

Observaciones sobre la distribución taxonómica y ecológica de la fotosíntesis C₄ en la vegetación del noroeste de Centroamérica

por

Frederick C. Meinzer*

(Recibido para su publicación el 2 de mayo de 1978)

Abstract: On the basis of Kranz type leaf anatomy, 107 species in 11 families out of 682 species in 47 families surveyed were identified as C₄ plants. The families in which C₄ representatives were found include the Aizoaceae, Amaranthaceae, Boraginaceae, Compositae, Convolvulaceae, Cyperaceae, Euphorbiaceae, Gramineae, Nyctaginaceae, Portulacaceae, and Zygophyllaceae. Several of the species identified have not been reported in previously published lists of C₄ plants.

The presence of C₄ photosynthesis was restricted to plants of herbaceous life form from open habitats. When the altitudinal distributions of C₃ and C₄ representatives in the 11 C₄ families were compared, relative abundance of C₄ species and elevation were found to be highly correlated. The possible reasons for this are discussed.

Las plantas vasculares pueden dividirse en tres grupos distintos en cuanto a sus sistemas de fijación fotosintética de carbono (Hatch y Slack, 1970; Medina *et al.*, 1976; Mooney, 1972). Estos tres grupos generalmente son denominados como plantas C₃; plantas C₄ y plantas con metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM). Las características fisiológicas y bioquímicas asociadas con cada tipo de fotosíntesis han sido ampliamente discutidas por otros autores (Bjorkman, 1971; Downton, 1971a; Medina *et al.*, 1976). Brevemente, las principales características fisiológicas que distinguen las plantas C₄ de las plantas C₃ son: la ausencia de foto-respiración detectable en plantas C₄, mayor afinidad a CO₂, de la enzima carboxiladora, mayor temperatura óptima de fotosíntesis, mayor punto de saturación de luz, mayores tasas absolutas de fotosíntesis y mayor eficiencia de utilización de agua.

Un mejor conocimiento de la distribución taxonómica de las plantas C₄ sería de gran interés filogenético, así como ecológico y económico. Las primeras listas de especies C₄ fueron preparadas en 1970 (Downton, 1971b; Welkie y Caldwell, 1970) y varias publicaciones subsiguientes han ampliado la lista de familias, géneros y especies con fotosíntesis C₄ (Downton, 1975; Smith y Brown, 1973; Smith y Turner, 1975). Ya se ha reportado especies C₄ en las siguientes familias: Aizoaceae, Amaranthaceae, Boraginaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Compositae, Convolvulaceae, Cyperaceae, Euphorbiaceae, Gramineae, Nyctaginaceae, Portulacaceae y Zygophyllaceae (Downton, 1975). Es evidente que el origen de las

* Departamento de Biología, Facultad de Ciencias y Humanidades, Universidad Nacional de El Salvador. Dirección actual: Department of Botany AK-10, University of Washington, Seattle, Washington 98195, EE. UU.

plantas C_4 es polifilético. Muchas de nuestras cosechas agrícolas más productivas tales como maíz y caña de azúcar y una proporción grande de las malezas más serias poseen el metabolismo fotosintético C_4 , un hecho de considerable importancia económica.

La identificación de especies vegetales según su sistema de fijación fotosintética de carbono (C_3 , C_4 o CAM) ha llegado a ser una técnica útil para el entendimiento de su ecofisiología. Ciertas generalizaciones sobre la distribución ecológica de las plantas C_4 pueden hacerse basadas en las características fisiológicas anteriormente mencionadas. Como se esperaría, las plantas C_4 se encuentran en ambientes cálidos con alta intensidad luminosa, donde el agua puede ser un factor limitante. Estas condiciones ambientales generales predominan en muchas regiones tropicales y la abundancia de especies C_4 en estas regiones es bien conocida, pero es escasa la información sobre las condiciones ecológicas específicas que favorecen la abundancia, dominancia o ausencia de especies C_4 en determinados habitats tropicales. Este estudio intenta correlacionar algunos parámetros ecológicos con la distribución de especies C_4 dentro de una región geográfica restringida.

Varios criterios pueden ser utilizados para distinguir las plantas C_4 de las C_3 (Downton, 1975). En este estudio se usa el criterio de anatomía foliar puesto que todas las plantas C_4 muestran un tipo de anatomía foliar especializada que se caracteriza por poseer vainas vasculares clorenquimatosas rodeadas por las células clorenquimatosas del mesofilo con la misma orientación radial que la de las vainas. Esta anatomía foliar especializada comúnmente se denomina anatomía del tipo Kranz y existe una correlación perfecta entre la presencia de fotosíntesis C_4 y la presencia de la anatomía Kranz (Laetsch, 1974; Tregunna *et al.*, 1970; Welkie y Caldwell, 1970).

MATERIAL Y METODOS

Las muestras para el estudio de anatomía foliar fueron obtenidas del Herbario de la Universidad Nacional de El Salvador y son representativas de la flora del noroeste de Centroamérica. Para la determinación de tipo de anatomía foliar se utilizaron esencialmente los métodos descritos en Welkie y Caldwell (1970) y Tregunna *et al.* (1970). Brevemente, hojas enteras o porciones de hojas fueron desprendidas de especímenes del herbario y remojadas en agua por 24 horas. En el caso de las dicotiledóneas la muestra fue montada en agua entre dos láminas de microscopio y se aplicó presión para eliminar efectos ópticos debido al aire en los espacios intercelulares. Si se coloca la muestra delante de una fuente de luz la presencia de anatomía del tipo Kranz se manifiesta en la forma de un retículo verde oscuro sobrepuesto contra un fondo translúcido.

La técnica anterior no es aplicable para detectar con exactitud la anatomía Kranz en las hojas de monocotiledóneas debido a la proximidad de los haces vasculares. Se hicieron a mano cortes transversales de las muestras rehidratadas de hojas de monocotiledóneas y fueron observados microscópicamente.

Los resultados del estudio anatómico fueron comparados con listas de especies C_4 ya publicadas (Downton, 1971b; Downton, 1975; Smith y Brown, 1973; Smith y Turner, 1975; Welkie y Caldwell, 1970).

Las distribuciones altitudinales aproximadas de las especies muestreadas fueron determinadas por los datos de colección y los ámbitos altitudinales según Standley *et al.* (1976). Especies carentes de suficientes datos fueron eliminadas de los cálculos.

RESULTADOS

Los resultados de la encuesta anatómica se presentan en los Cuadros 1 y 2. La anatomía Kranz fue encontrada en 107 especies y 11 familias de las 682 especies y 47 familias muestreadas. Todas las 11 familias ya son conocidas como familias C₄. La mayor contribución al total de 107 especies C₄ se debe a las gramíneas, con 66. En este estudio 48 especies determinadas como C₄ no aparecen en las listas publicadas de especies C₄ anteriormente mencionadas (Cuadro 2).

Todas las especies C₄ determinadas son de forma de vida herbácea, 45% siendo anuales y 55% perennes. De las especies herbáceas C₃ muestreadas 42% son anuales y 58% perennes.

Si se comparan las distribuciones altitudinales de las especies C₄ y C₃ en las 11 familias C₄, se obtiene una regresión altamente significativa de porcentaje de especies C₄ versus elevación (Fig. 1). Una comparación entre las distribuciones altitudinales de las especies C₄ y todas las especies muestreadas rinde el mismo tipo de regresión pero con menores porcentajes C₄ versus elevación. Puesto que la temperatura es un factor ecológico que varía de acuerdo con la elevación, se incluyó una evaluación de este factor en la Figura 1. Esta fue obtenida mediante una interpolación de los datos de 14 estaciones climatológicas de El Salvador (Anónimo, 1976). De todas las medidas de temperatura la temperatura media anual mostró la correlación más alta con elevación ($r = -0,987$; $p < 0,001$).

Como se esperaba, las clases de habitat más frecuentemente reportadas en los datos de colección y en Standley *et al.* (1976) para las especies C₄ fueron habitats abiertos, tales como playas, bancos de arena, llanos y terrenos cultivados.

DISCUSION

Los resultados de la encuesta taxonómica no deberían considerarse como representativos del verdadero porcentaje de especies C₄ en la flora de la región puesto que el muestreo fue llevado a cabo preferencialmente en las familias y órdenes con mayor probabilidad de contener especies C₄.

Los resultados aquí reportados apoyan observaciones anteriores en que la fotosíntesis C₄ es restringida casi exclusivamente a la forma de vida herbácea, siendo las especies C₄ arborescentes de *Euphorbia* del bosque lluvioso de las Islas Hawaianas la única excepción reportada (Pearcy y Troughton, 1975). Carecemos de reportes de otras islas oceánicas para determinar si este es un fenómeno general. La exclusión de especies C₄ de otros bosques como los de Centroamérica puede deberse a la ausencia de una forma de vida adecuada para competir efectivamente con las especies C₃ arborescentes. En habitats sombreados los mayores requisitos energéticos de la fotosíntesis C₄ presentan una desventaja competitiva.

Se ha reportado que cuando especies C₃ y C₄ de la misma forma de vida ocurren juntas frecuentemente hay un desplazamiento estacional de las actividades de las plantas C₄ que resulta en una disminución de la competencia interespecífica (Mooney, 1972; Williams y Markley, 1973). Esto ocurre por ejemplo en el Desierto Mohave de California donde las anuales del invierno son plantas C₃ mientras la mayoría de las anuales del verano son plantas C₄ (Mooney, 1972). En la región del presente estudio el régimen térmico no varía tanto como el régimen pluvial y una posibilidad es la sincronización de actividades al régimen hídrico con las especies C₄ alcanzando su desarrollo máximo durante las porciones más secas del año. No existen suficientes observaciones fenológicas en la región de estudio para verificar esta sugerencia pero observaciones procedentes de las sabanas inundables del sur de

CUADRO 1

Resumen taxonómico de la distribución de la anatomía foliar C₄ y C₃ según Cronquist, 1968

Grupos Taxonómicos	Géneros C ₄ /C ₃	Especies C ₄ /C ₃
Clase: Magnoliopsida*		
Subclase: Asteridae		
Orden: Asterales		
Familia: Compositae	2/50	9/77
Orden: Campanulales		
Familia: Campanulaceae	0/4	0/9
Orden: Gentianales		
Familia: Asclepiadaceae	0/8	0/16
Orden: Lamiales		
Familia: Boraginaceae	1/4	1/17
Labiatae	0/7	0/20
Verbenaceae	0/11	0/21
Orden: Dipsacales		
Familia: Caprifoliaceae	0/2	0/2
Valerianaceae	0/1	0/3
Orden: Polemoniales		
Familia: Convolvulaceae	2/5	3/8
Hydrophyllaceae	0/3	0/3
Polemoniaceae	0/2	0/5
Solanaceae	0/7	0/24
Orden: Rubiales		
Familia: Rubiaceae	0/28	0/34
Orden: Scrophulariales		
Familia: Acanthaceae	0/15	0/24
Gesneriaceae	0/9	0/14
Scrophylariaceae	0/12	0/15
Subclase: Caryophyllidae		
Orden: Batales		
Familia: Bataceae	0/1	0/1
Orden: Caryophyllales		
Familia: Aizoaceae	1/0	1/0
Amaranthaceae	2/3	6/5
Caryophyllaceae	0/4	0/6
Chenopodiaceae	0/1	0/2
Nyctaginaceae	1/3	1/6
Phytolaccaceae	0/6	0/6
Portulacaceae	1/1	2/2
Orden: Polygonales		
Familia: Polygonaceae	0/1	0/5
Subclase: Dilleniidae		

CUADRO 1 (Cont.)

Grupos Taxonómicos	Géneros C ₄ /C ₃	Especies C ₄ /C ₃
Orden: Capparales		
Familia: Capparaceae	0/4	0/5
Brassicaceae	0/4	0/5
Orden: Malvales		
Familia: Malvaceae	0/11	0/16
Sterculiaceae	0/7	0/10
Orden: Theales		
Familia: Hypericaceae	0/4	0/5
Orden: Violales		
Familia: Cucurbitaceae	0/7	0/10
Flacourtiaceae	0/4	0/9
Subclase: Magnoliidae		
Orden: Papaverales		
Familia: Papaveraceae	0/1	0/1
Subclase: Rosidae		
Orden: Euphorbiales		
Familia: Euphorbiaceae	1/11	5/27
Orden: Geraniales		
Familia: Geraniaceae	0/1	0/1
Oxalidaceae	0/3	0/5
Orden: Polygalales		
Familia: Malpighiaceae	0/7	0/8
Polygalaceae	0/3	0/8
Orden: Myrtales		
Familia: Onagraceae	0/5	0/16
Orden: Rosales		
Familia: Leguminosae	0/35	0/83
Rosaceae	0/5	0/5
Orden: Sapindales		
Familia: Burseraceae	0/1	0/3
Meliaceae	0/3	0/5
Simaroubaceae	0/3	0/3
Zygophyllaccac	1/0	2/0
Clase: Liliopsida*		
Subclase: Commelinidae		
Orden: Cyperales		
Familia: Cyperaceae	3/1	11/7
Graminae	27/13	66/18
TOTALES:	42/321	107/575

* *Vide* Becker, 1973

Venezuela indican una gradación en dominancia entre gramíneas de tipos C_3 y C_4 a lo largo de un gradiente hídrico, los tipos C_3 siendo dominantes en las zonas bajas con un régimen hídrico favorable durante todo el año y los tipos C_4 dominando las zonas elevadas sujetas a desecación periódica (Medina *et al.*, 1976).

La distribución altitudinal observada de las especies C_4 probablemente no es el resultado de la acción de un solo factor sino de varios. Aunque el análisis estadístico no puede comprobar relaciones causativas entre factores ambientales y la abundancia relativa de especies C_4 , funciona para seleccionar las variables ambientales más correlacionadas con la abundancia. La temperatura es el factor ambiental que muestra la variación más regular de acuerdo con la elevación y hay buena razón para creer que es la variable más importante con respecto a la proporción de una flora constituida por especies C_4 . Teeri y Stowe (1976) han demostrado una fuerte correlación positiva entre el porcentaje de gramíneas C_4 y altas temperaturas mínimas durante la estación de crecimiento en 27 regiones de América del Norte. La misma tendencia hacia un aumento en la proporción de especies C_4 a medida que aumenta la temperatura fue observada en el presente estudio utilizando la variable de temperatura media anual. En los trópicos donde la variación diurna de temperatura es mayor que la variación anual, la temperatura media anual o la temperatura mínima anual son variables apropiadas para demostrar una correlación con porcentaje de especies C_4 , mientras en las zonas templadas la temperatura media anual no es un índice confiable de condiciones durante la estación de crecimiento.

Existen varios reportes que describen los efectos adversos fisiológicos sobre gramíneas C_4 causados por breves exposiciones a temperaturas relativamente bajas. La naturaleza de estos efectos incluye acumulación de almidón en los cloroplastos (Hilliard y West, 1970) e inhibición del desarrollo de los cloroplastos del mesofilo (Slack *et al.*, 1974). Estos y otros efectos adversos generalmente se manifiestan con exposición a temperaturas alrededor de 10 C. La Figura 1 sugiere que los efectos adversos de temperaturas bajas no son restringidos exclusivamente a las gramíneas C_4 . Se ve que de las especies que extienden su ámbito hasta lugares con una temperatura media anual aproximada de 10 C en las 11 familias C_4 muestreadas, menos de 6% son especies C_4 . Esto puede compararse al 38% de especies C_4 correspondiente a lugares cerca del nivel del mar (Fig. 1). La relación estrecha entre porcentaje de gramíneas C_4 y temperatura ha sido explorada para intentar construir un paleotermómetro en África basado en el análisis de restos fósiles de gramíneas (D. Livingstone, comunicación personal). Indudablemente, otros factores además de la temperatura influyen en la distribución altitudinal de las especies C_4 .

Aún en presencia de condiciones térmicas adecuadas, la restricción a la forma de vida herbácea anteriormente mencionada impediría el establecimiento de especies C_4 en comunidades cerradas y es probable que una porción del patrón de la distribución de especies C_4 en esta región se debe al hecho que la frecuencia de sitios abiertos por actividades humanas es mayor en las elevaciones medias y bajas. Dentro de una zona de temperatura uniforme, estos factores y otros como variaciones en el régimen hídrico, no afectarían tanto la importancia relativa sino la importancia absoluta de especies C_4 .

Aquí se ha reportado la importancia relativa de especies C_4 a lo largo de un gradiente altitudinal. La medida de la importancia absoluta de especies C_4 en términos de biomasa en varias clases de habitat en zonas de temperatura relativamente uniforme y a lo largo del gradiente altitudinal proporcionaría más información sobre las condiciones ecológicas específicas que favorecen la presencia del sistema fotosintético C_4 .

CUADRO 2

Distribución taxonómica de la anatomía foliar
tipo C₄ dentro de las familias examinadas

1.	Aizoaceae	(6)*	<i>Kyllinga brevifolia</i>	(2)
	<i>Trianthema portulacastrum</i>			
2.	Amaranthaceae	(6)	7. Euphorbiaceae	
	<i>Alternanthera repens</i>	(6)	<i>Euphorbia densiflora</i>	(**)
	<i>Amaranthus hybridus</i>	(6)	<i>E. glomerifera</i>	(**)
	<i>A. spinosus</i>	(6)	<i>E. hirta</i>	(6)
	<i>Gomphrena dispersa</i>	(1)	<i>E. hypericefolia</i>	(2)
	<i>G. globosa</i>		<i>E. thymifolia</i>	(2)
3.	Boraginaceae	(**)	8. Graminae	
	<i>Heliotropium fruticosum</i>		<i>Andropogon angustatus</i>	(**)
4.	Compositae	(5)	<i>A. glomeratus</i>	(4)
	<i>Chrysanthemum americanum</i>	(5)	<i>A. selloanus</i>	(**)
	<i>Pectis arenaria</i>	(**)	<i>A. semiberbis</i>	(**)
	<i>P. bonplandiana</i>	(5)	<i>Antheophora hermaphrodita</i>	(4)
	<i>P. capillaris</i>	(5)	<i>Aristida ascensionis</i>	(1)
	<i>P. dichotoma</i>	(**)	<i>A. jorullensis</i>	(**)
	<i>P. elongata</i>	(**)	<i>Arundinella berteroniana</i>	(4)
	<i>P. flava</i>	(5)	<i>A. deppeana</i>	(4)
	<i>P. prostrata</i>	(5)	<i>Axonopus affinis</i>	(4)
	<i>P. saturejoides</i>		<i>A. compressus</i>	(1)
5.	Convolvulaceae	(**)	<i>Bouteloua alamosana</i>	(**)
	<i>Aniseia cernua</i>	(6)	<i>B. chondrosioides</i>	(**)
	<i>Evolvulus alsinoides</i>	(**)	<i>B. curtispindula</i>	(1)
	<i>E. nummularis</i>		<i>B. disticha</i>	(**)
6.	Cyperaceae	(1)	<i>Cenchrus Browneii</i>	(**)
	<i>Cyperus albomarginatus</i>	(**)	<i>C. echinatus</i>	(1)
	<i>C. amabilis</i>	(**)	<i>Coix lacryma-jobi</i>	(1)
	<i>C. articulatus</i>	(**)	<i>Cynodon dactylon</i>	(1)
	<i>C. flavescens</i>	(**)	<i>Chaetium bromoides</i>	(**)
	<i>C. ligularis</i>	(2)	<i>Chloris gayana</i>	(1)
	<i>C. odoratus</i>	(1)	<i>C. radiata</i>	(**)
	<i>C. rotundus</i>	(**)	<i>C. virgata</i>	(**)
	<i>Fimbristylis annua</i>	(2)	<i>Dactyloctenium aegyptium</i>	(1)
	<i>F. miliacea</i>	(**)	<i>Digitaria horizontalis</i>	(**)
	<i>F. spathacea</i>			

CUADRO 2 (Cont.)

<i>Echinochloa colonum</i>	(1)	<i>P. plicatum</i>	(**)
<i>Eleusine indica</i>	(1)	<i>P. repens</i>	(3)
<i>Eragrostis acutiflora</i>	(**)	<i>P. squamulatum</i>	(**)
<i>E. amabilis</i>	(**)	<i>Pennisetum bambusifforme</i>	(**)
<i>E. cilianensis</i>	(4)	<i>P. ciliare</i>	(4)
<i>E. ciliaris</i>	(**)	<i>P. purpureum</i>	(1)
<i>E. maypurensis</i>	(**)	<i>P. setosum</i>	(2)
<i>E. prolifera</i>	(**)	<i>Pentarraphis scabra</i>	(**)
<i>Jouvea pilosa</i>	(4)	<i>Rhynchelytrum repens</i>	(2)
<i>J. straminea</i>	(**)	<i>R. roseum</i>	(4)
<i>Leptochloa filiformis</i>	(**)	<i>Setaria geniculata</i>	(**)
<i>Melinis minutiflora</i>	(1)	<i>S. longipila</i>	(**)
<i>Muhlenbergia cenchroides</i>	(**)	<i>S. vulpisetia</i>	(**)
<i>M. setaroides</i>	(**)	<i>Sporobolus indicus</i>	(3)
<i>Panicum geminatum</i>	(4)	<i>S. poiretti</i>	(4)
<i>P. maximum</i>	(1)	<i>Trichachne insularis</i>	(1)
<i>P. purpurascens</i>	(4)	9. Nyctaginaceae	
<i>Paspalum conjugatum</i>	(4)	<i>Boerhaavia erecta</i>	(6)
<i>P. costaricense</i>	(**)	10. Portulacaceae	
<i>P. geminatum</i>	(**)	<i>Portulaca oleracea</i>	(1)
<i>P. multicaule</i>	(**)	11. Zygophyllaceae	
<i>P. notatum</i>	(1)	<i>Kallstroemia caribaea</i>	(**)
<i>P. paniculatum</i>	(**)	<i>K. maxima</i>	(**)

-
- | | | |
|-------------------------|-----------------------------|--|
| * Número de referencia: | 4. | Smith y Brown, 1973 |
| 1. | Downton, 1971 | 5. Smith y Turner, 1975 |
| 2. | Downton, 1975 | 6. Welkie y Caldwell, 1970 |
| 3. | Medina <i>et al.</i> , 1976 | ** No aparece en las listas consultadas. |

AGRADECIMIENTO

Agradezco al Lic. Jose Salvador Flores el apoyo del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de El Salvador durante la investigación y a la Sra. Edy Montalvo por haber hecho disponibles los recursos del Herbario de la Universidad Nacional de El Salvador. También estoy agradecido con el Dr. Gustavo Escobar por haber revisado el manuscrito.

REFERENCIAS

- Becker, K. M.
1973. A comparison of Angiosperm classification systems. *Taxon*, 22: 19-50.
- Björkman, O.
1971. Comparative CO₂ exchange in higher plants, p. 18-32. In M. D. Hatch, C. B. Osmond, & R. O. Slatyer (eds.). *Photosynthesis and Photorespiration*. Wiley-Interscience, N. Y.
- Cronquist, A.
1968. *The evolution and classification of flowering plants*. Houghton Mifflin Co., Boston. 396 p.
- Downton, W. J. S.
1971a. Adaptive and evolutionary aspects of C₄ photosynthesis, p. 3-17. In M. D., Hatch, C. B. Osmond, & R. O. Slatyer, (eds.). *Photosynthesis and Photorespiration*. Wiley-Interscience, N. Y.
- Downton, W. J. S.
1971b. Checklist of C₄ species, p. 554-558. In M. D. Hatch, C. B. Osmond, & R. O. Slatyer (eds.). *Photosynthesis and Photorespiration*. Wiley-Interscience, N. Y.
- Downton, W. J. S.
1975. The occurrence of C₄ photosynthesis among plants. *Photosynthetica*. 9: 96-105.
- El Salvador, Servicio Meteorológico
1976. Almanaque Salvadoreño. 88 p.
- Hatch, M. D., & C. R. Slack
1970. Photosynthetic CO₂ -fixation pathways. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 21: 141-159.
- Hilliard, J. H. & S. H. West
1970. Starch accumulation associated with growth reduction at low temperatures in a tropical plant. *Science*, 168: 494-496.
- Laetsch, W. M.
1974. The C₄ syndrome: A structural analysis. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 25: 27-42.
- Medina, E., T. de Bifano, & M. Delgado.
1976. Diferenciación fotosintética en plantas superiores. *Interciencia*, 1: 96-102.
- Mooney, H. A.
1972. The carbon balance of plants. *Ann. Rev. Ecol. System.*, 3: 315-346.
- Pearcy, R. W., & J. Troughton
1975. C₄ photosynthesis in tree form Euphorbia species from Hawaiian rainforest sites. *Plant Physiol.*, 55: 1054-1056.
- Slack, C. R., P. G. Roghan, & H. C. M. Bassett
1974. Selective inhibition of mesophyll chloroplast development in some C₄ pathway species by low night temperature. *Planta*, 118: 57-73.
- Smith, B. N., & W. V. Brown
1973. The Kranz syndrome in the Graminae as indicated by carbon isotopic ratios. *Amer. J. Bot.*, 60: 505-513.
- Smith, B. N., & B. L. Turner
1975. Distribution of Kranz syndrome among the Asteraceae. *Amer. J. Bot.*, 62: 541-545.

Standley, P. C., J. A. Steyermark, & L. O. Williams

1976. *Flora of Guatemala*. Field Museum of Natural History, Chicago. Fieldiana 24(1-XII).

Teeri, J. A., & L. G. Stowe

1976. Climatic patterns and the distribution of C₄ grasses in North America. *Oecologia*, 23: 1-12.

Tregunna, E. B., B. N. Smith, J. A. Berry, & W. J. S. Downton

1970. Some methods for studying the photosynthetic taxonomy of the angiosperms. *Can. J. Bot.*, 48: 1209-1214.

Welkie, G. W., & M. Caldwell

1970. Leaf anatomy in some dicotyledon families as related to the C₃ and C₄ pathways of carbon fixation. *Can. J. Bot.*, 48: 2135-2146.

Williams G. J., III, & J. L. Markely

1973. The photosynthetic pathway type of North American shortgrass prairie species and some ecological implications. *Photosynthetica*, 7: 262-270.

Fig. 1. Regresión de porcentaje de especies C₄ en las familias C₄ muestreadas versus elevación y temperatura media anual aproximada (% C₄ = 40 - .012x; x = elevación)

