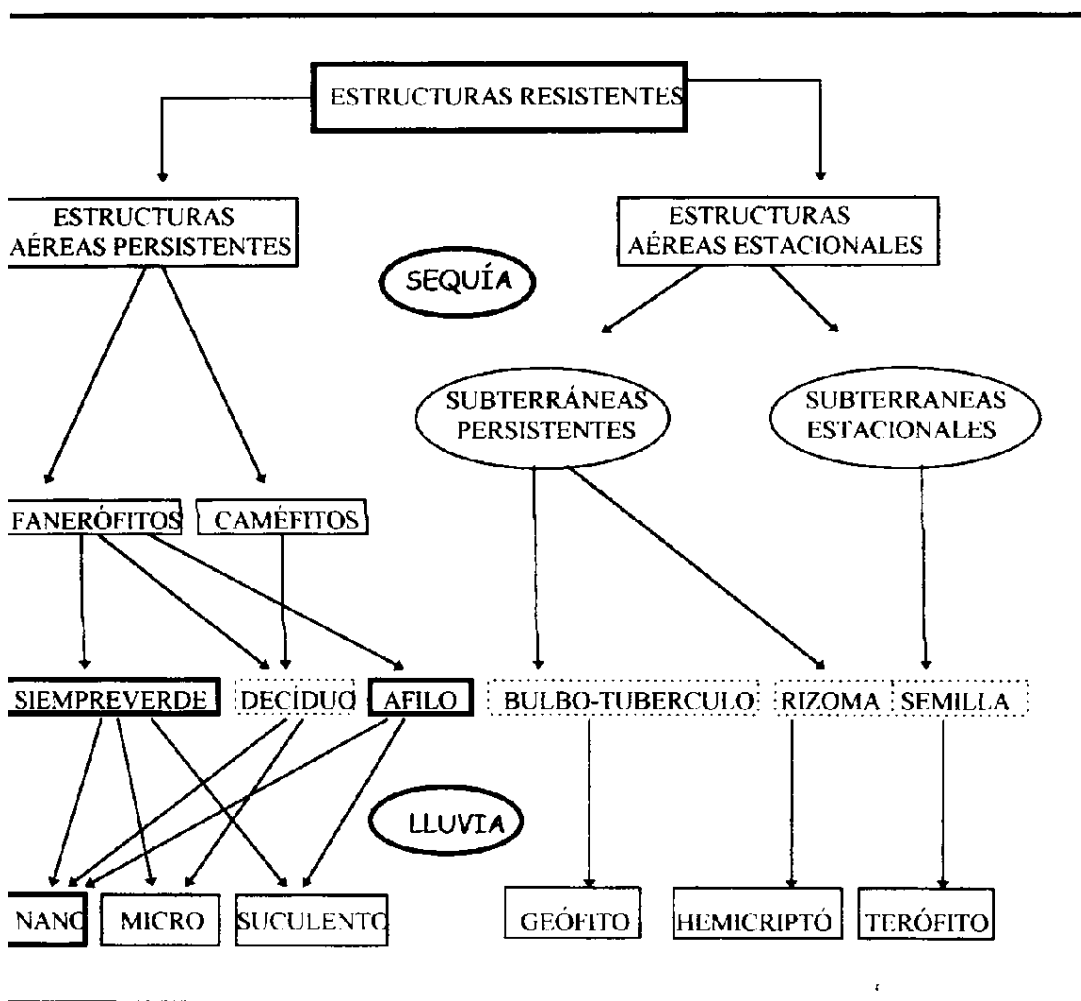
valle" por el contrario, presentaron valores más bajos en los índices de equitatividad lo cual está en relación al ambiente tan extremo y pobre como los presentes en ese sector del valle.

d.- El valor de equitatividad funcional más alto fue para la comunidad N° 6, lo cual nos permite interpretar que para los ambientes del valle con condiciones hídricas no tan favorables, se presentan estrategias funcionales compartidas por la mayoría de las especies, a través de las cuales la comunidad vegetal se ajusta al ambiente en el cual se desarrolla. En el caso de las comunidades de "laderas", los valores de equitatividad oscilaron entre 0.89 y 0.91, lo cual indicaría la presencia de grupos adaptativos relacionados posiblemente a la presencia de micrositios favorables.

e.- Los dendrogramas construidos a partir de las matrices de similitud cualitativa para atributos específicos y funcionales, diferenciaron claramente las comunidades de "fondo de valle" de las de "ladera", manteniendo en ambos casos a la comunidad N° 8 distante del resto. A pesar que los grupos de similitud, específica y funcional, encierran las mismas comunidades, las formas de unión en cada caso indican las relaciones entre las comunidades. Así, entre las comunidades de "ladera" N° 1, 2, 5 y 7, la mayor similitud florística se presenta entre las comunidades N° 1 y N° 2, ambas sobre la Sierras de Quilmes; no sucede lo mismo para la similitud funcional donde la mayor afinidad la presentaron las comunidades N°2 y N° 5, muy distantes una de otra, situadas en diferentes vertientes y bajo distintas exposiciones, la única condición que las relacionaría sería la ubicación altitudinal, posiblemente correspondiente al "cinturón térmico" característico de los ambientes de valle. De este modo se demuestra como comunidades relacionadas florísticamente pueden presentar diferencias en sus síndromes funcionales. Una situación diferente la ofrecen las comunidades de "fondo de valle", donde la similitud florística y funcional se mantiene en las comunidades N° 3 y N° 6. Estas comunidades, distantes 40 km

aproximadamente, se encuentran sobre formas del relieve similares, terrazas y lomadas bajas de origen terciario, lo cual determinaría condiciones ambientales similares y posibles convergencias florísticas y funcionales.

3.- El comportamiento de las especies vegetales en el ecosistema del Monte, relacionados a los periodos de lluvia y de sequía, pueden sintetizarse en el siguiente esquema.



a.- El ecosistema del Monte en área estudiada, caracterizado por un régimen unimodal en las precipitaciones, presenta una vegetación semidesértica que en la etapa de sequía (8 a 9 meses), ofrece un paisaje dominado por las formas fanerófitas (nano, micro, suculentas), las que la estrategia de mantener un follaje siempreverde o bien son afilas, y caméfitas. Las otras formas de vida (geófitos, hemicriptófitos y terófitos) permanecen en estado latente reducidos a estructuras como bulbos-tuberculos, rizomas o semillas. En la estación favorable (verano), un periodo de lluvias que cubre de 3 a 4 meses, se activan las fases importantes en el ciclo de vida de las perennes (foliación, floración y fructificación) siendo para las anuales y efimeras el momento de mayor actividad en el cual deben cumplir su ciclo de vida completo o gran parte de él. Las formas de vida (fanerófitas, caméfitas, geófitas, caméfitas, hemicriptófitas y terófitas) se combinan de acuerdo al ambiente del valle que se considere . Es así como:

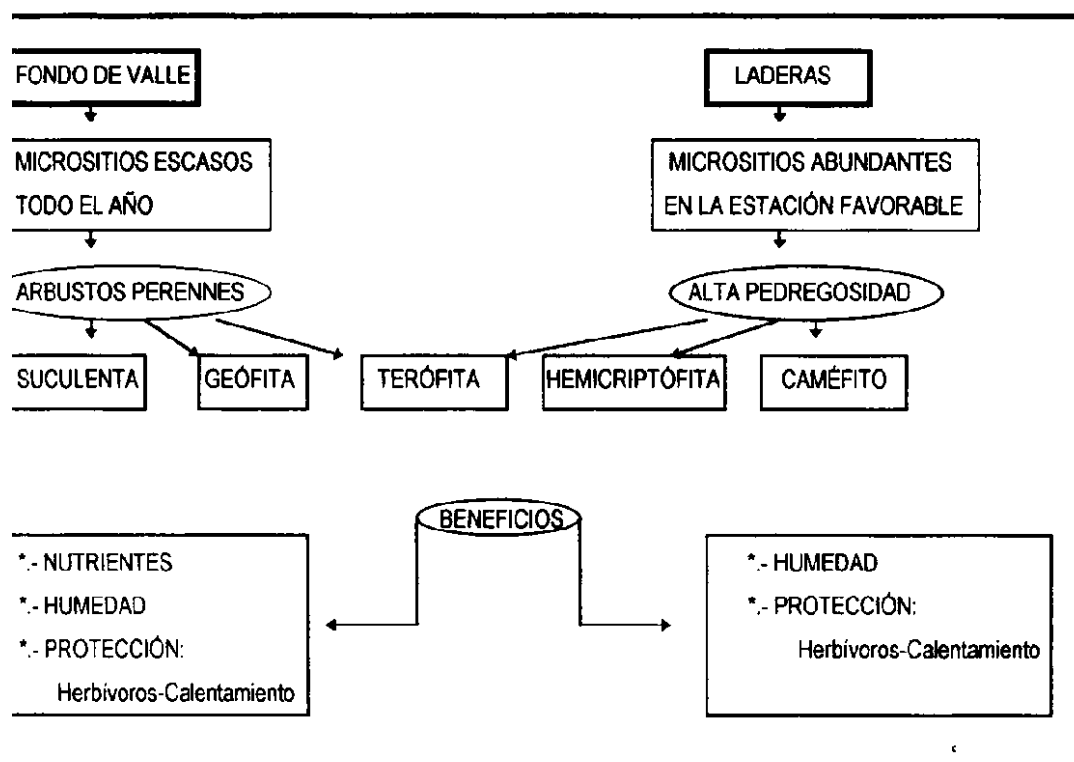
*.- Las comunidades de "laderas" N° 1, 2, 5, 7 y 8; presentaron una distribución más equitativa entre las 7 formas de vida consideradas, dominando en todos los casos los ciclos de vida cortos característicos de las formas oportunistas. La forma asimétrica del valle y la exposición, fueron situaciones determinantes en el comportamiento de estas comunidades, donde las comunidades de las Sierras de Quilmes o El Cajón (N° 1 y 2), de pendientes más cortas y abruptas con exposición Este, presentaron condiciones más secas, lo cual determinó el desarrollo de formas de vida perennes junto a las de ciclo corto en una relación 1:1. En las comunidades N° 5, 7 y 8 de la vertiente opuesta, Cumbres Calchaquíes, donde las condiciones de humedad y micrositos fue mayor, las formas perennes y de ciclos cortos se presentaron bajo una relación 1:2.

*.- En las comunidades de "fondo de valle", caracterizadas por las condiciones más extremas en las relaciones hídricas, ofrecieron pocas combinaciones en las formas de vida, dominando aquellas cuyos ciclos de vida se presentan en patrones extremos como son: perennes

de más de 10 años, preferentemente siempreverdes junto con anuales de ciclo corto y en especial las efímeras.

4.- Para el ambiente semidesértico estudiado, la condición de mayor estrés hídrico característico de las comunidades de "fondo de valle", determinó la mayor ocurrencia de formas de vida arbustivas (nanofanerófito), siempreverdes, que mantienen una biomasa aérea (hojas y tallos) activa durante la estación de sequía. Un comportamiento opuesto al establecido por Raunkiaer para los ecosistemas cuyo factor limitante son las bajas temperaturas, donde las formas protegidas como semillas, bulbos, tuberculos, etc., representan las estructuras que resisten a la estación desfavorable.

5.- La condición de "micrositios" en los ambientes de valle analizados, se presenta en el siguiente esquema:



a.- Para las comunidades de "fondo de valle", la condición de microsítios favorables es escasa relacionándose con la base de los arbustos longevos. Sin embargo, representa una situación relativamente continua a lo largo del año, donde las geófitas, caméfitas, terófitas y suculentas (cactáceas cilíndricas), encuentran refugio contra el ataque de los herbívoros, a la vez de obtener nutrientes a partir de la hojarasca caída del mismo arbusto, la que se acumula por acción de la escorrentía y los que son lavados desde el follaje por acción de las lluvias; algunas encuentran mejores condiciones de humedad y protección contra la insolación.

b.- Para las comunidades de "laderas", la presencia de microsítios favorables es una condición vital para la mayoría de las formas de vida que habitan estos ambientes (terófitos, geófitos, caméfitos y hemicriptófitos). La alta pedregosidad mantiene la humedad en las capas superiores del suelo, por un tiempo más prolongado que el correspondiente al período lluvioso, activando de esta forma las estructuras persistentes que se encontraban en estado latente (bulbos, tubérculos, rizomas y semillas). En estas comunidades, la actividad en los microsítios toma lugar en los períodos lluviosos, que se concentran en el verano, sin embargo, es posible observarlos en invierno como consecuencia de lluvias eventuales. Los beneficios que aportan se relacionan principalmente con la retención de humedad, la protección contra la excesiva insolación y la herbivoría.

6.- La determinación de los potenciales hídricos foliares para 13 especies arbustivas, representativas de las diferentes comunidades estudiadas, nos revelaron un rango de potenciales hídricos que va desde -52 (bares) en especies que crecen en los ambientes más estresados, como es el caso de *Larrea cuneifolia* en la comunidad N°4 y *Plectocarpa rouguesii* en la N°6, hasta aproximadamente -24 (bares) en las especies que crecen en sitios con mejores condiciones de humedad como *Eupatorium patens* en la comunidad N° 7 y *Justicia tweediana* en la comunidad N°8. En el ordenamiento de las especies, resultante de la aplicación del análisis de

componente principales (APC), llama la atención la ubicación de dos especies, *Cercidium australis* (decidua) y *Cassia rigida* (áfila), las que a pesar de crecer en lugares con restricciones hídricas, presentan potenciales hídricos menos negativos. La interpretación de este comportamiento fue posible a través de estudios anatómicos los cuales revelaron importantes adaptaciones en las dos especies mencionadas, como son:

***Cassia rigida*:** los cortes de tallos mostraron el desarrollo de una importante médula constituida por células grandes de paredes delgadas, y células diferenciadas que se disponen a modo de guías hacia el interior de la médula. Esta médula heterocelular indica una marcada especialización en conservar el agua y en transportarla hacia el interior.

***Cercidium australis* :** en corte transversal de folíolo se observa el desarrollo de una tejido compuesto de células grandes de paredes delgadas, el cual conecta la epidermis adaxial del folíolo con la vaina parenquimática del nervio medio. Se piensa que esta zona cumple la función de conservar el agua y de transportarla pasivamente hasta el sistema vascular. Otra importante adaptación a nivel de folíolo es la presencia de un "pulvinulo motor" en la unión de éste con el pecíolo, lo cual le permite plegarse en los momentos más críticos para el funcionamiento general de la hoja. Con este movimiento de los folíolos, la planta logra reducir el área foliar expuesta, disminuyendo la transpiración y evitando el sobrecalentamiento al colocar los folíolos paralelos a los rayos del sol. Es posible que otras adaptaciones importantes se presenten a nivel de tallo y raíces.

7.- Las características xeromórficas quedan claramente definidas en las especies de fondo de valle, donde se presentan mayores condiciones de estrés hídrico, así es posible indicar como respuestas y adaptaciones a esos ambientes a:

anatómicas:

- Mesófilo isofacial con marcada tendencia a ser concéntrico.
- Abundante vascularización sin conexiones epidérmicas.
- Epidermis con gruesa cutícula, estomas generalmente al nivel de la células epidérmicas, excepto en *Larrea cuneifolia*, *Larrea divaricata* y *Monttea aphylla*, donde son sobresalientes.
- Pelos unicelulares, pluricelulares y glandulares.

Area Foliar Específica (AFE):

- Valores de AFE muy bajos producto de áreas foliares (cm) bajas y altos pesos específicos, como en *Larrea cuneifolia* (52 cm²/gr) y *Plectrocarpa rouguesii* (32 cm²/gr) indicando tanto situaciones de xeromorfismo (deficiencia hídrica) como de escleromorfismo oligotrófico.

Potenciales Hídricos Foliares (bares):

- Muy negativos como los presentes en *Larrea cuneifolia* (-33.5 bares a las 7 a.m. y -55.49 bares a las 12 a.m. y 1 p.m.), *Plectrocarpa rouguesii* (-34.25 bares a las 7 a.m. y 46.02 bares a las 12 a.m. y 1 p.m.) y *Monttea aphylla* (-29.5 bares a las 7 a.m. y -48 bares a las 12 a.m. y 1 p.m.). La escasez de humedad en el suelo comienza a manifestarse en el mes de marzo, con potenciales hídricos más negativos.

3.- El análisis de los eventos fenológicos para la estación favorable nos indicó la fenodinámica en los diferentes sectores del valle. Los grupos fenológicos resultantes fueron:

- El grupo fenológico correspondiente a las Formas decíduas y oportunistas característico de las comunidades de "laderas". Definidas por la marcada asincronía de los eventos fenológicos (foliación, floración y fructificación) lo que resultó una consecuencia de las características y duración de los micrositos determinados por la alta pedregosidad. La fenodinámica, en estas comunidades se ajustó estrictamente al periodo de ocurrencia de precipitaciones, ofreciendo un estado de reposo general en la vegetación, al inicio de la fase de sequía (abril).

- El grupo fenológico correspondiente a las formas siempreverdes, característico de las comunidades de "fondo de valle". Los eventos fenológicos se caracterizaron por la marcada sincronía en su ocurrencia, lo cual permitió una identificación más clara de la "ola" fenológica. La fenodinámica en este caso, estuvo relacionada al periodo de lluvias estivales, presentando en algunos casos, manifestaciones fenológicas tardías (comunidad N° 6) , relacionadas a la ocurrencia de lluvias localizadas, comunes en el fondo del valle.

Con el presente estudio de la diversidad específica y funcional , como también de los "síndromes adaptativos" para la vegetación semidesértica del Monte, en el sector de valles intermontanos del noroeste Argentino, se logra una interpretación globalizada de la estructura y funcionamiento de este ecosistema, abriendo la posibilidad de emprender estudios más detallados que permitan incorporar nuevos ambientes y comunidades vegetales correspondientes a los Valles Calchaquicos.

7.-BIBLIOGRAFÍA

- mesto, J. & Rozzi, R. 1989.- Seed dispersal syndrome in the rain forest of Chiloé: evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest. Journal of Biogeography 16(3):219-227.
- Andersen, A. 1995. A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. Journal of Biogeography 22:15-29.
- Ballesteros Morales, M. 1995.- Estructura, biomasa e inventario de nutrientes de la Caatinga Baja Amazónica y su comparación con el Bosque de Tierra Firme (Departamento de Vaupes, Colombia). Tesis de M Sc en Ecología Tropical - CIELAT - Universidad de los Andes. Mérida-Venezuela.
- Barbour, M. & Diaz D. 1973.- Larrea plant communities on Bajada and moisture gradients in the United States and Argentina. Vegetatio 28:335-352.
- Beard, J. 1976.- Australian Desert Plants. En: Goodall, D. Evolution of Desert Biota. University of Texas. Press. USA
- Beatley, J.C. 1974.- Phenological events and their environmental triggers in Mohave Desert ecosystems. Ecology 55:856-863.
- Böhm, W. 1974.- Methods of studying root systems. Ecological Studies.33: Spring
- Bowers, M. D. & Lowe, C. 1986.- Plant-form gradients on Sonoran Desert Bajadas. Oikos 46:284-291.
- 1988.- Plant associations on a Sonoran Desert Bajada: geographical correlates and evolutionary source pools. Vegetatio 74: 107-112.
- Brown, J. 1968.- Desert Biology: Special topics on the physical and biological aspects of arid regions. Vol. 1. Academic Press. New York.
- Cabrera, A. 1971.- Fitogeografía de la República Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica XIV: (1-2) Bs As

Caldwell, M. 1985.- Cold desert. En: Chabot, B.F. & Mooney, H.A. (eds) Physiological Ecology of North American Plant communities. 198-212. New York.

Callaway, R. 1995.- Positive interactions among plants. The Botanical Review 61(4):306-349.

Campbell, B & Grime, P. 1992.- An experimental test of plants strategy theory. Ecology 73(1): 15-29-

Carabias-Lillo, J & Guevara Sada, S. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada, los Tuxtlas, Veracruz. En: Gómez Pompa, A (ed) Regeneración de las selvas altas en Veracruz. México II. De Alhambra, México, SA. De C.V.

C.E.O.T.M.A (Centro de Estudios de Ordenamiento del Terreno y Medio Ambiente) 1991.- Guía para la elaboración de estudios del medio físico: contenido y metodología. Tercera Edición. Ministerio de Obras Públicas y Transporte. Madrid.

Coley, P.D; Bryant J. & Chapin S. 1985.- Resource availability and plant antiherbivore defense. Science 230:895-899.

Cloudsley-Thompson, J. 1964.- The biology of desert plants. En: Brawn, J. (ed). Desert Biology. Cap V. Academic Press. New York.

Ehleringer, J. & Björkman, O 1978.- Pubescence and leaf spectral characteristics in a desert shrub *Encelia farinosa*. Oecologia 36:151-162.

————— & Mooney, H. 1978.- Leaf hairs: effects on physiological activity and adaptative value to a desert shrub. Oecologia 37:183-200.

—————, 1980.- Annuals and perennials of warm deserts. En: Chabot, B. & Mooney, H. (eds) Physiological Ecology of North American Plant communities.162-180. Chapman & Hall, London.

—————, 1983.- Ecology and ecophysiology of leaf pubescence in North American desert plants. En: Rodriguez, E.; P. Healey & Mehta, I. (eds) Biology and Chemistry of Plant Trichomas. University of California. Plerum Press.

—————, 1984.- Intraspecific competitive effects on water relations, growth and reproduction in *Encelia farinosa*. Oecologia 63:153-158.

————— & Cook, S. 1984.- Photosynthesis in *Encelia farinosa* gray in response to decreasing leaf water potential. Plant Physiol 75: 688-693.

- , & Comstock, 1987.- Leaf absorptance and leaf angle: mechanisms for stress avoidance. En: Tenhunen, J. et al. (eds) Plant response to stress. Nato ASI Series - Vol. G15.
- Ernest, K. 1994.- Resistance of creosotebush to Mammalian herbivory: temporal consistency and browsing-induced changes. Ecology 75(6):1684-1692.
- Evenari, M; Shanan, L. & Tadner, N. 1982. The negev: the challenge of a desert. Ed. Harvard University Press. Cambridge
- Ezcurra, E.; Montaña, C. & Arizaga, S. 1991.- Architecture, light interception and distribution of *Larrea* species in the Monte Desert, Argentina. Ecology 72(1):23-34.
- Fariñas, M. 1996. Análisis de la vegetación mediante métodos de ordenamiento. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias. CIELAT. Mérida
- Ferreiro, V. & Mon, R. 1972.- Geomorfología y Tectónica del Valle de Santa María. Acta Geológica Lilloana XII. Fundación Miguel Lillo. 75-85 pp.
- Fischer, R. & Turner, N. 1978.- Plant productivity in the arid and semiarid zones. Annual Review of Plant Physiology. 29:277-317.
- Forseth, I.N.; Ehleringer, J.; Werk K.& Cook, C. 1983.- Field water relations of Sonoran Desert annuals. Ecology 65:1436-1445.
- Franco, A. & Nobel, P. 1989.- Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. Ecology 77: 870-886.
- Fuller, W.H. 1968.- Desert Soil. En: Brown, G. W. (ed) Special topic on the physical and biological aspects of arid regions. Academic. Press. New York.
- Goldberg, D.E. & Turner, R. 1986.- Vegetation change and plant demography in permanent plots in the Sonoran Desert . Ecology 67:695-712.
- Goodall, D. 1976.- Evolution of desert biota. University of Texas. Press. USA.
- Goodall, D.; Perrey R. & Whowes, K. 1979.- Arid-Land ecosystems: structure, functioning and management. IBP. Vol. 1. Cambridge University Press.
- Greenslade, P. 1983. Adversity selection and the habitat templet. Amerian Naturalist. 122:352-365.
- Grime, J.P. 1982.- Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Ed. LIMUSA- México.

Gupta, R.K. 1979.- Integration. En: Goodall, D. W. & Perrey, R.A. (eds) Arid-Land ecosystems : structure, functioning and management. Vol. I. Cambridge Univ. Press. Cambridge. England. 573-606.

Gutterman, Y 1994.- Strategies of seed dispersal and germination in plant inhabiting deserts. The Botanical Review 60(4):373-425.

Grubb, P. 1992.- A positive distrust in simplicity-lessons from plant defences and from competition among plants and among animals. Journal of Ecology 80:585-610.

Halvorson, W. L. & Patten, D.T. 1974.- Seasonal water potencial changes in Sonoran Desert shrubs in relation to topography. Ecology 55:173-177

Hare, K. & Ogallo, L.. 1993.- Variaciones climáticas, sequía y desertificación. OMM-N° 653. Organización Meteorológica Mundial.

Hueck, K. 1959.- Bosques secos de la zona Tropical y Subtropical de América del Sur. Instituto Forestal Latinoamericano. Boletín N° 4 - Mérida - Venezuela.

Keeley, E. 1991.-Seed germination and life history syndrome in the California Chaparral. The Botanical Review 57(2):81-116.

Key, L..J. ; Delph , L. ; Thompson D. & Van Hoogenstyn, E.P 1984.- Edaphic factors and the perennial plant community of a Sonoran Desert Bajada. Southwest Natur 29: 211-222 .

Köppen, W. 1954.- Classification of Climates and the World Patterns. En: An Introduction to climate 3^{ra} edition (ed. G.T. Trewartha).

Kozłowski, T. 1964.- Adaptation of plants to arid environments. En: Brawn, J. (ed) Desert Biology. Cap. V. Academic Press. New York.

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

Levitt, J. 1980. Response of plants to enviromental stresses. Academic Press. New York

Mabberley, J. 1986.- Adaptative syndromes of the afroalpine species of *Dendrosenecio* . En: Monasterio, M. & Vuilleumier, F (eds). High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press and the American Museum of Natural History-New York.

Mac Arthur, R. & Wilson, E 1976. The theory of island biogeography. Princeton. University Press.

Magurran, A. 1987.- Diversidad ecológica y su medición.

Matteucci, S. & Colma, A. 1982.- Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estudios Americanos (OEA). Programa Regional de Desarrollo Científico y Técnico. Washington D.C.

Maxwell, J.O. & Redmann R.E. 1978.- Leaf water potencial, component potenciales and relative water content in a xeric grass *Agropyron dasystachyum*. Oecologia 35: 277-284.

Mc Auliffe, J. 1984.- Prey refugia and the distributions of two Sonoran Desert cacti. Oecologia 65:82-85.

————— 1991.- Demographic shifts and plant succession along a late holocene soil chronosequence in the Sonoran Desert of Baja California. Journal of Arid Environments 20:165-178.

————— 1994.- Landscape evolution, soil formation and ecological patterns and processes in Sonoran Desert Bajadas. Ecological Monographs 64(2):111-148.

Mc Ginnies, W.; Goldman, B. & Paylore, P. 1968.- Deserts of the world: An appraisal of research into their physical and biological environment. University of Arizona. Press Tucson.

—————, 1979.- Arid-Land ecosystems common features throughout the world. En: Goodal, D.; Perrey, R. & Whowes, K. (eds) Arid-Land ecosystems : structure, functioning and management. IBP. Vol. 1. Cambridge University Press.

Medina, E. 1984.- Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. En: Medina, E.; Mooney, M & Vazquez-Yanes, C. Physiological ecology of plants of the wet tropics. Parte IV 139-155 pp. DR.. W. Junk Publishers.

Mooney, H.A.; Ehleringer, J. & Børkman, 1977.- The energy balance of leaves of the evergreen desert shrub *Atriplex hymenelyta* shrub. Oecologia 29:301-310.

Monasterio, M. & Sarmiento, G. 1976.- Phenological strategies of plant species in the Tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. Journal of Biogeography 3(4):325-356.

————— & Vuilleumier, F. (eds)1986.- High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press and the American Museum of Natural History-New York.

Monson, R. & Smith, S 1982.- Seasonal water potential components of Sonoran Desert plants. Ecology 63(1):113-123.

Montaña, C & Breimer, R 1988.- Major vegetation and environment units. En: Montaña, C. (ed). Estudio Integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí Y. Ambiente Natural y Humano. Publicaciones Instituto de Ecología. México D.F.

—————, 1990.- A floristic-structural gradient related to land forms in the southern Chihuahuan Desert. Journal of Vegetation Science. 1:669-674.

Mopper, S & Simberloff, D 1995.- Differential herbivory in an Oak population: the role of plant phenology and insect performance. Ecology 76(4):1233-1241.

Morello, J. 1951.- El bosque de algarrobo y la estepa de jarilla en el Valle de Santa María. Darwiniana 9(3-4):315-347.

—————, 1955.- Estudios botánicos en las regiones áridas de la Argentina I: Ambiente, morfología y anatomía de cuatro arbustos resinosos de follaje permanente del Monte. Rev. Agr. del Noroeste Argentino. 1(3):301-370. Tucumán.

—————, 1958.- La Provincia Fitogeográfica del Monte. Opera Lilloana II. Fundación Miguel Lillo-Universidad Nacional de Tucumán. Argentina.

Muller, C. 1966.- The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition. Bulletin of the Torrey Botanical Club 93(5):332-351.

Nobel, P. 1980a.- Desert succulents. En: Chabot & Mooney (eds) Physiological ecology of North American plant communities. New York.

—————, 1980b.- Influences of minimum stem temperatures on ranges of cacti in southwestern United states and Central Chile. Oecologia 47:10-15.

Noy-Meir, Y 1973.- Desert ecosystems: environment and produces. Ann. Rev. Ecol and Syst. 4:25-51.

Odening, W.R ; Strain, B. & Oechel W.C. 1974.- The effect of decreasing water potencial on net CO₂ exchange of intact desert shrub. Ecology 55:1086-1095.

Orians, G.; Gates, R. ; Mares, M. ; Moldenke, A. ; Neff, F.; Rhoades, D. ; Rosenzweig, L. ; Simpson, B. ; Schultz, J. & Tomoff, S. 1977.- Resource utilization systems. En: Orians, G & Solbrig, O (eds) Convergent evolution in warm deserts. US/IBP. Synthesis. Series 3. Cap VI: 165-224.

Orians, G. & Solbrig, O. 1977a.- Convergent evolution in warm deserts. US/IBP. Synthesis . Series 3.

-----, 1977b.- A cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. America Naturalist Vol. III 677-690.

Osonubi, O & Davies, W 1978.- Solute accumulation in leaves and roots of woody plants subjected to water stress. Oecologia 32:323-332.

Perea, C. 1995.- Mapa de vegetación del Valle de Santa María, sector oriental (Tucumán-Argentina). Lilloa 38(2):121-133.

Parker, K. 1991.- Topography substrate and vegetation patterns in the northern Sonoran Desert. Journal of Biogeography 18:151-165.

Pianka, E. 1970. On r and k-selección. American Naturalist .104: 592-597.

Pielou, E. 1984.- The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordenation. A Wiley-Interscience Publication. John Wiley & Sons.

Pyykkö, M. 1966.- The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. Annales Botanici Fennice 3- Societas Zoologica Botanica Fennica Vanamo. Helsinki.

Prohaska, F. 1976.- The climate of Argentina, Paraguay and Uruguay. World Survey of Climatology. Vol. 12 (ed by Schwerdtfeger, W.). Elsevier. New York .

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

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

-----, 1975.- The dry plant formations of South America and their floristic connections. Journal of Biogeography 2:233-251.

----- & Monasterio, M. 1983.- Life forms and phenology. En: Bourriere, F (ed) Tropical Savannas. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.

-----, 1984. Los Ecosistemas y la Ecosfera. Ed Blume.

-----, G. Goldstein & Meinzer, F. 1985.- Adaptive strategies of woody species in Neotropical Savannas. Biological Review. 60:315-355.

-----, 1992.- Adaptive strategies of perennial grasses in South American Savannas. Journal of Vegetation Science 3:325-336.

Sayago, J. 1984.- Geomorfología: En: Acefólaza, F.; Toselli, A. & Bossi, G.(eds). Geología de Tucumán. Publicación del Colegio de Graduados en Cs Geológicas de Tucumán. 143-153.

Schimper, A.F. 1903.- Plant-geography upon a physiological basis. Clarendon Press. Oxford, England.

Segnini, S 1992. Medición de la biodiversidad de especies. En: Alonso, M (de). La Biodiversidad Neotropical y la amenaza de las extinciones. Cuadernos de Química Ecológica N°4. Universidad de Los Andes. Mérida.

Shantz, H. 1911.- Adaptation of plants to arid environment. En: Brown, J. (ed). Desert Biology. Cap. V. Academic Press. New York.

Shreve, F. 1942.- The desert vegetation of North America. The Botanical Review 3(4) 195-246.

-----, 1951.- Vegetation of the Sonoran Desert . En: Shreve, F & Wiggins, I. Vegetation and Flora of de Sonoran Desert. Vol. I. Carnegie Institution of Washington Publication 591- Washington D.C.

Shmida, A. & Whittaker, R. 1981.- Pattern and biological microsite effects in two shrub communities, southern California. Ecology 62(1):234-251.

Smith, W.K. & G. Geller 1980.- Leaf and environmental parameters influencing transpiration: theory and field measurements. Oecología 46:308-313.

Smith, W. & Nobel, P 1977. Influences of seasonal changes in leaf morphology on water-use efficient for three desert broadle of shrubs . Ecology 58:1033-1043.

Solbrig, O 1976. South American Temperate Región. En: Goodall, D (ed) Evolution of desert biota. University of Texas. Press . USA.

Solbrig, O & Orians, G. 1977.- The adaptative characteristics of desert plants. American Scientist 65(4):412-421.

-----; Barbour, M. ; Cross, J. ; Goldstein, G. ; Lowe, C. ; Morello, J. & Yang, T 1977.- The strategies and community patterns of desert plants. En: Orians, G. & Solbrig, O. (eds) Convergent evolution in warm desert . Cap IV , 67-107.

-----, 1979.- Life and Vegetation patterns in desert regions. En: Goodin, R. & Northington (eds) Arid Land Plant Resouces. International Land Studies. Texas Tech University.

Stanley, R. & Olsvig-Whittaker, L.. 1989.- Preferential upslope growth of *Zygophyllum dumosum* Boiss. (*Zygophyllaceae*) roots into bedrock fissures in the northern Negev Desert. Journal of Biogeography 16(5):457-461.

Steenbergh, W.F. & Lowe, C.H. 1969.- Critical factors during the first year of life of the Saguro (*Cereus giganteus*) at Saguro National Monumente, Arizona. Ecology 50:825-834.

Stein, R.A. & J.A. Ludwig 1979.- Vegetation and soil patterns on a Chihuahuan Desert Bajada. American Midland Naturalist . 101: 28-37.

Szarek, S. & Woodhouse, R. 1977.- Ecophysiological studies of Sonoran Desert plants. Oecologia 28:365-375.

Tineo, A., Fernandez, M. Fernandez, R, Guerrero, C & Vega de la, E 1984. Hidrología. En: Aceñolaza, F; Toselli, A & Bossi, G. (eds) Geología de Tucumán. Publicación del Colegio de Graduados en Ciencias Geológicas de Tucumán. 155-170

Toledo, M. 1976.- Las estrategias adaptativas de las plantas de Selvas Tropicales: una revisión. En: Gomez-Pompa, A ; Vasques-Yanes, C & Butanda, A. (ed). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz. México. Vol. I. CECSA, CNEB, INEREB, México D.F.

Torres Bruchman, J. 1985.- Rasgos climáticos y posibilidades agrícola-ganaderas de Santa María y alrededores (Catamarca)- Argentina. Publicación Especial N° 23. Fac. de Agronomía y Zootecnia. Universidad Nacional de Tucumán.

Turner, R.M.; Alcorn, S. & Olin, G. 1969.- Mortality of transplanted saguro seedlings. Ecology 50:835-844.

----- & Kramer, P. 1980.- Adaptation of plant to water and high temperature stress. A Wiley-Interscience Publication. John Wiley & Sons.

Valiente-Banuet, A. & Ezcurra, E. 1991.- Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. Journal of Ecology 79:961-971.

Vervoorst, F. 1979.- La vegetación del noroeste Argentino y su degradación. Serie Conservación de la Naturaleza. N° 1. Fundación Miguel Lillo.

-----, 1982.- Conservación de la vegetación natural en la Rep. Argentina. Simposio XVIII. Serie Conservación de la Naturaleza. Fundación Miguel Lillo.

Walter, H. 1971. Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation. Oliver & Boyd.

Whittaker, R & W. Niering 1965.- Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: a gradient analysis of the south slope. Ecology 46:429-452.

----- & Shmida, 1981. Patter and biological microsite effects in two shrub commuties , Southern California. Ecology 62(1): 234-251.

Wierenga, P. J.; J.H. Hendrick; M.H. Nasha; J. Ludwig & Daugherty, L.A. 1987.- Variation of soil and vegetation with distance along a transect in the Chihuahuam Desert. Journal of Arid Environments 13:53-63.

Willians, G. 1966. Adaptation and Natural Selection. Princeton University Press, Princeton, New York.

Yang, T.W. & C.H. Lowew 1956.- Correlation of major vegetation climaxes with soil characteristics in Sonoran Desert. Science 123:542

Young, D. & Nobel, P. 1986.- Predictions of soil-water potentials in the north-western Sonoran Desert. Journal of Ecology 76:143-154.

Young, D & Parker, N 1986.- Predictions of soil-water potenciales in north-western Sonoran Desert. Journal of Ecology 74:143-154.

Yeaton, R.I. & M.L., Cody 1979.- The distribution of cacti along environmental gradients in the Sonoran and Mojave Deserts. Journal of Ecology 67:529-541.

Zuccardi, R. & Fadda, G. 1971.- Regiones áridas y semiáridas de la Provincia de Tucumán: caracteres edáficos y agrológicos. Revista Agronómica. NOA IX (2).

----- 1992.- Bosquejo agrológico de la Provincia de Tucumán. Miscelanea N° 86. Fac. de Agronomía y Zootecnia. Universidad Nacional de Tucumán.

ANEXO

TABLA 2 .-(Cont.) Frecuencia de las especies presentes en los muestreos de las comunidades.-

ESPECIES	COM1	COM2	COM3	COM4	COM5	COM6	COM7	COM8
<i>Heliotropium chrysanthum</i>	3	2	-	-	-	-	2	-
<i>Pectis sessiliflora</i>	8	8	-	-	4	-	2	9
<i>Solanum hieronymi</i>	9	2	-	-	-	-	-	-
<i>Amicia medicaginea</i>	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>Nama dichotoma</i>	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Echinopsis leucantha</i>	-	1	1	2	-	2	-	-
<i>Parodia microsperma</i>	-	-	-	-	-	6	-	-
<i>Gymnocalycium saglione</i>	-	6	-	2	-	-	-	-
<i>Cereus aetlops</i>	-	1	1	-	-	1	-	-
<i>Tephocactus weberi</i>	-	-	2	6	-	9	4	-
<i>Gochnata glutinosa</i>	-	-	-	-	1	-	10	-
<i>Senecio gilliesianus</i>	-	-	-	-	-	-	3	4
<i>Croton psamphylus</i>	-	-	-	-	9	-	-	-
<i>Ayenia lingulata</i>	-	1	-	-	2	-	-	-
<i>Zinnia peruviana</i>	-	-	-	-	2	-	-	-
<i>Trichocereus pasacana</i>	2	-	-	-	-	-	3	3
<i>Trichocereus terscheckii</i>	7	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ipomoea calchaquina</i>	1	-	-	-	-	2	8	-
<i>Cassia rigida</i>	-	3	3	7	-	5	6	-
<i>Cercidium praecox</i>	-	4	-	1	-	-	-	-
<i>Lycium chilense</i>	5	1	-	-	-	-	-	-
<i>Bulnesia schickendantzii</i>	10	9	-	9	5	-	1	-
<i>Larrea cunefolia</i>	-	4	10	10	-	1	-	-
<i>Larrea divaricata</i>	-	-	-	-	3	-	-	-
<i>Plectrocarpa rouguesii</i>	-	2	-	-	-	6	-	-
<i>Tribulus terrestris</i>	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Monttea aphylla</i>	-	-	-	-	-	4	3	-
<i>Gymnocalycium spegazzini</i>	4	1	6	3	5	8	5	-
<i>Euphorbia minuta</i>	-	2	-	-	3	-	2	4

TABLA 3 .- (Cont.) Frecuencia de las especies presentes en los muestreos de las 8 comunidades.-

ESPECIES	COM1	COM2	COM3	COM4	COM5	COM6	COM7	COM8
<i>Anemia tormentosa</i>	2	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dyckia velazcana</i>	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Hippeastrum sp</i>	-	-	-	1	-	1	-	-
<i>Solanum atriplicifolium</i>	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>Mitracarpus megapolamicus</i>	3	1	-	-	-	-	-	-
<i>Eupatorium patens</i>	8	-	-	-	-	-	8	-
<i>Zuccagnia punctata</i>	-	-	8	-	-	7	-	-
<i>Flourensia fiebrigii</i>	-	-	-	-	10	-	-	5
<i>Oxalis sp</i>	-	-	-	-	-	-	-	7
<i>Woodsia sp ?</i>	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>Tulostoma sp</i>	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phoradendron liga</i>	-	-	-	-	-	-	2	-

TABLA 4 .- Frecuencia de las Adaptaciones presentes en los muestreos de las 8 comunidades.-

ADAPTACIONES	COM1	COM2	COM3	COM4	COM5	COM6	COM7	COM8
Hoja Decidua	10	9	3	9	10	10	10	10
Hoja Persistente	3	8	10	10	3	8	2	-
Afla	8	9	10	10	9	9	10	10
Sist. Radical: Superficial Intensivo	6	9	2	7	10	10	10	9
Sist. Radical: Superficial Extensivo	10	9	9	9	8	9	10	10
Sist. Radical: Profundo	8	1	1	1	10	5	10	10
Sist. Radical: Superficial + Profundo	10	10	10	10	7	10	6	-
Hoja Simple	10	10	10	8	9	10	10	10
Hoja Suculenta	6	3	3	4	-	3	9	10
Hoja Compuesta	9	10	10	10	6	10	3	9
Hoja Pubescente	10	9	9	10	10	10	10	10
Hoja con Glándula	8	8	5	5	10	7	9	10
Hoja con Resina	-	5	10	10	10	7	6	2
Hoja Rugosa	9	5	-	2	10	4	-	5
Hoja con espina	8	3	2	-	-	-	-	5
Posición en la Hoja	5	8	10	10	7	10	4	10
Fanesuculento	8	8	10	10	9	9	10	10
Nanofanerófito	10	10	10	10	10	10	10	10
Microfanerófito	4	7	5	5	4	-	2	-

TABLA 6.- Coordenadas de los censos (ejes 1,2 y 3) en el Análisis de Correspondencia Linearizado (DECORANA)

N°	CENSO	EJE 1	EJE 2	EJE 3
1	Cens01	218	32	166
2	Cens02	234	13	127
3	Cens03	165	63	147
4	Cens04	212	64	166
5	Cens05	229	0	106
6	Cens06	221	68	172
7	Cens07	242	2	179
8	Cens08	284	27	162
9	Cens09	250	30	156
10	Cens10	254	23	163
11	Cens11	186	73	208
12	Cens12	219	103	242
13	Cens13	173	76	202
14	Cens14	137	84	162
15	Cens15	179	49	240
16	Cens16	198	51	230
17	Cens17	139	114	229
18	Cens18	121	100	175
19	Cens19	258	89	194
20	Cens20	292	136	184
21	Cens21	35	150	222
22	Cens22	90	142	238
23	Cens23	73	174	239
24	Cens24	29	113	207
25	Cens25	32	169	261
26	Cens26	58	142	243
27	Cens27	37	164	215
28	Cens28	83	135	206
29	Cens29	20	130	202
30	Cens30	22	142	196
31	Cens31	94	130	234
32	Cens32	86	112	293
33	Cens33	163	165	191
34	Cens34	76	95	243
35	Cens35	65	108	219
36	Cens36	107	142	183
37	Cens37	50	115	198
38	Cens38	31	107	187
39	Cens39	32	131	116
40	Cens40	27	117	179
41	Cens41	225	253	186
42	Cens42	231	250	179
43	Cens43	267	266	174
44	Cens44	203	226	205
45	Cens45	226	283	170

TABLA 7 .- (Cont.) Coordenadas de los censos (ejes 1,2 y 3) en el Análisis de Correspondencia Linearizado.-

Nº	CENSO	EJE 1	EJE 2	EJE 3
46	Cens46	243	274	168
47	Cens47	231	313	212
48	Cens48	191	275	171
49	Cens49	209	233	207
50	Cens50	205	280	181
51	Cens51	87	174	40
52	Cens52	31	158	77
53	Cens53	67	154	30
54	Cens54	78	199	97
55	Cens55	7	164	98
56	Cens56	44	185	89
57	Cens57	61	160	100
58	Cens58	20	207	111
59	Cens59	27	170	153
60	Cens60	0	210	67
61	Cens61	406	145	151
62	Cens62	430	133	153
63	Cens63	406	140	120
64	Cens64	431	126	147
65	Cens65	428	126	142
66	Cens66	391	143	133
67	Cens67	444	112	132
68	Cens68	409	126	118
69	Cens69	477	135	135
70	Cens70	487	109	123
71	Cens71	215	115	61
72	Cens72	205	136	54
73	Cens73	183	145	45
74	Cens74	147	157	52
75	Cens75	195	111	6
76	Cens76	185	120	42
77	Cens77	164	146	41
78	Cens78	213	113	0
79	Cens79	194	136	42
80	Cens80	167	166	30

TABLA 8 .- Coordenadas de las especies (ejes 1,2 y 3) en el Análisis de Correspondencia Linearizado (DECORANA)

N°	ESPECIE	EJE 1	EJE 2	EJE 3
1	<i>Acanthocalycium thionanthum</i>	112	229	218
2	<i>Sida argentina</i>	151	392	159
3	<i>Sida calchaquiensis</i>	169	-12	16
4	<i>Fabiana punensis</i>	649	94	84
5	<i>Gomphrena tomentosa</i>	369	0	215
6	<i>Guilleminea gracilis</i>	541	102	84
7	<i>Junellia bisulcata</i>	518	136	138
8	<i>Lippia integrifolia</i>	208	407	260
9	<i>Prosopis nigra</i>	194	352	332
10	<i>Prosopis alba</i>	266	-87	243
11	<i>Prosopis torquata</i>	79	66	269
12	<i>Justicia sacorpioides</i>	331	268	290
13	<i>Talinum polygaloides</i>	-105	261	52
14	<i>Oxybaphus ovatus</i>	160	10	80
15	<i>Evolvulus sericeus</i> var. <i>Sericeus</i>	518	136	138
16	<i>Ipomoea minuta</i> f. <i>minuta</i>	519	130	130
17	<i>Ipomoea minuta</i> f. <i>adiantifolia</i>	562	81	57
18	<i>Drymaria cordata</i>	518	136	138
19	<i>Heterosperma diversifolia</i>	568	105	97
20	<i>Justicia tweediana</i>	442	109	68
21	<i>Stenandrium dulce</i>	562	81	57
22	<i>Heliotropium microstachyum</i>	498	155	180
23	<i>Portulaca fulgens</i>	422	21	136
24	<i>Portulaca grandiflora</i>	412	1	171
25	<i>Portulaca oleracea</i>	476	70	35
26	<i>Boerhaavia diffusa</i>	212	-101	278
27	<i>Opuntia sulphurea</i>	239	196	151
28	<i>Euphorbia ovalifolia</i>	164	-70	102
29	<i>Stipa eriostachya</i>	169	120	-92
30	<i>Cottea pappophoroides</i>	175	109	-83
31	<i>Bouteloua aristidoides</i>	161	-21	328
32	<i>Aristida adscensionis</i>	158	294	5
33	<i>Eragrostis nigricans</i>	23	148	-37
34	<i>Munroa andina</i>	366	188	175
35	<i>Pappophorum caespitosum</i>	334	112	116
36	<i>Tragus berteronianus</i>	247	-117	212
37	<i>Microchloa indica</i>	184	304	187
38	<i>Tillandsia bryoides</i>	-86	125	83
39	<i>Tillandsia gilliesii</i>	94	97	15
40	<i>Tillandsia capillaris</i>	-115	279	-49

TABLA 9 .-(Cont.) Coordenadas de las especies (ejes 1,2 y 3) en el Análisis de Correspondencia Linearizado (DECORANA)

N°	ESPECIE	EJE 1	EJE 2	EJE 3
41	<i>Opuntia picardoi</i>	526	138	128
42	<i>Maihueiopsis boliviensis</i>	523	145	158
43	<i>Heliotropium chrysanthum</i>	188	-57	98
44	<i>Pectis sessiliflora</i>	350	55	214
45	<i>Solanum hieronymi</i>	230	-75	141
46	<i>Arnica medicaginea</i>	546	110	84
47	<i>Nama dichotoma</i>	562	81	57
48	<i>Echinopsis leucantha</i>	-49	74	168
49	<i>Parodia microsperma</i>	43	250	-1
50	<i>Gymnocalycium saglione</i>	-91	41	23
51	<i>Cereus aetiops</i>	19	61	399
52	<i>Tephocactus weberi</i>	-53	168	44
53	<i>Gochnata glutinosa</i>	170	237	-65
54	<i>Senecio gilliesianus</i>	381	76	-6
55	<i>Croton psanmphyllus</i>	215	388	233
56	<i>Ayeria lingulata</i>	267	306	197
57	<i>Zinnia peruviana</i>	220	380	149
58	<i>Trichocereus pasacana</i>	352	4	53
59	<i>Trichocereus terscheckii</i>	237	-118	198
60	<i>Ipomoea calchaquina</i>	176	30	-95
61	<i>Cassia rigida</i>	46	74	66
62	<i>Cercidium praecox</i>	118	0	333
63	<i>Lycium chilense</i>	242	-107	24
64	<i>Bulnesia schickendantzii</i>	150	34	262
65	<i>Larrea cunefolia</i>	-3	71	399
66	<i>Larrea divaricata</i>	225	373	246
67	<i>Plectrocarpa rouguesii</i>	-43	161	-21
68	<i>Tribulus terrestris</i>	511	175	169
69	<i>Monttea aphylla</i>	53	237	-131
70	<i>Gymnocalycium spegazzini</i>	94	186	198
71	<i>Euphorbia minuta</i>	362	291	181
72	<i>Anemia tomentosa</i>	149	-8	-37
73	<i>Dyckia velazcana</i>	104	124	600
74	<i>Hippeastrum sp</i>	162	109	-61
75	<i>Solanum atriplicifolium</i>	546	110	84
76	<i>Mitracarpus megapotaemicus</i>	239	-74	252
77	<i>Eupatorium patens</i>	205	-35	23
78	<i>Zuccagnia punctata</i>	-73	190	229
79	<i>Flourensia fiebrigii</i>	351	351	225
80	<i>Oxalis sp</i>	479	149	152
81	<i>Woodsia sp ?</i>	515	116	94
82	<i>Tulostoma sp</i>	209	-109	61
83	<i>Phoradendron liqa</i>	175	134	-16

TABLA 10 .- Correlaciones de Pearson para las Adaptaciones. N= 80, G.L.=0.05, r = 0.21

Nº	ADAPTACIONES	EJE 1	EJE 2	EJE 3
1	Hoja Decidua	0.317	-0.046	-0.298
2	Hoja Persistente	-0.610	-0.073	0.393
3	Afila	-0.038	0.051	0.033
4	Sist. Radical: Superficial Intensivo	0.238	0.202	-0.424
5	Sist. Radical: Superficial Extensivo	0.108	-0.166	-0.082
6	Sist. Radical: Profundo	0.525	0.216	-0.527
7	Sist. Radical: Superficial + Profundo	-0.687	-0.153	0.232
8	Hoja Simple	0.00	0.00	0.00
9	Hoja Suculenta	0.173	-0.229	-0.533
10	Hoja Compuesta	-0.183	-0.214	0.416
11	Hoja Pubescente	0.018	-0.032	-0.109
12	Hoja con Glándula	0.268	0.038	-0.161
13	Hoja con Resina	-0.3	0.507	0.466
14	Hoja Rugosa	0.271	0.132	0.122
15	Hoja con espina	0.379	-0.374	0.005
16	Posición en la Hoja	-0.140	0.057	0.284
17	Fanesuculento	0.011	0.113	-0.008
18	Nanofanerófito	0.085	-0.062	0.022
19	Microfanerófito	-0.153	-0.173	0.306
20	Caméfito	0.444	0.217	-0.484
21	Hemicriptófito	0.630	-0.258	0.073
22	Geófito	0.376	-0.026	-0.565
23	Terófito	0.629	0.054	-0.174
24	Perennes + 10 años	-0.569	-0.181	0.166
25	Perennes - 10 años	0.089	0.093	-0.097
26	Bianuales	0.253	0.165	0.147
27	Anuales de Ciclo Largo	0.619	-0.272	0.040
28	Efímeras	0.525	0.159	-0.148
29	Tallo suculento	0.116	-0.074	-0.098
30	Tallo verde	0.161	-0.124	0.149
31	Tallo leñoso	0.00	0.00	0.00
32	Tallo retorcido	-0.43	-0.273	0.175
33	Tallo con espinas	0.078	0.04	-0.121
34	Tallo herbáceo	0.437	-0.011	-0.488
35	Tallo Pubescente	0.105	-0.08	-0.326
36	Tallo con resinas	-0.267	0.319	0.538
37	Tallos ennegrecidos	-0.302	-0.374	0.218
38	Raíz suculenta	0.58	-0.362	-0.01
39	Rizoma	0.366	0.154	-0.595

TABLA 11 .- (Cont.) Correlaciones de Pearson para las Adaptaciones.
N=80, G.L.=0.05, $r = 0.21$

N°	ADAPTACIONES	EJE 1	EJE 2	EJE 3
40	Tuberculo-Bulbo	0.352	0.091	-0.367
41	Epífita	-0.353	0.148	-0.048
42	Enredadera	0.04	-0.126	-0.485
43	Rastrera-Estolonífera	0.57	-0.295	-0.328
44	Rama Espinescente	-0.15	-0.312	-0.189
45	Fronde	0.343	0.142	0.076
46	Regeneración Vegetativa	-0.012	0.105	-0.355
47	Regeneración Sexual	0.00	0.00	0.00
48	Producción de Semillas	0.00	0.00	0.00
49	Producción de Plántulas	0.222	0.043	0.184
50	Agentes Polinizantes	0.00	0.00	0.00
51	Arbustos menos 1m	0.266	-0.128	-0.267
52	Arbustos más 1 m	-0.406	0.343	-0.028
53	Individuos jóvenes	0.074	0.06	-0.007
54	Dispersión por el hombre	0.089	0.12	0.155
55	Dispersión por Animales	0.132	-0.041	-0.046
56	Dispersión por el viento	0.00	0.00	0.00
57	Dispersión por el agua	-0.155	-0.167	-0.098
58	Dispersión autócora	0.727	-0.064	-0.209
59	No Vasculares: Hongo	0.036	-0.178	0.02
60	Hemiparásita	0.043	-0.048	-0.341

TABLA 12 .- Correlaciones de Pearson para los Factores Ambientales.
N=80, G.L. = 0.05, $r = 0.21$

N°	FACTORES AMBIENTALES	EJE 1	EJE 2	EJE 3
1	Altura	0.844	0.226	-0.415
2	Pendiente	-0.206	-0.024	0.193
3	Exposición	0.144	-0.345	-0.212
4	Humedad Relativa	0.675	-0.294	-0.28

TABLA 13 .- Coordenadas de 18 especies (ejes 1,2 y 3) en el Análisis de Componentes Principales (ACP) para Potenciales Hídricos

N°	ESPECIE	EJE 1	EJE 2	EJE 3
1	<i>Bulnesia schikendantzii</i> BUL1	-0.0026	0.1306	0.0348
2	<i>Lycium chilense</i> LYC1	0.0024	0.1615	-0.0223
3	<i>Cassia rigida</i> CAS2	0.7938	0.0293	-0.0873
4	<i>Cercidium australis</i> BRE2	0.6654	0.4213	-0.1293
5	<i>Zuccagnia punctata</i> ZUC3	-0.0948	-0.1651	-0.1178
6	<i>Plectrocarpa rougesii</i> PLE3	-0.3711	0.2585	-0.1282
7	<i>Cercidium australis</i> BRE4	0.0515	0.0593	-0.0389
8	<i>Larrea cuneifolia</i> LCU4	-0.9568	0.2799	-0.1173
9	<i>Cassia rigida</i> CAS4	0.2789	-0.3813	-0.0805
10	<i>Larrea divaricata</i> LDI5	-0.784	-0.187	0.1026
11	<i>Flourensia fiebrigii</i> CHI5	-0.4996	-0.0114	0.0676
12	<i>Monttea aphylla</i> MON6	-0.7335	-0.5271	-0.0752
13	<i>Plectrocarpa rougesii</i> PLE6	-0.8012	0.2652	0.0684
14	<i>Justicia tweediana</i> JUS8	0.3967	-0.1522	0.3712
15	<i>Flourensia fiebrigii</i> CHI8	0.3898	0.1407	0.447
16	<i>Gochnatie glutinosa</i> GOC8	0.243	-0.1228	-0.023
17	<i>Cassia rigida</i> CAS7	0.7684	-0.1154	-0.1364
18	<i>Eupatorium patens</i> EUP7	0.6537	-0.0839	-0.1346

Tabla 14.- Humedad Relativa del Suelo en las 8 comunidades estudiadas.-

COMUNIDADES	15-1-96 %	10-2-96 %	25-3-96 %	15-4-96 %	VALORES PROMEDIO DE LOS CUATRO MESES %
COM1	2.78 5.65 5.5 3.33 2.33 3.92	1.12 1.52 1.14 1.21 1.63 1.32	4.77 4.2 3.24 2.74 0.1 3	1.53 0.5 0.34 0.3 0.25 0.59	2.25
COM2	7.93 6.49 7.32 6.77 6.23 6.9	1.61 1.27 2.42 2.05 1.93 1.85	2.75 3.19 4.34 4.34 4.38 3.45	2.58 2.19 0.5 0.9 2.4 1.7	3.5
COM 3	4.97 4.14 4.61 6.56 6.7 5.39	1.9 1.87 0.67 1.81 2.02 1.65	2.65 1.85 2 2.05 3.52 2.41	0.5 0.45 1.15 0.38 0.63 0.62	2.5
COM4	2.26 1.36 3.21 1.92 1.28 2	2.61 1.08 1.54 1.25 1.51 1.52	2.57 2.02 1.5 2.38 2.37 2.2	0.83 0.6 0.72 0.83 0.83 0.8	1.75

Porcentajes de cada muestra por mes
Porcentaje promedio por mes

Tabla 15.- (Cont.) Humedad Relativa del Suelo en las 8 Comunidades estudiadas.-

COMUNIDADES	15-1-96 %	10-2-96 %	25-3-96 %	15-4-96 %	VALORES PROMEDIO DE LOS CUASTRO MESES %
COM5	2.21 2.6 1.72 2.25 1.5 2	0.6 0.6 1 6.45 3.7 2.5	1.7 2 1.45 1.78 2.1 1.8	0.47 0.52 0.35 0.3 0.35 0.4	1.6
COM6	3.27 1.6 0.1 1.4 1.5 1.5	2.6 1.6 2 1.4 1.1 1.2	2.2 3.8 3.8 2.7 2.7 3	0.7 1.23 1.23 0.1 1 0.1	2
COM7	7.34 6 6.5 9.7 10.11 7.8	2.4 1.6 2 2.4 1.4 1.9	2.4 5.3 2.4 5.8 3.7 4	0.8 0.7 1.4 0.51 1.02 0.8	3.7
COM8	12.7 9.8 10.3 8.6 9.1 10	2.12 2.8 2.3 6.7 1.8 3.13	4.12 5.7 9.5 3.9 5 5.6	0.61 0.5 0.7 0.75 0.9 0.7	5

Porcentajes de cada muestra por mes
Porcentaje promedio por mes

Tabla 16 Potenciales Hídricos Foliare de 13 especies arbustivas representativas de las comunidades estudiadas: 7 a.m. y 12 a.m. (- bares).

COMUNIDADES	ESPECIES	15-1-96 7 a. m.	15-1-96 12 a.m.	10-2-96 7 a.m.	10-2-96 12 a.m.	25-3-96 7 a.m.	25-3-96 12 a.m.	15-4-96 7 a.m.	15-4-96 12 a.m.
COM1	<i>Bulnesia schickentanzii</i>	12	25	24	29	23	37	35	50
		10	25	23	41	22	38	34	52
		12	25	24	38	21	39	34	48
		12.5	25	24	36	22	38	34.33	50
	<i>Lycium chilense</i>	8.5	26	29	42	22	37	31	43
		6	28	29	40	23	43	35	43
		8	29	28	43	21	37	34	44
		7	28	29	42	22	38	33.3	43.3
COM2	<i>Cassia rigida</i>	5	21	15	24	21	28	20	25
		6	18	18	24	17	29	20	26
		6.6	19	15	22	17	27	21	26
		6	19.33	16	23.33	18.3	28	20.3	25.66
	<i>Cercidium australis</i>	2	9	15	28	21	34	24	35
		1.5	10	18	33	19	35	25	35
		1.5	10	15	32	25	34	23	33
		1.66	9.66	16	31	21.66	34.5	24	34.33
COM3	<i>Zuccagnia punctata</i>	17	33	22	39	28	39	24	47
		14.5	33	23	40	25	39	28	44
		14.7	33	20	42	25	40	30	46
		15.4	33	21.66	40.33	26	39.3	27.33	45.66
	<i>Plectrocarpa rouguesii</i>	18	26	23	41	30	50	43	50
		11	24	26	39	35	50	42	50
		15	26	22	44	32	49	40	50
		15	25.33	23.66	41	32.3	49.66	41.66	50
COM4	<i>Cercidium praecox</i>	11	23	25	32	32	39	27	45
		17.5	21	17	34	33	39	25	41
		12		24	33	32	41	27	44
		13.5	22	23	33	32	40	26	43
	<i>Larrea cuneifolia</i>	14	30	31	52	49	62	43	60
		18	32	32	51	36	63	45	62
		17		34	54	44	63	42	60
		16.33	31	32	52.33	43	63	43	61
	<i>Cassia rigida</i>	19.5	27	20	27	23	35	18	34
		18	29	20	27	26	33	19	32
		20		20	28	26	34		35
		19.16	28	20	27.33	25	34	18.5	34

Valores correspondientes a las tres réplicas (bares)

Valores promedios de las tres réplicas (bares)

Tabla 17.- (Cont.) Potenciales Hidricos Foliars de 13 especies arbustivas representativas de las 8 comunidades estudiadas: 7 a.m. y 12 a.m. (-bares).

COMUNIDADES	ESPECIES	15-1-96	15-1-96	10-2-96	10-2-96	25-3-96	25-3-96	15-4-96	15-4-96
		7 a.m.	12 a.m.	7 a.m.	12 a.m.	7 a.m.	12 a.m.	7 a.m.	12 a.m.
COM5	<i>Larrea divaricata</i>	25	36	34	40	37	50	37	55
		25	35	34	41	38	49	35	59
			32	38	41	38	49	35	56
		25	34.33	36	41	38	49.33	36	57
	<i>Flourensia fiebrigui</i>	15	33	30	36	35	44	40	53
		16	34	30	36	35	43	40	55
22			31	38	36	43		52	
18		33.5	30.33	37	35	43.33	40	53.33	
COM6	<i>Monttea aphylla</i>	25	43	41	51	32	47	23	50
		23	49	34	53	34	47	25	50
			41	37	51	34	49	25	
		24	44.3	37	52	33.33	48	24.33	50
	<i>Plectrocarca rouguesii</i>	22	23	40	32	29	50	50	55
		20	33	42	44	28	53	49	55
16		25	39	43	29	54		55	
19.33		27	40.3	41.5	28.5	52.33	49.5	55	
COM7	<i>Gochnatia glutinosa</i>	14	27	17	25	20	39	27	44
		15	29	14	26	18	38	27	44
		15	29	14	27	16	39		46
		14.66	28.33	15	26	18	38.66	27	44.66
	<i>Eupatorium patens</i>	12	18	14	28	12	20	21	28
		12	20	15	27	14	22	21	27
13		20	16	29	12	23		31	
12.33		19.33	15	28	12.66	21.66	21	28.66	
	14	20	17	25	17	27	21	28	
	12	17	14	26	15	32	23	31	
	13	19	14	27	17	28		31	
	13	18.66	15	26	16.33	29	22	30	
Com8	<i>Justicia tweediana</i>	10	26	23	16	20	32	18	45
		10	28	29	15	18	30	20	47
		9	27	27	16	18	31		45
		9.66	27	26.33	15.66	19	31	19	45.66
	<i>Flourensia fiebrigii</i>	10	19	26	12	21	32	25	45
		7	18	32	16	22	32	23	47
		18	30	14	23	35		45	
8.5		18.33	29	14	22	33	24	45.66	

Valores correspondientes a las tres réplicas (bares)
Valores promedio de las tres réplicas (bares)

Tabla 18 .- Fenofases correspondientes al mes de enero de 1996.-

FENOFASES	COM1 %	COM2 %	COM3 %	COM4 %	COM5 %	COM6 %	COM7 %	COM8 %
Brotos	25.8	25.30	11.79	11.56	14.9	12.86	20.83	24.09
Hoja Joven	45.66	42.12	27.5	33.43	47	28.33	45.5	51.96
Hoja Adulta	24.3	24.09	42.85	39.37	28.8	33.1	23.33	16.81
Hoja Senesc.	4.4	7.27	15.35	15	9.28	19.05	9.5	6.06
Espiga	1.16	0.75	0.71	0.93	1.43	0.24	1.07	0.15
Pimpollo Vis.	22.66	21.51	26.07	16.25	17.86	2.85	8.5	5.45
Pimpollo Gran	17.33	18.93	26	23.12	24.28	2.14	7.5	3.48
Flor Abierta	7.16	12.51	12.5	23	15.95	0.95	5.66	3.5
Flor Pasada	2.83	2.33	3.92	5	3.33	0.23	2	0.6
Fruto Verde	2.33	2.12	1.78	3.75	2.38	0.47	1.33	0.45
Fruto Maduro	1	0.9	0	0.31	0.48	0	0	0
Semillas Disp.	0	0.3	0	0	0	0	0	0
Herbivoría	4.33	5.3	4.28	6.25	5	4.05	4.5	2.27

Tabla 19 .- Fenofases correspondientes al mes de febrero de 1996.-

FENOFASES	COM1 %	COM2 %	COM3 %	COM4 %	COM5 %	COM6 %	COM7 %	COM8 %
Brote	18	14	9	7	20.5	15	28.5	30.5
Hoja joven	38	26	20	15	38	31	39	42
Hoja adulta	34	45.5	51	53	58	49	48	51
Hoja Senesc.	10	15	19	22	18	22	18	14
Espiga	8	6	4	0	4.5	6.5	7	9
Pimpollo Vis.	21	13	5	2.5	20	6.5	15	17
Pimpollo Gra.	23	18	10	6	26	8	25	24
Flor Abierta	43	41	30	31	42	23	43	53
Flor Pasada	9	12	16	15	18	15	17	26
Fruto Verde	17	15	13	18	28	14	26	28
Fruto Maduro	1.5	2	1.5	1.5	3.5	2	2	3
Semillas Dis	0	0.5	0	0.5	0.2	0.1	1	2
Herbivoría	7	6	4	7	7.5	9	9	7

Tabla 20 .- Fenofases correspondientes al mes de marzo de 1996.-

FENOFASE	COM1 %	COM2 %	COM3 %	COM4 %	COM5 %	COM6 %	COM7 %	COM8 %
Brote	3	5	3	6	3	7	3	4
Hoja Joven	13	13	9	12	9	17	15	21
Hoja Adulta	44	52	60	59	69	58	55	51
Hoja Senesc.	27	32	30	24	41	29	25	26
Espiga	6	5	2.5	8	9	5	11	16
Pimpollo Vis	5	4	1.5	2	6	9	6	7.5
Pimpollo Gran.	14	11	4	7	11	9.5	16	13
Flor Abierta	16	19	10	11	20	28	14	26
Flor Pasada	20	27	13	12	27	10	19	22
Fruto Verde	28	24	19	15	24	18	20	33
Fruto Maduro	33	38	28	27	33	15	32	38
Semillas Dis.	11	28	14	14	26	9	27	36
Herbivoría	14	14	11	20	19	13	24	11

Tabla 21 .- Fenofases correspondiente al mes de abril de 1996.-

FENOFASE	COM1 %	COM2 %	COM3 %	COM4 %	COM5 %	COM6 %	COM7 %	COM8 %
Brote	3	2	1	2.5	3	3	1	1
Hoja Joven	5	3	2.5	4	3	5	4.5	3
Hoja Adulta	37	35	56	43	31	55	35	42
Hoja Senesc	55	60	38	45	68	31	59	56
Espiga	1.5	1	1	1	2	4	2	2
Pimpollo Visible	2	2	3	1	1.5	5	2	1.5
Pimpollo Gran.	3	3	3.5	2	2	9	2	2
Flor Abierta	3	4	4	2	2.5	11	1.5	4
Flor Pasada	6.5	6	5	1.5	2	8	4	5
Fruto Verde	6	5	5.5	2	9	15	6	14
Fruto Maduro	17	21	16	19	15	20	16	15
Semillas Disp.	60	65	49	59	76	52	75	74
Herbiviría	11	13	9	20	6	13	19.5	10