

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DIVISIÓN DE AGRONOMÍA

DEPARTAMENTO FORESTAL



Larrea tridentata (DC.) Coville: Importancia Ecológica, Servicios Ecosistémicos y Aprovechamiento Sustentable

Por:

SIMRI ITAI GARCÍA DE LEÓN

MONOGRAFÍA

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

INGENIERO FORESTAL

Saltillo, Coahuila, México

Diciembre, 2025

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DIVISIÓN DE AGRONOMÍA

DEPARTAMENTO FORESTAL

Larrea tridentata (DC.) Coville: Importancia Ecológica, Servicios Ecosistémicos y Aprovechamiento Sustentable

Por:

SIMRI ITAI GARCÍA DE LEÓN

MONOGRAFÍA

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

INGENIERO FORESTAL

Aprobada por el Comité de Asesoría:


Dr. Eduardo Alberto Lara Reimers
Asesor Principal


Ing. Jorge Alberto Portillo García
Asesor Principal Externo


M.C. José Armando Najera Castro
Coasesor


Ing. Sergio Braham Sabag
Coasesor


Dr. Alberto Sandoval Rangel
Coordinador de la División de Agronomía



Saltillo, Coahuila, México

Diciembre, 2025

DEDICATORIA

A mis padres, el Sr. Domildo García Morales y Sra. Senovia de León Pérez, por su amor incondicional, por su esfuerzo diario y por enseñarme que el trabajo honesto y la perseverancia abren caminos. Este logro es tan suyo como mío.

A mi familia, por su apoyo, comprensión y paciencia en los momentos de ausencia, cansancio y estrés. Gracias por creer en mí incluso cuando yo dudaba.

A quienes ya no están físicamente, pero siguen presentes en mi memoria. Sus enseñanzas, consejos y ejemplo me acompañaron durante este proceso y me dieron fuerza para continuar.

Y a todas las personas que, de una u otra forma, sembraron en mí las ganas de superarme profesionalmente.

AGRADECIMIENTOS

A Dios, por la vida, la salud y la fortaleza para concluir esta etapa.

A mis padres y a mi familia, por su apoyo moral, emocional y económico durante mi formación profesional. Gracias por su confianza, por sus palabras de aliento y por estar presentes en cada paso de este camino.

A mi hermano, Isaac García de León, que, a pesar de la distancia, siempre estuvo presente con sus consejos.

A mis amigos, Yoni Gabriel Morales, Carlos Alberto Gabriel Zunun y Rudisel Gómez Roblero, por su amistad y apoyo en este gran camino universitario.

A compañeros y amigos, Leonel Rocha Ramos, Ernesto Pérez, Ángel Rosendo Zamora García, Braulio Cerón Chaves y Daniel López Gines, por las risas, las desveladas, los trabajos en equipo, las salidas a campo y el apoyo mutuo en los momentos difíciles. Gracias por hacer de esta etapa una experiencia inolvidable.

Al Ing. Jorge Alberto Portillo García, con quien tuve la oportunidad de realizar mis prácticas y colaborar en diversos trabajos relacionados con el área forestal, por la confianza brindada, por permitirme aprender de la práctica profesional y por ofrecerme un espacio en su equipo de trabajo.

A los integrantes de mi comité, por el tiempo dedicado a la revisión de este documento y por sus valiosas observaciones que contribuyeron a mejorar la calidad académica.

A los docentes, que a lo largo de la carrera compartieron no solo conocimientos técnicos, sino también su pasión por el ámbito forestal.

A la **Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro** y al **Departamento Forestal**, por la formación académica recibida y por brindarme las herramientas necesarias para desarrollarme como profesionalista.

A ***La Rondalla de Saltillo***, por darme la oportunidad de compartir música y escenario. Los ensayos, giras y presentaciones no solo fueron experiencias musicales, sino también lecciones de vida que me enseñaron a trabajar en equipo, a valorar el esfuerzo colectivo y a nunca dejar de perseguir mis sueños.

Finalmente, a todas aquellas personas que, de manera directa o indirecta, contribuyeron a la realización de este trabajo.

A cada una y cada uno, mi más sincero agradecimiento.

DECLARACIÓN DE NO PLAGIO

El autor quien es el responsable directo, jura bajo protesta de decir verdad que no se incurrió en plagio o conducta académica incorrecta en los siguientes aspectos:

Reproducción de fragmentos o textos sin citar la fuente o autor original (corta y pega); reproducir un texto propio publicado anteriormente sin hacer referencia al documento original (auto plagio); comprar, robar o pedir prestados los datos o la tesis para presentarla como propia; omitir referencias bibliográficas o citar textualmente sin usar comillas; utilizar ideas o razonamientos de un autor sin citarlo; utilizar material digital como imágenes, videos, ilustraciones, graficas, mapas o datos sin citar al autor original y/o fuente, así mismo tengo conocimiento de que cualquier uso distinto de estos materiales como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por las autoridades correspondientes.

Por lo anterior me responsabilizo de las consecuencias de cualquier tipo de plagio en caso de existir y declaro que este trabajo es original.

Pasante



Simón Itai García de León

ÍNDICE DE CONTENIDO

I. INTRODUCCION	1
1.1 Justificación	3
1.2 Objetivos	4
1.3 Marco teórico	4
II. METODOLOGIA	6
III. ANTECEDENTES E HISTORIA DE LA GOBERNADORA	8
3.1. Origen y evolución de la especie	8
3.2 Usos históricos y etnobotánicos de <i>Larrea tridentata</i> (gobernadora) ..	10
3.3. Importancia cultural y simbólica	11
3.4. Estado del conocimiento científico sobre la gobernadora	12
IV. ASPECTOS GENERALES DE LA GOBERNADORA	16
4.1. Taxonomía y clasificación botánica	16
4.2. Distribución geográfica y hábitat	18
4.2.1. Distribución general	18
4.2.2. Rango altitudinal y clima	19
4.2.3. Ambiente	19
4.2.4. Asociaciones y fisonomía	19
4.2.5. Patrones geográficos finos (citotipos)	20
4.3. Morfología	21
4.3.1. Habito y arquitectura	21
4.3.2. Sistema radicular	22
4.3.3. Hojas	23
4.3.4. Flores	23
4.3.5. Frutos	23
4.4. Adaptaciones a ambientes áridos y semiáridos	25
4.4.1. Ahorro de agua en las hojas	25
4.4.2. Movimiento foliar y arquitectura de copa	25
4.4.3. Estrategia de raíces y uso de pulsos de agua	26
4.4.4. Alianzas subterráneas	26
4.4.5. Defensas químicas	26
4.4.6. Poliploidía y gradientes ambientales	27

V. IMPORTANCIA ECOLÓGICA.....	28
5.1. Papel en la estructura y dinámica de los ecosistemas desérticos.....	28
Arquitectura del mosaico suelo–vegetación	28
5.1.1. Hidrología de parches.....	28
5.1.2. Patrones espaciales y autoorganización	28
5.1.3. Dominancia estructural y coberturas	29
5.1.4. Dinámica poblacional lenta con pulsos.....	29
5.1.5. Conectividad ecohidrológica del paisaje.....	29
5.2. Interacciones con flora y fauna asociada (alelopatías y reproducción fenológica).....	30
5.2.1. Interacciones con la flora (facilitación, competencia y alelopatía).	30
Plantas nodrizas.....	30
Islas de fertilidad y vecindad	30
Interferencia subterránea y espaciamiento.....	31
Competencia directa	31
Alelopatía química.....	31
5.2.2. Interacciones con la fauna (polinizadores, herbívoros y depredadores de semillas)	32
Polinización especializada.....	32
Efectos de fragmentación y aislamiento.....	33
Herbivoría vertebrada e insectos especializados	33
Refugio, anidación y uso de hábitat	34
Depredación/dispersión de semillas.....	34
5.3. Contribución al control de erosión y estabilidad del suelo	34
5.3.1. Erosión hídrica.....	35
5.3.2. Implicaciones de manejo	36
5.4. Rol como especie dominante en comunidades vegetales (competencias y desventajas).....	36
5.4.1 mecanismos de dominancia	36
Captura de recursos y tolerancia al estrés	36
Interferencia subterránea	36
Modificación del micrositio.....	37
5.4.2. Competencias.....	37

Gramíneas, perenes y anuales	37
Arbustos codominantes	37
Facilitación condicionada	38
5.4.3. Desventajas y costos de dominio	38
Baja diversidad herbácea en matorrales de gobernadora	38
Vulnerabilidad al fuego moderno	39
VI. SERVICIOS ECOSISTÉMICOS	40
6.1. Servicios de provisión: recursos medicinales y usos tradicionales....	40
6.1.2. Principios activos y base farmacológica	40
6.2. Servicios de regulación: captura de carbono, regulación microclimática e hidrológica	41
6.2.1. Captura y almacenamiento de carbono	41
6.2.2. Regulación microclimática	42
6.2.3. Regulación hidrológica	42
6.3. Servicios culturales: importancia en la medicina herbolaria y la cosmovisión local.....	43
6.4. Servicios de soporte: biodiversidad, fertilidad del suelo y funciones estructurales	44
6.4.1. Soporte a la biodiversidad	44
6.4.2. Fertilidad del suelo y redes edáficas (materia orgánica, microbiota y micorrizas)	45
6.4.3. Banco de semillas, reclutamiento y regeneración	46
6.4.4. Estructura física, captura de sedimentos y conectividad	47
VII. POTENCIAL DE APROVECHAMIENTO.	48
7.1. Uso industrial, agropecuario y de control antihelmíntico	48
7.1.1. Usos industriales	48
Antioxidante en combustibles.....	48
Materia prima cosmética	49
7.1.3. Uso agropecuario	49
Sanidad en bovinos lecheros	50
Manejo fitosanitario en cultivos	51
7.2. Potencial biotecnológico y farmacológico	51
7.2.2. Principales compuestos y fracciones útiles	52

7.2.3. Actividades farmacológicas con valor de aplicación	52
Antioxidante y modulación del estrés oxidativo	52
Antitumoral y neuroprotector	52
Hepatoprotección y efectos metabólicos/renales	53
Antiinflamatorio.....	53
Antibacteriano	53
Antimicobacteriano, antiviral, antiprotozoario y antihelmíntico	54
Biocontrol en agricultura e insecticida	55
7.2.4. Seguridad y efectos adversos	55
7.2.5. Implicaciones y prospectiva biotecnológica	55
7.3. Reproducción en vivero	56
VIII. PROBLEMÁTICAS Y RETOS.....	58
8.1. Amenazas ecológicas y presión antrópica.....	58
8.1.1. Fuego e invasoras. Hay que anexar referencias	58
8.1.2. Depósito de nitrógeno y sinergias	59
8.1.3. Sequías y eventos extremos	59
8.1.4. Cambio de uso de suelo e infraestructura	60
8.1.5. Extracción y mercado herbolario	60
8.2. Riesgos por sobreexplotación de la especie	60
8.2.1. Extracción de biomasa	61
8.2.2. Cosecha de semilla para restauración y mercado.....	61
8.2.3. Riesgos sanitarios y reputacionales	62
8.2.4. Efectos genéticos y de estructura poblacional.....	62
8.3. Vacíos y prioridades de investigación.....	63
8.3.1. Demografía, reclutamiento y extremos climáticos.	63
8.3.2. Fuego, pastos invasores y deposición de N	64
8.3.3. Restauración: procedencia, mezcla de especies y técnicas de establecimiento.....	64
8.3.4. Alometría, carbono y teledetección multiescala.....	64
8.3.5. Microbioma, biocostras y establecimiento	65
8.4. Políticas y normativas relacionadas con su conservación.....	65
IX. CONCLUSIONES	66
REFERENCIAS	69

Índice de Tablas

Tabla 1. Basionomia de <i>Larrea tridentata</i>	17
--	----

Índice de Figuras

Figura 1. Distribución geográfica de <i>Larrea tridentata</i> . (Mapa del Servicio Forestal del USDA)	18
Figura 2. Arbusto de <i>Larrea tridentata</i> . (CONABIO, 2012)	22
Figura 3. Hojas, flores y frutos de <i>Larrea tridentata</i> . (CONABIO, 2012)	24
Figura 4. <i>Larrea tridentata</i> . A) Tallo y ramas; B) Hojas; C) Fruto; D) Flor. (Rzedowski y Calderon, 1988)	24

Abstract

Larrea tridentata (creosote bush) is one of the most emblematic and ecologically important species of the arid ecosystems of northern Mexico and the southwestern United States. This monograph examines its evolutionary origin, geographic distribution, morphology, physiological adaptations, ecological functions, and ecosystem services, along with its traditional uses, biotechnological potential, and current environmental challenges. Through an extensive and systematic literature review, information was integrated on polyploidy, patch dynamics, plant–plant and plant–animal interactions, soil nutrient cycling, carbon storage, cultural value, and industrial, agricultural, and pharmacological applications. The reviewed evidence highlights *L. tridentata* as a keystone species in desert shrublands, where it forms fertile islands, enhances water infiltration, supports diverse guilds of pollinators and specialized herbivores, and contributes to landscape-level stability. Despite its resilience, the species faces threats such as invasive annual grasses, increasing fire frequency, habitat fragmentation, unregulated harvesting, and climate-driven extreme events. This study concludes that sustainable management of *L. tridentata* requires regulated harvesting, protection of desert shrublands, control of invasive species, restoration using locally adapted plant material, and further research on demography, genetics, microbiome interactions, remote sensing, and toxicological profiles. Strengthening these efforts will help maintain the ecological, cultural, and economic services provided by *Larrea tridentata* in North American deserts.

Keywords: *Larrea tridentata*; creosote bush; arid ecosystems; desert shrubland; polyploidy; fertile islands; ecosystem services; traditional uses; NDGA; sustainable management; ecological restoration.

Resumen

La gobernadora (*Larrea tridentata*) es una de las especies más representativas de los ecosistemas áridos del norte de México y el suroeste de Estados Unidos. Esta monografía analiza su origen evolutivo, distribución, morfología, adaptaciones fisiológicas, importancia ecológica y servicios ecosistémicos, así como sus usos tradicionales, potencial biotecnológico y problemáticas actuales. A través de una revisión bibliográfica amplia y sistemática, se integraron estudios sobre poliploidía, ecología de parches, interacciones planta–planta y planta–fauna, dinámica del suelo, captura de carbono, valor cultural y aplicaciones industriales, agropecuarias y farmacológicas. Los resultados evidencian que *L. tridentata* es una especie clave en la estructura y funcionamiento de los matorrales desérticos, donde genera islas de fertilidad, modula la infiltración de agua, sostiene comunidades de polinizadores y herbívoros especializados, y confiere estabilidad ecológica al paisaje. Sin embargo, enfrenta amenazas como la expansión de pastos invasores, el aumento de incendios, la fragmentación del hábitat, la extracción no regulada y los efectos del cambio climático. Se concluye que el manejo sustentable de la especie requiere regular la colecta, conservar los matorrales donde domina, controlar invasoras, fomentar la restauración con material de procedencia local y fortalecer la investigación sobre demografía, genética, microbioma, teledetección y toxicología. La integración de estos enfoques permitirá mantener los servicios ecosistémicos, culturales y económicos que aporta *Larrea tridentata* en los desiertos de Norteamérica.

Palabras clave: *Larrea tridentata*; gobernadora; ecosistemas áridos; matorral desértico; poliploidía; islas de fertilidad; servicios ecosistémicos; usos tradicionales; NDGA; manejo sustentable; restauración ecológica.

I. INTRODUCCION

En México existe una gran diversidad y una gran cantidad de especies vegetales, ante esto, los tipos de vegetaciones alojan entre 23,000 y 30,000 especies (Rzedowski 1991; Villaseñor 2016), Muchas de estas especies solo se encuentran en ecosistemas específicos, como es el caso de las zonas áridas.

Rivera (1987) menciona que, en nuestro país, las zonas áridas cubren aproximadamente el 60 % del territorio. Aunque hay pequeñas áreas distribuidas en distintas regiones por causas del clima local, la mayor parte de estas zonas áridas se encuentra en el desierto Chihuahuense y Sonorense, que forman parte de una gran franja que cruza varias partes del mundo (Challenger y Soberón, 2008).

En estas regiones áridas y semiáridas se desarrollan especies adaptadas a las condiciones extremas, entre ellas la gobernadora (*Larrea tridentata* (DC.) Coville), considerada una de las plantas representativas de los desiertos del norte de México y del suroeste de Estados Unidos (García y González, 2020). Este arbusto perenne se distingue por su capacidad de resistir la sequía, regular la pérdida de agua y dominar amplias extensiones de terreno, lo que le da un papel clave en la estructura y dinámica de los ecosistemas desérticos (Rzedowski, 2006).

Desde tiempos prehispánicos, la gobernadora ha sido utilizada en la medicina tradicional para el tratar el reumatismo, infecciones cutáneas, problemas respiratorios y renales, entre otros (Camacho-Ruiz *et al.*, 2017). Investigaciones que se han realizado recientemente han documentado que contiene metabolitos secundarios con propiedades antimicrobianas, antioxidantes y antiinflamatorias, lo que la convierte en un recurso de interés tanto etnobotánico como farmacológico e industrial (Arteaga *et al.*, 2005; Camacho-Ruiz *et al.*, 2017).

Más allá de su importancia medicinal, *Larrea tridentata* desempeña un papel fundamental en los servicios ecosistémicos de las zonas áridas, ya que contribuye a la conservación del suelo, la regulación microclimática y la provisión de hábitat para numerosas especies de flora y fauna (Martínez *et al.*, 2012).

Por lo anterior, resulta necesario profundizar en el conocimiento de su ecología, sus usos y su potencial de aprovechamiento, de manera que se garantice tanto su conservación como su contribución a los beneficios que aporta a las comunidades humanas y al medio ambiente.

1.1 Justificación

Para elaborar esta monografía se tomaron en cuenta varios factores, entre los cuales destacan:

El punto de vista ecológico, tomando en cuenta que se trata de una planta dominante y que tiene un papel importante en los ecosistemas desérticos, donde cumple funciones importantes, tales como evitar la erosión, mejorar la calidad del suelo y mantener el equilibrio con otras especies de plantas y animales; es por ello que su presencia es significativa para el funcionamiento del ecosistema (García y González, 2020).

Además de tener un valor natural, tiene un valor socioeconómico, ya que esta especie ha sido aprovechada tradicionalmente con fines medicinales, productivos y de alimento para animales (Camacho-Ruiz *et al.*, 2017), lo que la convierte en un recurso valioso tanto para las comunidades rurales como para ciertas industrias, como la farmacéutica (Arteaga *et al.*, 2005).

Y por último se tomó en cuenta la conservación, esto debido a que, si se estudia profundamente, puede llevar a preservar hasta su propio hábitat y para ello se debe considerar el estudio de su uso sostenible y acciones para su restauración, ya que enfrenta amenazas importantes como la degradación de las zonas áridas, el cambio climático, cambio de uso de suelo y ultimadamente industrial (Challenger y Soberón, 2008).

Tomando en cuenta lo anterior, estos factores fueron importantes para la realización de esta monografía y, así, no solo tener material académico, sino también, tener más información relevante de esta especie y como una guía para promover el aprovechamiento sustentable de la especie y su conservación en los ecosistemas donde se desarrolla.

1.2 Objetivos

Objetivo general

Analizar el papel de la gobernadora, tanto por su importancia ecológica, servicios ecosistémicos que proporciona, y su posible potencial de aprovechamiento.

Objetivos específicos

- Analizar los antecedentes de la gobernadora, dada su importancia, tanto cultural como natural.
- Describir las características ecológicas de la gobernadora en los ecosistemas áridos y semiáridos en México.
- Identificar estrategias de manejo y conservación aplicables en zonas áridas y semiáridas.
- Analizar las perspectivas y retos ecológicos, políticos y socioculturales.

1.3 Marco teórico

La *Larrea tridentata*, conocida como la gobernadora, es una planta que fue estudiada por un investigador llamado Coville en 1893. Ese estudio fue publicado en una revista científica de Estados Unidos. Esta planta es muy común en las zonas secas de México y se encuentra también en otros desiertos del norte de América. Se puede ver en grandes extensiones, desde el sur de Estados Unidos, pasando por el desierto de Mojave, el Sonorense y el Chihuahuense, hasta el norte de México.

Hernández (2006) explica que los desiertos cálidos de Norteamérica, donde hoy domina la gobernadora (*Larrea tridentata*), son ecosistemas relativamente recientes. En su forma actual se consolidaron al final de las glaciaciones, hace unos

11 mil años, y la historia evolutiva de *Larrea* y sus razas cromosómicas ayuda a entender ese origen reciente de los desiertos mexicanos.

Esta planta tiene diferentes nombres según el lugar. En Estados Unidos la llaman "Creosote Bush", porque sus hojas producen muchas sustancias químicas. En México se le dice "gobernadora", ya que suele crecer más que otras plantas a su alrededor y ocupar mucho espacio. También es conocida por vivir muchos años.

Lo que la hace especial es que se adapta muy bien a distintos tipos de suelo, incluso a los que están dañados o pobres en nutrientes. Además, soporta bien los climas secos de los desiertos donde vive. Es una de las plantas que mejor resiste la falta de agua en Norteamérica. A menos que haya una sequía muy larga y fuerte, esta planta puede mantener sus hojas verdes y seguir haciendo fotosíntesis, lo que significa que sigue viva y activa por mucho tiempo, incluso con poca agua (Hernández, 2006).

De acuerdo con la descripción clásica de Rzedowski, retomada por la ficha de CONABIO sobre la especie, la gobernadora (*Larrea tridentata*) se considera probablemente la planta mexicana que mejor resiste la falta de agua, ya que soporta ambientes de sequía y calor extremos sin recurrir a estructuras típicas de otras plantas xerófitas, como la succulencia, las espinas o una densa pubescencia, y además mantiene su follaje perennifolio (Rzedowski, 2006; CONABIO, s. f.).

Por lo bien que se adapta, esta planta crece en muchos lugares. Sin embargo, algunas personas la han visto como una planta mala o que estorba, e incluso han querido eliminarla. Pero eso sería un gran error, ya que la gobernadora ha tardado miles de años en adaptarse a las condiciones difíciles del desierto, y eso la hace muy valiosa.

II. METODOLOGIA

La presente monografía se elaboró mediante un enfoque documental y analítico. Para ello, se realizó una revisión bibliográfica exhaustiva que incluyó artículos científicos, libros especializados, tesis universitarias y reportes técnicos provenientes de instituciones como CONABIO, FAO, USDA, NPS y diversas revistas científicas. Asimismo, se consultaron bases de datos académicas como Google Académico, Scielo, Redalyc, Springer, ScienceDirect y repositorios institucionales que permitieron obtener información actualizada y confiable sobre *Larrea tridentata*.

Posteriormente, se llevó a cabo un proceso de selección de información, en el cual se priorizaron documentos relacionados con los aspectos ecológicos de la especie, sus servicios ecosistémicos, su importancia cultural, sus usos tradicionales y productivos, así como su potencial de aprovechamiento sustentable. Esta etapa permitió delimitar las fuentes más pertinentes para los objetivos de la investigación.

Una vez reunida la información, se procedió a la sistematización y organización del contenido, clasificándolo según los capítulos establecidos en el temario: antecedentes históricos, ecología, interacciones bióticas, servicios ecosistémicos, usos y potencial de aprovechamiento, y problemáticas actuales. Esta estructuración permitió integrar de manera ordenada el amplio cuerpo de conocimiento disponible sobre la gobernadora.

Como parte del análisis, se realizó una comparación crítica entre enfoques científicos, tradicionales y socioeconómicos, lo cual permitió obtener una visión integral sobre el papel de *Larrea tridentata* en los ecosistemas áridos y su relevancia para las comunidades humanas. Se contrastaron estudios ecológicos,

etnobotánicos, fisiológicos y biotecnológicos para identificar coincidencias, vacíos de conocimiento y áreas de oportunidad.

Finalmente, se llevó a cabo una síntesis del contenido, integrando los hallazgos en un documento coherente y fundamentado, del cual surgieron las conclusiones y recomendaciones enfocadas en la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable de la especie. Esta integración permitió construir una visión completa de la importancia ecológica, cultural y económica de *Larrea tridentata* en los desiertos del norte de México y el suroeste de Estados Unidos.

III. ANTECEDENTES E HISTORIA DE LA GOBERNADORA

3.1. Origen y evolución de la especie

La especie *Larrea tridentata* es un arbusto que pertenece a la familia ***Zygophyllaceae***, integrada principalmente por especies adaptadas a ambientes áridos y semiáridos (Whitford, 2002). En Sudamérica se encuentran varias especies del género *Larrea*, mientras que en Norteamérica únicamente se estableció *Larrea tridentata* (gobernadora o creosote bush). Diversos análisis filogenéticos basados en ADN de cloroplasto y secuencias ribosomales nucleares han demostrado que *Larrea tridentata* constituye un linaje monofilético en Norteamérica, cuyo pariente más cercano es *Larrea divaricata* Cav., especie sudamericana de distribución en Argentina, Bolivia y Chile (Laport *et al.*, 2012).

Respecto al tiempo de divergencia, se piensa que la gobernadora llegó a Norteamérica desde Sudamérica por un proceso de dispersión a larga distancia, probablemente transportada por el viento y/o animales (Johnson, 1940). Una vez establecida, logró adaptarse a los climas desérticos del norte de México y el suroeste de Estados Unidos. Los científicos estiman que esta separación entre las dos especies ocurrió entre 8.4 y 4.2 millones de años atrás, cuando comenzaron a expandirse los desiertos de América (Lia *et al.*, 2001). Otros estudios más recientes calculan que la colonización de la especie en el continente americano fue un poco más después, entre 3 y 1 millón de años atrás, durante una etapa en la que los climas se hicieron más secos y cálidos (Laport *et al.*, 2012).

De acuerdo con Tejeda (1983), esta planta proviene de Sudamérica y, con el paso del tiempo, aprendió a sobrevivir en los desiertos. Sus formas de reproducirse y

defender su espacio son tan fuertes que le han permitido extenderse a grandes regiones donde muy pocas especies logran sobrevivir. (Wu *et al.*, 2018).

Por otro lado, existe otra teoría de que la dispersión de la especie fue inversa, primero comenzó en Norteamérica como una población diploide y luego se fue moviendo hacia Sudamérica, esto según Turner (1972).

La gobernadora ha tenido una historia evolutiva marcada por dos rasgos clave: su reproducción clonal de larga vida y el clásico poliploide (poblaciones con distinto número de cromosomas) (Lewis, 1980), lo que permitió su adaptación en los desiertos de Norteamérica.

Con el tiempo, la especie formó tres razas cromosomáticas, las cuales son: diploide, tetraploide y hexaploide, que hoy se distribuyen de manera ordenada en los desiertos de Chihuahua, Sonora y Mojave (Yang y Lowe, 1968; Barbour, 1969; Yang, 1970). Esta división nos da a entender que cada forma genética se estableció mejor a gradientes de calor y aridez a medida que el clima se volvió más seco (Hunter *et al.*, 2001; Laport *et al.*, 2012).

En este sentido, la poliploidía representa un mecanismo importante de adaptación y tiene importantes implicaciones evolutivas, entre ellas el aislamiento reproductivo (Levin, 1983; Soltis y Soltis, 1993). Las poblaciones poliploides a menudo suelen mostrar tendencias de autofecundación, reproducción asexual y mayor resistencia a la sequía, características que les facilitan establecerse en ambientes nuevos y con condiciones más extremas (Johnson *et al.*, 1965; Grant, 1971; Lewis, 1980a; Levin, 1983; Ramsey y Schemske, 1998).

Es por ello que la gobernadora es el más abundante en los desiertos de Norteamérica, al grado que su distribución se emplea como referencia para delimitar los bordes de las regiones áridas (Hunter, 2001).

Dada la capacidad de establecerse en zonas con temperaturas extremas, la gobernadora tiende a expresar su longevidad de manera impresionante, tal como menciona Vasek (1980), es el caso de “King Clone”, un anillo del desierto de Mojave con aproximadamente 11,700 años de antigüedad estimada, esto debido a que

existen individuos que se regeneran por los bordes y forman anillos clónales y pueden vivir miles de años.

Entonces, la combinación de variantes cromosómicas adaptadas a diferentes condiciones, expansión después de la glaciación y la clonalidad longeva demuestra el por qué hoy en día la gobernadora es un de las especies más representativas y dominante de las zonas áridas de México y de Estados Unidos, con poblaciones estables.

Estudios recientes revelan que estas variantes influyen mucho en otros organismos asociados como los insectos, reforzando así el papel evolutivo de la poliploidía (Sagraves y Anneberg 2016).

3.2 Usos históricos y etnobotánicos de *Larrea tridentata* (gobernadora)

Es bien sabido que en tiempos remotos no era común el uso de medicamentos como los conocemos actualmente, es por ello que siempre se acudía a los remedios caseros.

En los desiertos de México y el suroeste de Estados Unidos, la gobernadora fue por siglos una botica del desierto (Heron y Yarnell, 2001). Diversos pueblos indígenas preparaban tés, lavados y cataplasmas con hojas y tallos para aliviar heridas, irritaciones de la piel y dolores (Nabham, 1985).

Registros etnobotánicos documentan, por ejemplo, que Pima y Cahuilla usaban infusiones o cataplasmas para tratar cortes, abrasiones y enfermedades de la piel, y también hervían las hojas para aplicarlas sobre llagas y heridas (Mabry *et al.*, 1977). En varios grupos se bebía el té, el cual, como de cualquier planta es de sabor amargo, esto para aliviar malestares digestivos o respiratorios, y se usaban baños para reumatismo y dolencias articulares, también era utilizado como antiséptico y cicatrizante entre otros 14 padecimientos (Mabry *et al.*, 1977; Moerman, 1998)

Además de su uso medicinal, la gobernadora también ha sido utilizado en adhesivos y laca, ya que hospeda al insecto *Tachardiella Larreae* (Comstock, 1882), que produce laca y la deposita en sus tallos (Felger, 1977); este exudado se recolecta como pegamento y sellador, las características de esta laca es que, al calentarse, se ablanda y al enfriarse queda rígido, formándose así, una unión fuerte como la cera de sellado comercial. Su uso en el noroeste de Norteamérica fue en la reparación de cerámica y sellar recipientes principalmente (Felger, 1977; Nabham, 1985).

Fue entonces que, con la llegada del siglo XX, que algunos de estos usos tradicionales se trasladaron a preparados comerciales como pomadas, y linimentos de herbolaria; sin embargo la ingesta de estos productos se volvió controversial por reportes de toxicidad hepática (CDC, 1992; National Academies/LiverTox)

Otro de los usos culturales, es el aroma que deja después de las lluvias y es un rasgo de identificación de las zonas áridas y forma parte del acervo cultural de pueblos regionales (Nabham, 1985).

En conjunto, los registros etnográficos y la evidencia arqueológica muestran que *L. tridentata* ha sido recurso clave de salud y parte de tecnología doméstica en los desiertos, aunque su uso interno necesita de precaución y cautela, esto debido a los antecedentes de toxicidad hepática.

3.3. Importancia cultural y simbólica

Como se mencionó en el apartado anterior, la gobernadora es uno de los emblemas sensoriales y visuales del desierto de Norteamérica, pues para muchas comunidades y visitantes, su aroma después de lluvias funciona como marcador de identidad de las zonas áridas y de sus ciclos estacionales, es por ello, que forma parte del acervo cultural de las comunidades regionales (Nabham, 1985). Este vínculo sensorial ha sido reconocido por centros interpretativos, donde se destaca que la fragancia que suelta la planta tras las precipitaciones se asocia culturalmente

con la llegada del agua (National Park Service [NPS], 2020;2025; Arizona-Sonora Desert Museum [ASMD], 2025).

Ahora bien, en las publicaciones del NPS (Servicio Nacional de Parques) habla del comportamiento de la especie en el ecosistema como algo cultural, debido a su capacidad de dominar el espacio inmediato mediante competencia, esto es el hecho de encontrarla comúnmente en el Monumento Nacional Parashant. Por ello es que tiene el apelativo de gobernadora.

También, en los pueblos del suroeste de Estados Unidos y en el norte de México mantiene significados rituales y cotidianos, por ejemplo, se emplea como humazo para purificar y limpiar, esta práctica es descrita por portadores contemporáneos que aun a la fecha acostumbran realizarlos (O'odham Action News, 2022; Texas Beyond History, s. f.), es por ello que se insiste en su papel cultural, en su nombre nativo y en la diversidad de usos tradicionales, reforzando su condición de planta cultural clave de los desiertos de México y Estados Unidos .

Finalmente, la gobernadora también ha trascendido como símbolo de longevidad y resiliencia, por el célebre “King Clone”, tal y como se mencionó anteriormente, con un estimado de 11,700 años, es hoy un referente patrimonial que ha motivado acciones de conservación por medio de un proyecto de ley en 1985 (California Department of Fish and Wildlife [CDFW]). Esto nutre la perspectiva sobre los ancestros vivos del desierto, reforzando su valor simbólico más allá de sus usos (NPS, 2025).

3.4. Estado del conocimiento científico sobre la gobernadora

Larrea tridentata ha sido objeto de investigación científica durante más de siete décadas, siendo así una de las especies modelo más representativas de las zonas áridas de Norteamérica. Su importancia está en que ha permitido comprender distintos procesos biológicos y ecológicos característicos de los ecosistemas áridos.

El punto de referencia que impacto en su biología, ecología y química fue la monografía de Mabry, Hunziker y DiFeo (1977) ya que este trabajo reunió de manera sistemática los conocimientos existentes sobre la biología, la ecología y la química de la gobernadora.

Desde entonces, una de las líneas de referencias más sólidas es la citología y la poliploidía (Lewis, 1980), ya que la gobernadora forma un complejo autopoliplóide con poblaciones diploides, tetraploides y hexaploides (Yang y Lowe, 1968; Barbour, 1969; Yang, 1970). Además, se ha demostrado que la distribución de citotipos puede estructurar comunidades de herbívoros, afectando su distribución (O'Connor *et al.*, 2019).

En ecología de comunidades, *Larrea tridentata* ha servido para entender interacción planta-planta más allá que por la competencia por recursos. Existen estudios que fueron planteados para evaluar competencia intraespecífica, la cual demostraron que es nula, tal es el caso de experimentos raíz-raíz, en este caso las raíces de la gobernadora inhibieron la elongación de raíces de su misma especie y de otras, pero el caso de *Ambrosia sp* solamente inhibió la elongación de otras plantas de *Ambrosia* solamente, esto da a conocer la alelopatía mediada por las raíces de *Larrea* (Mahall y Callaway, 1992). Además de esto, un seguimiento experimental de 37 años en el desierto de Mojave confirmó efectos estructurales duraderos de individuos dominantes de gobernadora (Mahall *et al.*, 2018). Además, a escala de sotobosque, la especie genera “islas de fertilidad” que controla la abundancia de plantas anuales nativas y exóticas (Schafer y Kotanen, 2012).

Las interacciones planta-polinizador también son notables, esto debido a que la gobernadora sostiene una conexión diversa con numerosas abejas especialistas, ya que en los ecosistemas xéricos las especies de abejas especialistas superan en diversidad. La capacidad de las abejas especialistas de estar en suspensión temporal ante la espera del polen, es un rasgo asociado a la impredecibilidad de la floración de la gobernadora (Minckley *et al.*, 2000).

Recientemente se documentaron diferencias en la conexión de polinizadores y cargas de polen a lo largo del rango de distribución de la gobernadora (Laport *et al.*,

2021). En paralelo, su química antiherbívora, particularmente lignanos como el Ácido Nordhidroguaiarético (NDGA) y resinas foliares, ha sido un punto de referencia para explicar las tolerancias y los costos fisiológicos para procesarlos, tal es el caso del experimento hecho en la rata maderera (*Neotoma lepida* Thomas, 1893), el cual mostro que las que consumen resina gastan más energía en procesarlo y aprovechan menos los nutrientes que las que llevan una dieta normal. Esto se debe a que eliminan gran parte de esa energía en la orina. Además, necesitan más agua para vivir con esa dieta, lo que afecta su forma de sobrevivir en la naturaleza (Mangione *et al.*, 2004).

En fisiología ecohidrológica, la gobernadora ha sido para teorizar sobre estrategias del uso de agua en sistemas de pulsos y para aplicar isotopos estables en la identificación de fuentes hídricas (Schwinning y Ehleringer, 2001; Ehleringer, 2002). Estas herramientas han esclarecido como la gobernadora ajusta la captación y el cierre de estomas a eventos de lluvia impredecibles.

Para el caso del cambio climático y eventos extremos, se sabe que las condiciones de sequía y las bajas temperaturas por heladas restringen el rango de distribución de las plantas que habitan en los ecosistemas áridos (Velasco *et al.*, 2005; FAO), lo anterior fue evaluado en *Larrea tridentata* tras un acoplamiento sequía con un frente frio severo en 2011, el cual provocó retracción de copa y daños extensos, aunque fue con baja mortalidad y la recuperación de la especie fue rápida, lo que nos da a entender que estos eventos pueden disminuirla biomasa de manera temporal, pero sin impedir ni revertir su propagación (Waring y Schwilk, 2014; Ladwig *et al.*, 2019).

Para el caso de química y farmacología, el lignano NDGA ha sido estudiado por actividades antioxidantes y metabólicos en modelos experimentales (Chan *et al.*, 2018; Manda *et al.*, 2020). Sin embrago, hay evidencia clínica que el consumo de preparados de *Larrea* puede provocar toxicidad hepática, lo cual fue causa de advertencia por parte de la FDA en 1992 y años posteriores (CDC, 1992; Sheikh *et al.*, 1997; LiverTox, 2022), es por ello que en la actualidad recomiendan tener precaución en su consumo.

Por último, en el genómica y microbiomas, ya se cuenta con investigaciones de transcriptomas y análisis de plastoma, útiles para rutas fenólicas y comparativas (Ali *et al.*, 2022; Banerjee *et al.*, 2022), pero a la fecha aún no hay un genoma nuclear de referencia disponible para la especie, lo que significa que aún hay áreas del conocimiento que faltan por explorar

El conocimiento científico sobre *Larrea tridentata* es amplio y abarca diferentes niveles de estudio, desde su particular condición genética ligada con la poliploidía y su papel como especie clave en la estructura de los matorrales, hasta sus relaciones con polinizadores y herbívoros, así como su capacidad fisiológica para responder a los pulsos de agua en ambientes áridos. También se ha avanzado en el análisis de sus compuestos bioactivos con potencial de uso distintos en diferentes ámbitos.

Por otro lado, aún existen vacíos importantes que analizar, especialmente en lo referente de su genoma nuclear y en la comprensión integral de como la poliploidía se pueden vincular con los organismos del suelo y con el funcionamiento de los ecosistemas donde habita.

IV. ASPECTOS GENERALES DE LA GOBERNADORA

4.1. Taxonomía y clasificación botánica

El nombre científico aceptado de la gobernadora fue *Zygophyllum tridentata* DC, pero más tarde, en 1893, Coville la reclasificó dentro del género *Larrea*. En literatura norteamericana también aparece como *Larrea tridentata* (Sessé y Mociño ex DC.) Coville, aunque de acuerdo con el IPNI, la forma correcta es *Larrea tridentata* (DC.) Coville.

Clasificación.

Reino: Plantae

Filo: Tracheophyta (plantas vasculares)

Clase: Magnoliopsida

Orden: Zygophyllales

Familia: *Zygophyllaceae*

Género: *Larrea* Cav.

Especie: *Larrea tridentata*

Basiónimo

Debido a su amplia distribución y a las variaciones morfológicas entre poblaciones, *Larrea tridentata* ha recibido diversas denominaciones taxonómicas desde el siglo XIX. Estas sinonimias reflejan la complejidad histórica en la clasificación del género *Larrea* y han sido compiladas a partir de registros actualizados del WFO Plant List (2025), tal y como se muestra en la Tabla 1.

Tabla 1. Basiónomia de *Larrea tridentata*

Nombre científico	Autor
<i>Covillea glutinosa</i>	(Engelm.) Rydb.
<i>Covillea tridentata</i>	(DC.) Vail.
<i>Guaiacum mexicanum</i>	Baill.
<i>Larrea mexicana</i>	Moric.
<i>Larrea tridentata</i> var. <i>glutinoso</i>	(Ángel) Jeps.
<i>Larrea divaricata</i> subsp. <i>tridentado</i>	(DC.) Felger
<i>Zygophyllum tridentatum</i>	DC.
<i>Larrea glutinosa</i>	Engelm.
<i>Schroeterella glutinosa</i>	(Engelm.) Briq.
<i>Neoschroetera glutinosa</i>	(Engelm.) Briq.
<i>Neoschroetera tridentata</i>	(DC.) Briq.
<i>Schroeterella tridentata</i>	(DC.) Briq.
<i>Larrea divaricata</i> var. <i>arenaria</i>	(L.D. Benson) Felger
<i>Larrea tridentata</i> var. <i>arenaria</i>	L.D. Benson
<i>Larrea tridentata</i> var. <i>tridentata</i>	-
<i>Larrea tridentata</i> subsp. <i>glutinosa</i>	(Engelm.) A.E. Murray

Fuente: WFO Plant List.

4.2. Distribución geográfica y hábitat

4.2.1. Distribución general

La gobernadora es una especie emblemática de los desiertos cálidos de Norteamérica y domina las zonas bajas de los desiertos de Mojave, Sonora y Chihuahua. En Estados Unidos se extiende desde el sur de California y Nevada, suroeste de Utah y Arizona, hasta Nuevo México y el oeste de Texas (Flora of North America Editorial Comité, 2008; Marshall, 1995.; Rzedowski, 2006). Para el caso de México, su presencia está documentada para los estados de Baja California, Baja California Sur, Sonora, Chihuahua, Coahuila, Durango, Zacatecas, San Luis Potosí, Nuevo León, Tamaulipas, así como para el Bajío, donde su presencia se registra en los estados de Querétaro y Guanajuato, e Hidalgo, lo que refleja su presencia a lo largo del altiplano árido (Rzedowski, 2006).



Figura 1. Distribución geográfica de *Larrea tridentata*. (Mapa del Servicio Forestal del USDA)

4.2.2. Rango altitudinal y clima

A escala regional habita en depresiones desérticas hasta alrededor de 1,500 – 1,800 m s.n.m., con intervalo típico en México de 400 – 1,800 m (Marshall, 1995; Lara, 2006). La especie prospera en climas áridos y muy áridos (Bw-Bs), con precipitaciones anuales aproximadas de 150-500 mm en gran parte del matorral *larreo-flourensia* del Desierto Chihuahuense, en partes de Sonora con clima extremadamente seco, con menos de 100 mm, su cobertura vegetal puede descender a valores muy bajos (Marshall, 1995).

4.2.3. Ambiente

La gobernadora es característica de bajada y abanicos aluviales, llanuras y fondos de valle con pendientes suaves, así como de dunas estabilizadas y cauces intermitentes. Suele encontrarse en suelos arenosos o franco-arenosos, aluviales y calcáreos, a menudo con costras de caliche; el pH del suelo suele ser neutro a alcalino (Flora of North América Editorial Committee, 2008; Marshall, 1995; Rzedowski, 2006).

4.2.4. Asociaciones y fisonomía

En el desierto de Mojave, comunidades *Larrea- Ambrosia dumosa* (A. Gray) W.W. Payne, suelen formar matorrales de baja densidad y alta dominancia (Chew y Chew, 1965), en transiciones a zonas más altas aparece el ecotono con *Coleogyne ramosissima* Torr; también se asocia con yucas. (Chew y Chew, 1965; Mahall *et al*, 2018; Thompson *et al.*, 2005; Brittingham, 2000).

Para el caso del desierto Chihuahuense, *Larrea tridentata* tiene una co-dominancia con *Flourensia cernua* DC., además está la co-dominancia con *Neltuma glandulosa*

(Torr.) Britton & Rose, antes del género *Prosopis*. (Gile *et al.*, 1998; Johnson *et al.*, 2000).

En el desierto Sonorense, son frecuentes complejos con *Ambrosia deltoidea* (Torr.) W.W. Payne, *Encelia farinosa* A. Gray ex Torr. y *Parkinsonia microphylla* Torr; además, la gobernadora genera “islas de fertilidad” que ayudan a que germinen y crezcan otras plantas (McAuliffe, 1994; Butterfield y Briggs, 2009).

Por otra parte, para el caso de transiciones topoedáficas, en bajadas y abanicos aluviales, *Larrea tridentata* domina llanuras bajas, y al subir un gradiente cambia hacia comunidades de *Coleogyne ramosissima* conocido como blackbrush u otros matorrales, estos patrones se repiten a escala de paisaje (McAuliffe, 1994; Thompson *et al.*, 2005).

Para el caso de interacciones bióticas clave, la gobernadora ha demostrado ser una planta nodriza, ya que modula microclimas y nutrientes, controlando la distribución de ciertas especies como suculentas y otras plantas leñosas (Schafer *et al.*, 2012; Drezner, 2006).

4.2.5. Patrones geográficos finos (citotipos)

Como se había mencionado en apartados anteriores, en la gobernadora existen tres versiones cromosómicas (citotipos): diploide (2x), tetraploide (4x) y hexaploide (6x). a gran escala, cada una predomina en un desierto: los diploides en el desierto Chihuahuense, los tetraploides en el desierto Sonorense y los hexaploides en el desierto de Mojave (Hunter *et al.*, 2001; Laport, Minckley, y Ramsey, 2012).

Los límites entre citotipos suelen ser nítidos y, aunque hay zonas donde conviven, la franja de contacto es corta. Un ejemplo claro es la que está en los valles de los ríos Gila y San Pedro al sureste de Arizona, donde el cambio de diploide a

tetraploide ocurre a muy pocos kilómetros y coincide con un brinco climático y de vegetación entre los desiertos de Sonora y Chihuahua (Laport y Minckley, 2013).

Por otro lado, cuando se comparan clima y suelo a lo largo de los límites, los modelos de nicho y datos en campo recabados en estudios, muestran que la segregación espacial se alinea con gradientes de temperatura y de lluvia, tal es el caso de la diferencia de clima donde se encuentra las formas tetraploide y hexaploide no es tan marcada como las que existen entre las áreas de diploide y tetraploide. Además de esto, algunos rasgos del suelo también toman lugar en la distribución, es decir, el ambiente filtra donde se puede establecer cada citotipo (Laport *et al.*, 2013).

4.3. Morfología

4.3.1. Habito y arquitectura

La gobernadora es un arbusto perenne, muy ramificado, con copas bajas y de porte compacto que suele formar matorrales densos. Normalmente mide entre 1 y 3 m de altura, con varios tallos que nacen desde la base y una copa baja y redondeada (Arteaga *et al.*, 2005).

Los tallos nuevos tienden a ser rojizos, pero con el tiempo, se tornan gris oscuro; al envejecer pueden observarse bandas más oscuras en los nudos, el cual es un rasgo para identificarla a simple vista (FNA, 2020). Los tallos brotan desde la base y construyen una sombrilla densa que deja pasar la luz sin sobrecalentar el interior de la copa (Neufeld *et al.*, 1998).

Con los años, la planta renueva brotes en la periferia y pierde ramas viejas desde fuera hacia el centro; ese crecimiento periférico, junto con la fragmentación de tallos, pueden formar anillos clonales de gran tamaño y de edad excepcional, tal es el caso del Desierto de Mojave, el cual este patrón ha originado coronas clonales muy

antiguas, como lo es el célebre “King Clone”, que se ha estimado en aproximadamente 11,700 años (Vasek, 1980; NPS, 2025).

Es por ello que su arquitectura favorece el ahorro de agua y la tolerancia al calor, ya que la copa baja reduce el efecto del viento cerca del suelo y las hojas resinosas lucen brillosas en épocas de sequía. Este recubrimiento ceroso y brillante ayuda a disminuir la pérdida de agua y, además, la protege del sol (National Park Service–Organ Pipe, 2021; National Park Service–Joshua Tree, 2025).



Figura 2. Arbusto de *Larrea tridentata*. (CONABIO, 2012)

4.3.2. Sistema radicular

El sistema de raíces de la gobernadora es muy adaptable y puede llegar a ser bastante profundo. De forma general, consta de una raíz pivotante con un alcance de 80 cm aproximadamente de profundidad y con raíces secundarias laterales, cada una con aproximadamente 3 m de largo y de 20 a 35 cm de profundidad (Marshall, 1995).

En estudios desarrollados en conjunto con *Florenxia cernua*, se ha demostrado que puede llegar a desarrollar raíces laterales que se extienden ampliamente, y otras que, según el tipo de suelo y la disposición de agua, pueden alcanzar más de cinco metros de profundidad. En suelos con capas duras poco profundas no suelen pasar

más de dos metros, pero en terrenos suaves o con grietas pueden llegar a casi los cinco metros. (Gile *et al.*, 1998).

4.3.3. Hojas

La gobernadora cuenta con hojas opuestas las cuales son muy pequeñas y brillosas, estas están formadas por dos folíolos soldados en la base. Los folíolos son asimétricos y se abren en ángulo, con forma oblicuo-lanceolada a ligeramente falcada; por lo general, miden entre 4-15 mm de largo, en ocasiones hasta 18, por 3-8 mm de ancho, a veces hasta 8.5 mm, con margen entero, textura carnosa y resinosa (Flora of North América, 2020; CONABIO).

4.3.4. Flores

Las flores de la gobernadora son solitarias, de color amarillo intenso, y por lo general no superan los 2.5 cm de diámetro, el cáliz tiene cinco sépalos ovados y a veces elípticos, de aproximadamente 5-8 x 3-4.5 mm. Cuenta con cinco pétalos que son oblongos a lanceoladas y deciduos, con la garra o uña parduzca; miden de 7-11 mm de largo por 2.5-5.5 mm de ancho.

El androceo cuenta con 10 estambres, los filamentos miden aproximadamente 4-8 mm con apéndices de 2-8 mm. El ovario mide de 2-5 mm con peciolo de 1 mm densamente piloso, con pelos rectos y rígidos que se tornan rojizos con la madurez del fruto y el estilo es cilíndrico de 4-6 mm y persistente mientras el fruto esta joven (Flora of North América, 2020).

4.3.5. Frutos

El fruto de la gobernadora es pequeño, seco y de forma intermedia entre subglobosa a obovoide, casi la forma de un huevo. Mide aproximadamente 4,5 mm de ancho y

7 mm de largo, esto sin contar la pelusa que la rodea. La pelusa que la rodea son sedosos que primero son de tono blanco y conforme van madurando se tornan de un color café a rojizo. Al secarse, se divide en cinco gajitos con una semilla cada una; en términos botánicos, es un esquizocarpo que se separa en cinco mericarpios (Porter, 2012; Flora of North América, 2020; CONABIO, 2025)



Figura 3. Hojas, flores y frutos de *Larrea tridentata*. (CONABIO, 2012)

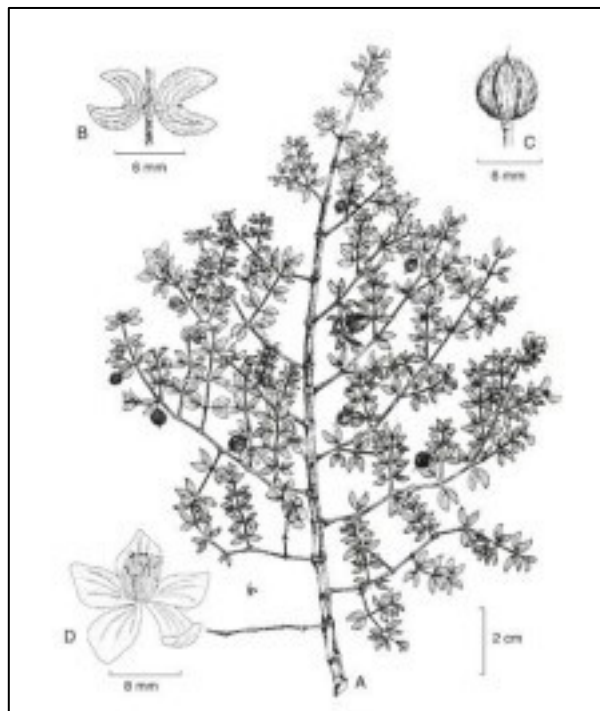


Figura 4. *Larrea tridentata*. A) Tallo y ramas; B) Hojas; C) Fruto; D) Flor. (Rzedowski y Calderón, 1988)

4.4. Adaptaciones a ambientes áridos y semiáridos

4.4.1. Ahorro de agua en las hojas

Las hojas de la gobernadora son pequeñas y recubiertas por resinas ricas en lignanos como el Ácido Nordihidroguaiarético (NDGA) que refuerza la barrera cuticular y ayudan a contener la pérdida de agua, esto documentado en experimentos, donde se retiró parcialmente la resina mostraron que las hojas transpiran más y pierden eficiencia en el uso del agua, indicando que el recubrimiento resinoso reduce la pérdida de vapor sin frenar en igual medida la fotosíntesis; además, estas resinas vuelven el follaje poco atractivo para muchos herbívoros (Meinzer *et al.*, 1990; Hyder *et al.*, 2002; Lambert *et al.*, 2004). Cuando el estrés hídrico se intensifica, los folíolos pueden cerrarse parcialmente o cambiar su ángulo para reducir la intercepción de radiación solar directa y con ello la demanda evaporativa (Ezcurra *et al.*, 1992).

Además, la planta ajusta con precisión la apertura de las estomas a lo largo del año: tras las lluvias permite más intercambio gaseoso, mientras que en temporadas secas lo restringe al mínimo (Kropp y Ogle, 2015)

4.4.2. Movimiento foliar y arquitectura de copa

Los racimos de hojas suelen orientarse horizontalmente hacia el sureste; esa disposición favorece captar el sol por la mañana, cuando el aire está más fresco, y evita el exceso de radiación directa de la tarde. Además, los folíolos pueden cerrarse parcialmente y ajustar su ángulo a lo largo del día dependiendo del estado hídrico de la planta (Neufeld *et al.*, 1988; Ezcurra *et al.*, 1992). En conjunto, esta arquitectura mejora la eficiencia en el uso del agua sin dejar de hacer los trabajos de fotosíntesis dependiendo de las condiciones (Neufeld *et al.*, 198).

4.4.3. Estrategia de raíces y uso de pulsos de agua

El sistema radical de la gobernadora combina dos estrategias que le permiten sobrevivir en los suelos áridos, una raíz principal relativamente somera y con una profundidad de aproximadamente 80 cm que alcanza humedad almacenada cuando el perfil lo permite y una red de raíces densa y superficial que aprovechan la humedad de las lluvias cortas (Marshall, 1995).

En verano, la lámina húmeda suele quedarse arriba de aproximadamente 0.6m, por lo que gran parte de la toma de agua ocurre en los primeros decímetros del suelo. Es entonces cuando los individuos adultos pueden complementar esta estrategia con un mayor alcance hacia reservas más profundas (Franco *et al.*, 1994). En plántulas, el alargamiento de la raíz pivotante es muy sensible a un rango estrecho de humedad, ya que demasiada o muy poca agua frena el desarrollo temprano de la raíz (Woods *et al.*, 2010).

Isopos con estudios estables demuestran que los arbustos del desierto alternan fuentes de agua según la estación y la disponibilidad, un patrón coherente en *Larrea tridentata* (Ehleringer y Dawson, 1992).

4.4.4. Alianzas subterráneas

Las raíces finas presentan colonización por micorrizas arbusculares que aumenta tras eventos de precipitación; esta asociación mejora la absorción de agua y nutrientes en suelos pobres (Apple *et al.*, 2005).

4.4.5. Defensas químicas

La composición química de la gobernadora, especialmente sus compuestos defensivos como los lignanos, entre ellos el Ácido Nordihidroguaiarético (NDGA) y las resinas presentes en sus hojas, ha sido clave para entender cómo esta planta

se protege de los herbívoros y los efectos que causa en quienes la consumen. Un ejemplo claro es el experimento realizado con la rata maderera (*Neotoma lepida*), donde se observó que los individuos que se alimentaban con resina gastaban más energía en digerirla y aprovechaban menos los nutrientes que aquellos con una dieta normal. Esto ocurre porque buena parte de esa energía se pierde a través de la orina. Además, estos animales necesitan más agua para mantenerse, lo que puede influir en su supervivencia dentro del ambiente natural (Mangione *et al.*, 2004).

4.4.6. Poliploidía y gradientes ambientales

Como se ha mencionado en apartados anteriores, una de las adaptaciones que obtuvo la gobernadora a través de los años fue el poder adaptarse a los distintos tipos de clima y de ahí que se presenta en varias razas cromosómicas que se alinean en los grandes desiertos: diploide (Chihuahuense), tetraploide (Sonorense) y hexaploide (Mojave).

Desde el punto de vista evolutivo, estos citotipos forman una serie de autoploidía, es decir, niveles de ploidía derivados de duplicaciones completas del genoma dentro de la propia especie y no de hibridación con otras especies de *Larrea*. Ante esto, la evidencia citogenética y molecular apunta a un origen principalmente autoploide del complejo *Larrea tridentata* (Laport *et al.*, 2012; Laport y Ramsey, 2015).

Estudios paleobotánicos con hojas fósiles en depósitos de excretas de ratas indican que las razas diploide y tetraploide ya estaban presentes al menos desde el Pleistoceno tardío, mientras que los hexaploides aparecen en el registro a inicios–mediados del Holoceno (Hunter *et al.*, 2001).

V. IMPORTANCIA ECOLÓGICA

5.1. Papel en la estructura y dinámica de los ecosistemas desérticos

Arquitectura del mosaico suelo–vegetación

La gobernadora genera “islas de fertilidad”, ya que bajo su copa se retienen hojarasca fina y nutrientes, mientras los interespacios quedan empobrecidos, creando microhábitats contrastantes que influyen en la biota del suelo y las anuales (Schlesinger *et al.*, 1996; Schafer *et al.*, 2012).

5.1.1. Hidrología de parches

La copa de la gobernadora capta parte de la lluvia y la hace caer en forma de goteo o escurrimiento por los tallos. Al mismo tiempo, sus raíces ayudan a dirigir el agua hacia el suelo, lo que mejora la infiltración y permite que se conserve más humedad justo debajo de la planta. Este efecto, conocido como doble embudo, ayuda a mantener el parche donde crece la gobernadora y favorece la productividad del suelo a su alrededor. (Martínez-Meza y Whitford, 1996; Rango *et al.*, 2006).

5.1.2. Patrones espaciales y autoorganización

A pequeña escala, *Larrea tridentata* y las plantas que crecen cerca de ella muestran distribuciones relativamente regulares por interacciones subterráneas. Esto se debe a que las raíces detectan la presencia de otras raíces, ya sea intra o interespecífica, para así frenar el crecimiento al encontrarlas. Gracias a este comportamiento

contribuyen al espaciamiento de individuos y conservar la estabilidad del matorral (Mahall y Callaway, 1991; Mahall *et al.*, 1992).

5.1.3. Dominancia estructural y coberturas

En extensas llanuras aluviales, *Larrea tridentata* aporta una fracción importante de la biomasa leñosa y de la producción primaria, define la fisonomía de dosel bajo y abierto, y modula la disponibilidad de recursos para otros estratos (Beatley, 1974).

5.1.4. Dinámica poblacional lenta con pulsos

La mayoría de las nuevas plantas de gobernadora suelen aparecer en años con lluvias excepcionales. En los periodos más secos, casi no se generan individuos nuevos, pero las plantas adultas mantienen altas tasas de supervivencia y los cambios en la densidad del matorral ocurren de forma lenta y gradual.

5.1.5. Conectividad ecohidrológica del paisaje

La *Larrea tridentata* influye en la forma en que el agua y los nutrientes se mueven dentro del matorral. Su copa ayuda a concentrar la humedad y los sedimentos justo debajo de la planta, mientras que las zonas descubiertas entre los arbustos dirigen parte del escurrimiento hacia esos parches. De esta manera, la especie regula el flujo de agua, suelo y nutrientes, lo que impacta la productividad y la capacidad del ecosistema para recuperarse a nivel local. (Rango *et al.*, 2006; Schlesinger *et al.*, 1996).

5.2. Interacciones con flora y fauna asociada (alelopatías y reproducción fenológica).

5.2.1. Interacciones con la flora (facilitación, competencia y alelopatía).

Plantas nodrizas

Aunque compiten entre sí, muchas plántulas de *Larrea tridentata* logran establecerse bajo o junto a *Ambrosia dumosa* (burrobush), que actúa como nodriza: brinda sombra y abrigo, reduce el ramoneo y amortigua el calor y la desecación, facilitando el arraigo (McAuliffe, 1988; síntesis en FEIS).

Islas de fertilidad y vecindad

La *Larrea tridentata* crea parches bajo su copa donde se acumulan más agua y nutrientes, también, atrapa hojarasca fina y propágulos, mejora la infiltración justo bajo el dosel, además, emite señales químicas a través de las raíces. Con ello cambia qué plantas anuales y otras especies puedan crecer, también modulan su rendimiento. Con esto, moldean la convivencia de especies a nivel local (Schafer *et al.*, 2012; Mahall y Callaway, 2018). Es por ello que este efecto positivo es especialmente relevante en sitios perturbados y durante ventanas climáticas favorables.

Por otro lado, las relaciones de apoyo también se observan en Cactáceas. En la Reserva de la biosfera de Mapimí, la gobernadora actúa como planta nodriza para *Cylindropuntia leptocaulis* (DC.) F.M. Knuth, esto porque bajo el dosel se incrementa el establecimiento de la especie, pero la interacción cambia con su desarrollo fenológico y puede volverse competitiva en la etapa adulta (Flores-Torres y Montaña, 2014; Flores-Torres *et al.*, 2019).

Interferencia subterránea y espaciamiento

Las raíces de la *Larrea tridentata* pueden reconocer cuando se acercan a otras raíces, ya sean de la misma planta o de especies vecinas como *Ambrosia dumosa*. Al detectarlas, reducen su crecimiento, lo que ayuda a que las plantas mantengan cierta distancia entre sí y se distribuyan de manera más ordenada dentro del matorral (Mahall y Callaway, 1991, 1992).

Es por ello que, como arbusto dominante, la gobernadora altera la disponibilidad de recursos y la configuración espacial de las plantas vecinas. Estos patrones subterráneos ayudan a explicar el espaciamiento relativamente regular y las coberturas monodominantes frecuentes en matorrales de creosota.

Competencia directa

La gobernadora pre-empeña agua del suelo y sombrea el sustrato inmediato, reduciendo el rendimiento de hierbas perennes bajo su copa. Se han documentado efectos recíprocos con gramíneas como *Muhlenbergia porteri*. ex Beal y *Bouteloua eriopoda* (Torr.) Torr: cuando coexisten, ambas muestran señales fisiológicas de competencia (p. ej., menor asimilación neta o conductancia estomática), y la cobertura de las gramíneas aumenta donde disminuye la copa viva de *Larrea tridentata* (Castellanos-Pérez, 2000, y Whitford *et al.*, 1978).

Alelopatía química

La resina de *Larrea tridentata* es un exudado fenólico que se produce en tricomas glandulares y recubre principalmente las hojas y los tallos jóvenes. En esta resina se concentra el Ácido Nordihidroguaiarético (NDGA), junto con otros fenoles, que también se han detectado en flores y ramillas finas, mientras que las raíces

contienen sobre todo taninos y otros compuestos fenólicos (Mabry *et al.*, 1977; Tyler, 1994; Hyder *et al.*, 2002; Ríos *et al.*, 2008).

Estos metabolitos pueden pasar al suelo cuando la lluvia lava la resina de la superficie foliar y, sobre todo, cuando se descompone la hojarasca rica en resina, generando una zona bajo la copa donde se acumulan aleloquímicos.

En ensayos de bioensayo se ha demostrado que el NDGA y otras fracciones fenólicas inhiben la germinación y el crecimiento radicular de diversas plántulas, de modo que alrededor de la planta madre suelen formarse áreas con escaso reclutamiento, incluso de sus propias plántulas, lo que favorece estructuras más abiertas del matorral (Elakovich, 1985; Hyder *et al.*, 2005).

5.2.2. Interacciones con la fauna (polinizadores, herbívoros y depredadores de semillas)

Polinización especializada

Las flores de la gobernadora tienen un gremio diverso de abejas, incluidas especialistas estrictas del polen, por ejemplo, *Trachusa larreae* (Cockerell, 1897) y otros grupos especialistas, además de abejas más generales que visitan muchas flores. Según el tipo de paisaje que la rodea, cambia el conjunto de abejas que la visitan (Minckley *et al.*, 1999; Pendleton *et al.*, 2008; Rozen Jr., 2012).

Ante esto, Las diferencias de ploidía en la gobernadora se relacionan con conjuntos de abejas parcialmente distintos y con menos cruces entre citotipos, especialmente entre diploides (2x) y tetraploides (4x). Este patrón favorece el apareamiento dentro del mismo citotipo y puede fortalecer barreras reproductivas. Para los hexaploides (6x), la evidencia existe, pero es más limitada o mixta (Laport *et al.*, 2016; 2021).

Efectos de fragmentación y aislamiento

Cuando los arbustos de gobernadora quedan aislados, reciben muchos visitantes, el cual en su mayoría son generalistas, pero suelen lograr menos llenado de semillas que los arbustos ubicados en parches densos, esto sugiere que la presencia de abejas especialistas mejora el éxito reproductivo (Pendleton *et al.*, 2008).

Herbivoría vertebrada e insectos especializados

Pocos vertebrados consumen la planta de gobernadora de manera sostenida debido a la resina que es rica en compuestos fenólicos. Una excepción destacada son las ratas madereras (*Neotoma*), ya que estas si consumen gobernadora y muestran ajustes fisiológicos para manejar su resina.

Además, existen diferencias entre poblaciones: las de zonas con creosota toleran mejor la resina y mantienen mejor la condición corporal que las de regiones donde la planta no está presente, patrón asociado a vías de detoxificación distintas. Estudios posteriores confirman que la tolerancia varía a lo largo del paisaje y la exposición ecológica a *Larrea tridentata* (Mangione *et al.*, 2000; 200; Haley *et al.*, 2008).

Además, La gobernadora hospeda un conjunto diverso de moscas del género *Asphondylia* que han diversificado y se “reparten” los órganos de la planta (hojas, tallos, yemas y flores), un caso clásico de especialización dentro de un único hospedero. La monografía de Gagné y Warin tiene documentado el grupo con detalle y trabajos posteriores demostraron su radiación adaptativa con base genética (Gagné y Waring, 1990; Joy y Crespi, 2007).

Refugio, anidación y uso de hábitat

Más allá de la alimentación, la gobernadora estructura microhábitats para fauna del desierto. Su dosel provee sombra, perchas y cobertura para pequeños mamíferos, reptiles y aves; incluso una alta proporción de madrigueras de la tortuga del desierto se ubican bajo arbustos de gobernadora, donde las raíces estabilizan el suelo (Marshall, 1995). Algunas aves desérticas nidifican o utilizan matorrales dominados por *Larrea tridentata* y arbustos asociados como salicornias (*Atriplex* spp.), reforzando el papel del matorral de gobernadora como hábitat faunístico clave.

Depredación/dispersión de semillas

En los desiertos, tanto roedores como hormigas comen y mueven semillas. En el caso de la gobernadora, los datos del desierto de Mojave muestran que las hormigas cosechadoras como *Veromessor pergandei* (Cockerell, 1897), retiran solo una fracción muy pequeña de los mericarpios producidos, mientras que los roedores pueden consumir cerca de una cuarta parte de los mericarpios ya dispersados. Por eso, el papel de las hormigas suele ser secundario frente al de los roedores, aunque su importancia cambia según el lugar (Boyd, 1983; Boyd y Brum, 1983; DeFalco *et al.*, 2009; Penn *et al.*, 2018).

5.3. Contribución al control de erosión y estabilidad del suelo

La gobernadora ayuda a anclar el suelo desde la planta hacia la ladera. Bajo su copa se forma “islas de fertilidad” de suelo con más materia orgánica y nutrientes; ese parche retiene humedad, lo cual mejora la estructura del suelo y lo hace menos fácil de desprenderse por viento o escorrentía. En sitios donde la gobernadora ha sustituido a los pastos, se ha medido que bajo los arbustos se concentran más nitrógeno, fosfatos (PO_4^{3-}), cloruros (Cl^-), sulfatos (SO_4^{2-}) y potasio (K^+), mientras

que los espacios desnudos entre plantas quedan relativamente empobrecidos (Schlesinger *et al.*, 1996). Además, el dosel canaliza agua y solutos hacia la base por goteo y escurrimiento por los tallos, reforzando estas “islas de fertilidad” justo bajo la copa (Martínez-Meza y Whitford, 1996; Whitford *et al.*, 1997), y con ello favorece la infiltración local y reduce el arrastre en ese micrositio (Reynolds *et al.*, 1999).

5.3.1. Erosión hídrica

A escala de planta, el dosel redistribuye la lluvia y algo menos de dos tercios cae como goteo a través del follaje. El flujo que escurre por los tallos llega cargado con nutrientes, como nitrógeno total, sulfato y calcio, lo que ayuda a que el suelo forme agregados más estables y retenga partículas finas junto a la base del arbusto (Whitford *et al.*, 1997). Además, las raíces pueden funcionar como pequeños canales que llevan ese flujo hacia capas más profundas, reforzando la infiltración justo debajo de la copa (Martínez-Meza y Whitford, 1996).

A nivel de parche, la copa de la gobernadora y la capa de hojarasca hacen que el suelo sea más áspero, reducen la velocidad del escurrimiento y favorecen el típico patrón de “runoff-runon”: el agua que corre por los espacios desnudos tiende a detenerse e infiltrarse bajo la copa, donde la infiltración es mayor que en los interespacios (Ludwig *et al.*, 2005; Bhark y Small, 2003).

Experimentos realizados de control químico en la gobernadora con tebutiuron, han demostrado que la infiltración sigue siendo más alta bajo la copa en los claros, y que cambia con el tiempo desde el tratamiento aplicado, además, dentro de las zonas de la copa, la infiltración aumento con la cantidad y cobertura de mantillo (Perkins y McDaniel, 2005).

5.3.2. Implicaciones de manejo

Conservar la cobertura de hojarasca bajo copa, evitar aperturas extensas de interespacios (que aumentan la conectividad de flujo y el transporte eólico), y proteger/restaurar biocostras son prácticas que refuerzan el control de la erosión y la estabilidad física del terreno en matorrales dominados por *Larrea tridentata* (Schlesinger *et al.*, 1996; Perkins y McDaniel, 2005; Belnap, 2001).

5.4. Rol como especie dominante en comunidades vegetales (competencias y desventajas)

5.4.1 mecanismos de dominancia

Captura de recursos y tolerancia al estrés

La gobernadora mantiene actividad fotosintética y floración con umbrales de lluvia muy bajos y presenta cohortes longevas y clonalidad, lo que asegura ocupación persistente del espacio y del banco de yemas. Estas propiedades favorecen coberturas dominantes en abanicos aluviales y llanuras desérticas (Bowers y Dimmitt, 1994; USDA Forest Service, 2018).

Interferencia subterránea

Experimentos de interacción radical mostraron que *Larrea tridentata* reduce drásticamente la elongación de raíces vecinas y puede reconocer y evitar raíces no propias; en particular, ejerce efectos inhibitorios sobre *Ambrosia dumosa* mediante alelopatía mediada por exudados, además de competir por agua y nutrientes. Este mecanismo ayuda a explicar patrones de espaciamiento casi uniforme y la segregación fina de raíces en matorrales dominados por *Larrea tridentata*. (Mahall y Callaway, 1991).

Modificación del micrositio

Bajo la copa se acumulan carbono y nutrientes, se atenúan temperaturas y vientos y se incrementa la infiltración, generando “islas de fertilidad” que influyen en la composición y abundancia de anuales. En el desierto de Mojave y Sonorense, varios estudios registran mayor abundancia de anuales nativas en el borde de la copa o bajo la influencia de *Larrea tridentata*; el efecto puede diferir para anuales no nativas (Schlesinger *et al.*, 1996; Schafer *et al.*, 2012).

5.4.2. Competencias

Gramíneas, perenes y anuales

Experimentos de remoción/control químico de *Larrea* en los desiertos Chihuahuense y Sonorense muestran aumentos del estrato herbáceo (cobertura/forraje) tras reducir la cobertura del arbusto; no obstante, la magnitud y velocidad de respuesta varían con la lluvia, los herbívoros y el manejo postratamiento, e incluso se documentan respuestas limitadas o re-establecimiento del arbusto con el tiempo (Perkins *et al.*, 2006; Buonopane *et al.*, 2005; Havstad *et al.*, 1999; Rango *et al.*, 2005; Mellado *et al.*, 2021).

Arbustos codominantes

En matorrales donde conviven gobernadora (*Larrea tridentata*) y *Ambrosia*, las raíces de *la gobernadora* tienden a frenar el crecimiento de raíces vecinas (incluida *Ambrosia*), mientras que *Ambrosia* suele rodear raíces de su misma especie para evitar contacto. Esa asimetría, junto con la competencia por el agua, ayuda a mantener el espacio entre arbustos y a que *Larrea tridentata* conserve su ventaja en muchos sitios; aunque, según el tipo de suelo, a veces *Ambrosia* puede abarcar más terreno que las demás especies presentes (Mahall y Callaway, 1991; 1992).

Facilitación condicionada

Aunque la gobernadora compite fuerte por agua y espacio, también puede actuar como nodriza: su sombra baja la radiación y las temperaturas del suelo y, junto con la hojarasca, crea suelos más fértiles bajo la copa. Ese microambiente más benigno favorece que varias plantas nativas se establezcan justo en el borde de la copa o en el lado con más sombra; por ejemplo, estudios en el desierto de Mojave demostraron que las plantas anuales nativas fueron más abundantes cerca del borde del dosel de *Larrea tridentata* (Schafer *et al.*, 2012).

A escala de comunidad, se han documentado asociaciones positivas de plantas y mayor acumulación de semillas bajo la copa de *Larrea tridentata*, un patrón consistente con las “islas de fertilidad” en matorrales áridos (Badano *et al.*, 2016; Schlesinger *et al.*, 1996).

El saldo neto depende del sitio y del balance luz-sombra: en este sistema, la atenuación de la radiación por el arbusto suele explicar gran parte del efecto nodriza, más que cambios directos en el agua del suelo (Ferrenberg *et al.*, 2025).

5.4.3. Desventajas y costos de dominio

Baja diversidad herbácea en matorrales de gobernadora

En comunidades dominadas por *Larrea tridentata*, la capa de hierbas suele ser muy escasa o estacional y los espacios entre arbustos quedan amplios y con suelo desnudo. Por eso, estos matorrales tienden a ser pobres en especies y, a veces, casi puros de *Larrea*; esa estructura con claros extensos puede influir en cómo usa el hábitat la fauna y en la respuesta del sistema a disturbios, como lo es el fuego. (CNPS; Marshall, 1995).

Vulnerabilidad al fuego moderno

La gobernadora rebrota poco y es sensible al fuego; la invasión de pastos anuales ha incrementado la continuidad de combustibles finos y la frecuencia de incendios, con alta mortalidad del arbusto (Marshall, 1995).

VI. SERVICIOS ECOSISTÉMICOS

6.1. Servicios de provisión: recursos medicinales y usos tradicionales

La gobernadora (*Larrea tridentata*) ha sido una farmacopea del desierto para numerosos pueblos indígenas del Suroeste de EE. UU. y el Norte de México. Con hojas y ramillas se preparan tés, lavados, cataplasmas y ungüentos para afecciones cutáneas, dolores musculares, problemas respiratorios y digestivos, entre otros usos (Mabry *et al.*, 1977; Arteaga, 2005).

En registros etnobotánicos, grupos como pimas y cahuillas refieren infusiones y cataplasmas para heridas, abrasiones e infecciones de la piel; también se reportan usos como emético y baños para reumatismo (Texas Beyond History; UTEP, 2000). Además, en algunos contextos se aprovechó la laca secretada por insectos asociados a la gobernadora (*Tachardiella larreae*) como adhesivo para sellar recipientes, un recurso material que acompaña al uso medicinal (USDA-FEIS, 2016; Mabry *et al.*, 1977).

6.1.2. Principios activos y base farmacológica

El perfil químico de *Larrea tridentata* es rico en lignanos, especialmente el Nordihidroguaiarético o NDGA, flavonoides y compuestos fenólicos. Estos compuestos explican buena parte de sus efectos reportados en laboratorio: actividad antioxidante, antiinflamatoria y antimicrobiana; la mayor parte de la evidencia proviene de ensayos *in vitro* y de algunos modelos *in vivo*, no de ensayos clínicos en humanos (Arteaga, 2005; Manda *et al.*, 2020; Reyes-Melo *et al.*, 2021; Morales-Ubaldo *et al.*, 2022).

En años recientes también se han evaluado extractos de gobernadora frente a cepas bacterianas y fúngicas de interés clínico, con resultados promisorios que, no obstante, requieren validación clínica (Morales-Márquez *et al.*, 2025).

En particular, el NDGA es un lignano fenólico muy potente como captador de radicales y se ha asociado con efectos antiinflamatorios en piel y otros modelos experimentales. (Rahman *et al.*, 2011; Manda *et al.*, 2020).

De forma reciente, extractos de *Larrea tridentata* se han puesto a prueba contra bacterias y hongos de interés clínico, mostrando inhibición en cultivos y perfiles fitoquímicos ricos en polifenoles; son resultados promisorios, pero aún requieren validación clínica y estandarización de extractos. (Morales-Ubaldo *et al.*, 2021; Morales-Márquez *et al.*, 2025).

6.2. Servicios de regulación: captura de carbono, regulación microclimática e hidrológica

En los matorrales dominados por *Larrea tridentata*, la estructura en mosaico copa–interespacio regula flujos de carbono y agua: bajo la copa se concentran hojarasca, raíces finas y microorganismos, mientras que entre arbustos predominan costras y suelos más expuestos. Este patrón forma “islas de fertilidad”, con más C y N y mayor biomasa microbiana bajo la gobernadora que en los interespacios (Schlesinger *et al.*, 1996, 1998; Ewing *et al.*, 2007).

6.2.1. Captura y almacenamiento de carbono

Bajo la copa de la gobernadora se acumula carbono orgánico del suelo (COS) y nutrientes por deposición de hojarasca, exudados radicales y canalización de agua y sedimentos hacia el tronco, lo que incrementa la actividad microbiana y la formación de humus (Titus *et al.*, 2002; Ewing *et al.*, 2007). Este enriquecimiento

sostiene tasas locales de secuestro y almacenamiento de C superiores a las de los interespacios (Schlesinger *et al.*, 1998). A escala de paisaje, esta heterogeneidad copa–interespacio es un mecanismo clave del ciclo del C en desiertos (Allen *et al.*, 2007).

La respuesta del COS a cambios globales puede ser compleja: en experimentos de CO₂ elevado en el desierto de Mojave, los suelos bajo gobernadora mostraron disminuciones de fracciones de C estable, mientras que los interespacios variaron poco o se enriquecieron en N asociado a minerales, lo que sugiere redistribución de C entre micrositios (Koyama *et al.*, 2018; Greener *et al.*, 2024).

Para estimar biomasa aérea y carbono en *Larrea* a nivel de rodal se usan relaciones alométricas y métricas de copa (altura, diámetros, volumen), además de fotogrametría/teledetección de alta resolución que capturan variación fina en volumen de arbustos y existencias de C.

6.2.2. Regulación microclimática

La copa de *Larrea tridentata* amortigua los extremos térmicos: reduce la temperatura del aire cercano al suelo y de la superficie, y aumenta la humedad relativa bajo el dosel; el efecto crece con el volumen de la copa (Mojave National Preserve, 2023). Además, al disminuir la radiación directa, el microambiente bajo arbustos resulta más benigno para plántulas y organismos del suelo (Bala, 2022), y se ha observado que la gobernadora ajusta su conductancia estomática bajo CO₂ elevado, modulando el uso de agua a escala de planta (Naumburg *et al.*, 2003).

6.2.3. Regulación hidrológica

Las precipitaciones que intercepta *Larrea* se redistribuyen en intercepción, a través

de copa (throughfall) y flujo por tronco (stemflow). En arbustos multirramificados como la gobernadora, el stemflow concentra agua en la base de la planta durante eventos de lluvia, alimentando la infiltración localizada y reforzando las “islas de fertilidad” (Martínez-Meza y Whitford, 1996; Whitford, 1997).

Esta redistribución de agua y la contraste copa–interesespacio explican patrones de humedad del suelo: bajo las copas se favorece la recarga puntual y la retención, mientras que los interespacios (con costras biológicas) muestran dinámicas distintas de escurrimiento/infiltración, claves para el balance hídrico en laderas (Koyoma, 2018; Pinos *et al.*, 2025; Li *et al.*, 2009).

6.3. Servicios culturales: importancia en la medicina herbolaria y la cosmovisión local

La gobernadora forma parte de los recuerdos y sentidos del desierto: su fragancia después de la lluvia se asocia con alivio y renuevo estacional, al punto de convertirse en un marcador identitario para habitantes y visitantes el desierto huele a lluvia (Nabhan, 1982/2011; Tohono Chul, 2017; NPS-Joshua Tree, 2025). En divulgación y educación ambiental, parques y museos resaltan este vínculo aroma-paisaje como símbolo cultural del Mojave y Sonora (NPS-Joshua Tree, 2025; ASDM, s. f.).

En la medicina herbolaria tradicional, diversos pueblos como pima, cahuilla, o’odham, entre otros, han transmitido conocimientos sobre infusiones, lavados y cataplasmas para afecciones comunes; más allá de la farmacología (sección 6.1), este acervo constituye patrimonio biocultural que se practica, enseña y resignifica en contextos comunitarios y urbanos (UTEP, 2000; UA Campus Arboretum; BLM, 2024). La continuidad de estas prácticas convive con la regulación moderna y los debates sobre seguridad de suplementos, pero su valor cultural, como saber local y de identidad, aún permanece (UTEP, 2000).

Los nombres vernáculos reflejan esa apropiación cultural; en México se le conoce como gobernadora, hediondilla, guamis/huamis y jarilla, con variantes de la etnia Seri, las cuales son *Háaxat/Háajat* que remiten a su presencia cotidiana, su olor y su dominio del espacio (CONABIO, 2009). La pluralidad de nombres da cuenta de su papel en la toponimia, relatos locales y repertorios de usos (CONABIO, 2009).

En suma, *Larrea tridentata* presta servicios culturales como: identidad y pertenencia (aroma a lluvia y estética del matorral), conocimiento tradicional (herbolaria y técnicas de uso), educación y turismo de naturaleza (senderos interpretativos y divulgación), y dimensión espiritual/simbólica. Estos valores intangibles coexisten con sus funciones ecológicas y de regulación descritas en 4.2 (NPS-Joshua Tree, 2025; ASDM; UTEP, 2000.)

6.4. Servicios de soporte: biodiversidad, fertilidad del suelo y funciones estructurales

Los matorrales de *Larrea tridentata* estructuran el paisaje en parches copa–interespacio que sostienen la biodiversidad y el ciclo de nutrientes. Bajo la copa se concentran materia orgánica, N y P, además de comunidades microbianas más abundantes y diferenciadas; es el clásico efecto de isla de fertilidad descrito para desiertos del Suroeste y Chihuahuense (Schlesinger *et al.*, 1996; Ewing *et al.*, 2007)

6.4.1. Soporte a la biodiversidad

Como planta nodriza, *Larrea tridentata* atenúa la radiación y los extremos térmicos, acumula hojarasca y nutrientes, y canaliza agua y solutos hacia la base, con lo que crea “islas de fertilidad” que mejoran el micrositio y elevan la probabilidad de establecimiento de especies acompañantes, en particular en el borde del dosel; a escala de paisaje, en sitios que presentan disturbios, la facilitación por arbustos dominantes como *Larrea tridentata*, se asocia con incrementos en la cobertura y la

diversificación de la vegetación conforme avanza la recuperación. En conjunto, estas evidencias sostienen que la gobernadora puede ser simultáneamente competitiva y nodriza, y que su efecto positivo emerge bajo condiciones ambientales apropiadas (Schlesinger *et al.*, 1996; Martínez-Meza y Whitford, 1996; Whitford, Anderson, y Rice, 1997; Schafer *et al.*, 2012; Badano *et al.*, 2016).

Por otro lado, la gobernadora provee hábitat y alimento, polen y néctar para un gremio diverso de abejas, tejido foliar para fitófagos y un complejo de moscas agalladoras, por lo que puede modular la riqueza y la composición de las comunidades asociadas tanto en el dosel como en el suelo (Hurd y Linsley, 1975; Lightfoot y Whitford, 1989; Gagné y Waring, 1990; Joy y Crespi, 2007).

En el gradiente de urbanización de Phoenix, AZ, se ha documentado que los parches urbanos presentan menor riqueza y abundancia de artrópodos asociados a la gobernadora que los sitios periféricos, además de diferencias de composición (Rango, 2005). A su vez, rasgos de la copa, en especial la floración, y la estructura del arbusto, así como el contraste día–noche, diferencian las comunidades del dosel y del suelo: por ejemplo, registros del desierto de Mojave muestran mayor número de invertebrados en el dosel con más flores y cambios marcados en la actividad entre periodos (Lightfoot y Whitford, 1991; Bala, 2022).

6.4.2. Fertilidad del suelo y redes edáficas (materia orgánica, microbiota y micorrizas)

A nivel edáfico, los suelos al pie de *Larrea tridentata* acumulan más carbono y nitrógeno, presentan un pH ligeramente más ácido y sostienen mayor biomasa microbiana que los interespacios; además, los perfiles PLFA muestran una composición distinta con mayor proporción de actinomicetos bajo la copa (biomarcador 10Me17:0) (Ewing *et al.*, 2007). Estas diferencias se reflejan en una mayor actividad respiratoria y en respuestas particulares del ciclo del nitrógeno frente a cambios en la disponibilidad de C; y, bajo CO₂ elevado, se han documentado aumentos en el uso microbiano de sustratos de C, cambios en la

biomasa/estructura microbiana y ajustes en enzimas extracelulares ligadas al N, modulados por el micrositio (Jin y Evans, 2007; Jin *et al.*, 2011; Schaeffer *et al.*, 2003).

También se ha descrito la formación de costras fitoquímicas e hidrofobicidad superficial en el micrositio bajo copa, lo cual puede modificar la infiltración y la retención de agua, el cual es un rasgo con efectos tanto positivos (concentración de recursos) como potencialmente limitantes para plántulas en eventos específicos (USDA-FEIS, 2016; Rajnoch *et al.*, 2022; Schlesinger y Pilmanis, 1998).

6.4.3. Banco de semillas, reclutamiento y regeneración

La copa de *Larrea tridentata* actúa como trampa de diásporas y, al mismo tiempo, modula humedad y temperatura del suelo, creando micrositios más favorables para la germinación y el establecimiento que en los interespacios; estudios realizados en el desierto de Mojave y el Chihuahuense han registrado densidades de semillas mayores bajo copa en áreas no afectadas por el fuego y cambios marcados según el tipo e intensidad del disturbio como lo es la inversión del patrón tras incendios severos bajo arbustos, y variaciones con compactación y cobertura de mantillo (DeFalco *et al.*, 2009; Abella *et al.*, 2009).

A escala de ecotono, el tamaño y composición del banco responden a la estructura de la vegetación: las densidades viables tienden a concentrarse en parches vegetados y el encajonamiento arbustivo altera la composición, por ejemplo, la caída de gramíneas en sitios dominados por arbustos (Moreno-de las Heras *et al.*, 2016). A escala de comunidad, los arbustos dominantes, en el cual está incluida la gobernadora, incrementan indirectamente el tamaño del banco tanto por el efecto de trampeo de semillas como por facilitar la producción de semillas de las especies anuales asociadas (Filazzola *et al.*, 2019).

6.4.4. Estructura física, captura de sedimentos y conectividad

Las copas de *Larrea tridentata* reducen el viento a escala de parche y acumulan suelo y nutrientes alrededor de la base, desarrollando “islas de fertilidad” y, con ello, una mayor heterogeneidad espacial del matorral (Bolling y Walker, 2002). Como especie estructural, la gobernadora ordena interacciones bióticas: puede modular la visitación de polinizadores a las anuales del sotobosque (Braun y Lortie, 2020; Ruttan, Lortie, y Haas, 2021), y sostiene ensambles característicos de artrópodos en el dosel y bajo la copa, con variación atribuible al ambiente local (Lightfoot y Whitford, 1989; Rango, 2005). A su vez, la composición y distribución de plantas anuales se organizan respecto al dosel de la gobernadora, por ejemplo, mayor asociación en bordes o lados sombreados, reforzando su papel como nodo de conectividad ecológica (Schafer *et al.*, 2012; Hurd y Linsley, 1975).

VII. POTENCIAL DE APROVECHAMIENTO

7.1. Uso industrial, agropecuario y de control antihelmíntico

La gobernadora concentra en su resina foliar lignanos, flavonoides y otros fenoles, con el Ácido Nordihidroguaiarético (NDGA) como compuesto mayoritario, que han motivado su exploración tecnológica como antioxidante natural y su evaluación farmacológica frente a parásitos de importancia veterinaria. Históricamente, estos compuestos derivaron tanto en aplicaciones industriales como antioxidante en matrices grasas y combustibles; en ensayos bioactivos como antimicrobianos y antihelmínticos; aunque su uso interno en seres humanos ha sido controvertido por reportes de hepatotoxicidad y cambios regulatorios. (Mabry *et al.*, 1977; Arteaga *et al.*, 2005; Reyes-Melo *et al.*, 2021; Morales-Ubaldo *et al.*, 2022).

7.1.1. Usos industriales

Antioxidante en combustibles

En términos prácticos, los extractos metanólicos de hojas de *Larrea tridentata* muestran un poder antioxidante muy alto, más de 50 mil en la prueba ORAC, además, ayudan a que el biodiésel de canola resista mejor la oxidación: con dosis de 250 a 1000 mg/L, el tiempo de estabilidad en la prueba acelerada (OSI a 110 °C) pasó de aproximadamente 1.25 h en el control a entre 8.8 y 32.3 h, y el combustible tardó cerca de cuatro veces más en llegar a un nivel crítico de peróxidos. Por ello, este extracto se perfila como una alternativa verde a antioxidantes sintéticos como TBHQ o BHT en bioenergéticos (Sagaste *et al.*, 2019).

Materia prima cosmética

El extracto de *Larrea tridentata* figura en bases INCI/CosIng como materia prima cosmética con función de acondicionador de la piel. Además, se comercializa para formulaciones de cuidado personal, incluyendo limpiadores y tónicos/astringentes, y productos dirigidos a piel grasa o con imperfecciones, según catálogos y fichas técnicas de proveedores; incluso hay tónicos en el mercado que lo listan en su INCI. Estas aplicaciones son cosméticas mas no terapéuticas y deben ajustarse a la regulación vigente de cada jurisdicción, por ejemplo, marcos UE/CosIng y listados INCI para uso cosmético.

En los principales activos que predominan estos extractos son: lignanos fenólicos, en especial NDGA (Ácido Nordihidroguaiarético). En hoja seca suele ser 5-10 %; y puede representar aproximadamente 50 % de la resina fenólica extraíble; algunos reportes de resina etanólica indican cerca de 26 % NDGA (Gnabre *et al.*, 2015).

7.1.3. Uso agropecuario

En agostaderos del Desierto Chihuahuense, las cabras incluyen *Larrea tridentata* de forma estacional y con alta selectividad según sitio y época: en la Comarca Lagunera, se documentó la selección de gobernadora durante la sequía, y se cita que puede representar hasta 15 % aproximadamente de la dieta en invierno dependiendo los contextos (Mellado *et al.*, 2011); otros estudios reportan aportes típicos de 7–10 % en invierno o condiciones secas (García-Monjarás *et al.*, 2021; Mellado *et al.*, 2004). En general, el consumo de leñosas por cabras aumenta en invierno cuando disminuye la oferta herbácea, y la composición botánica de la dieta varía fuertemente con la estación y el paisaje (Mellado *et al.*, 2016).

En corderos en engorda, la inclusión de 5 a 10 % (base seca) de gobernadora como forraje durante 60 días redujo la presencia de protozoarios ruminales y resistencia de *Eimeria*, disminuyó indicadores de estrés oxidativo y mejoró la conversión

alimenticia al 10 %, esto, aunque redujo el consumo de materia seca (Hernández-Báez, 2019).

En pruebas de laboratorio, los extractos hidro-metanólicos de *Larrea tridentata* afectaron larvas del parásito *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803), el cual es común en ovejas y cabras. Las larvas sin su vaina protectora fueron más sensibles: con una concentración cercana a 36 mg/mL se eliminó aprox. la mitad en 24 horas, y a 200 mg/mL la mortalidad alcanzó cerca de 68%. Al microscopio se observaron daños en la cutícula. Aun así, los autores subrayan que hacen falta estudios en animales (in vivo) para confirmar eficacia e inocuidad antes de cualquier uso en campo (García *et al.*, 2018).

Algunas de las implicaciones son que, si se evalúa su uso forrajero, debe hacerse con tasas bajas de inclusión, monitoreo de ingestión, salud hepática y rendimiento, y bajo supervisión veterinaria/nutricional.

Sanidad en bovinos lecheros

En estudios se ha demostrado que del extracto hidroalcohólico de *Larrea tridentata* se aisló el lignano nor-3'-demetoxiisoguaiacina, con actividad antibacteriana in vitro frente a patógenos de mastitis bovina multirresistentes, por ejemplo, *Staphylococcus aureus* (Rosenbach, 1884) y *Escherichia coli* (Migula, 1895) Castellani & Chalmers, 1919, lo que respalda su potencial como insumo para antisépticos/biocidas locales; aún no existen protocolos clínicos que avalen su uso (Morales-Ubaldo *et al.*, 2022)

Además, en un ensayo de campo con individuos en pastoreo, la aspersion con extracto foliar al 20 % de *Larrea tridentata* redujo la carga de mosca del cuerno (*Haematobia irritans* (Linnaeus, 1758)) entre 9.5 % y 68 % en varios muestreos, y no produjo efectos adversos en piel, solo se tiñeron de verde las puntas del pelo en áreas asperjadas. Los autores concluyen que el extracto puede funcionar como

parte de un manejo integrado de ectoparásitos, aunque reconocen limitaciones (Maldonado-Simán *et al.*, 2018).

Manejo fitosanitario en cultivos

En manejo fitosanitario, los extractos de *Larrea tridentata* han mostrado actividad contra hongos clave en cultivos: frente a *Fusarium oxysporum* Schltdl. y *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* Jarvis & Shoemaker, 1979., con inhibición in vitro del crecimiento micelial y efectos in vivo en invernadero que reducen severidad e incidencia, por lo que se proponen como parte de un manejo integrado del patógeno (Peñuelas-Rubio *et al.*, 2017).

Por otro lado, también mantiene actividad microbicida in vitro contra *Botrytis cinérea* Pers., con inhibición significativa del crecimiento, aproximadamente de 47 a 96% según concentración, y caracterización de flavonoides del extracto: quercetina, apigenina, naringenina, kaempferol, galangina, como posibles agentes activos (Rivera-Escareño *et al.*, 2025).

7.2. Potencial biotecnológico y farmacológico

Larrea tridentata concentra una mezcla rica de metabolitos con interés aplicado como taninos, flavonoides, saponinas, fitoestrógenos y terpenos, entre los que destacan ácido elágico, ácido gálico, catequinas, galato de metilo, resorcinol cinámico, kaempferol, quercetina, NDGA, timol y carvacrol (Jitsuno y Mimaki, 2010; Martins *et al.*, 2010; Yokosuka *et al.*, 2011; Delgadillo-Ruíz *et al.*, 2017). Estos compuestos sustentan actividades farmacológicas reportadas (antioxidantes, antimicrobianas, antiinflamatorias, neuroprotectoras, etc.) y explican el valor biotecnológico de la especie (Favela-Hernández *et al.*, 2012; Núñez-Mojica *et al.*, 2021).

7.2.2. Principales compuestos y fracciones útiles

De extractos clorofórmicos, diclorometano y hexano se han aislado lignanos y ciclolignanos, por ejemplo, dihidroguaiarético, larreatricina/epilarreatricina, 3'-desmetoxi-isoguaiacina, 4,4'-dihidroxi-3-metoxi-6,7'-ciclolignano, además de flavonoides metoxilados; varias de estas moléculas muestran actividad contra bacterias multirresistentes en el rango de 6.25→50 $\mu\text{g mL}^{-1}$ (Núñez-Mojica *et al.*, 2021).

Derivados amino-éter del 4,4'-dihidroxi-3-metoxi-6,7'-ciclolignano también resultan activos frente a Gram-positivas (Núñez-Mojica *et al.*, 2022). En conjunto, los aislamientos y fracciones fenólicas/metoxiladas explican la actividad antibacteriana previamente observada en *Larrea tridentata* (Favela-Hernández *et al.*, 2012).

7.2.3. Actividades farmacológicas con valor de aplicación

Antioxidante y modulación del estrés oxidativo

Extractos hidroalcohólicos o etanol-agua exhiben capacidad captadora de radicales (DPPH, ABTS), poder reductor (FRAP) y efectos citoprotectores en células humanas; la potencia se asocia a fenoles elevados y al NDGA (Martins *et al.*, 2010; Aguirre-Joya *et al.*, 2018; Skouta *et al.*, 2018; Morán-Santibañez *et al.*, 2019). En piel de ratón, el pre-tratamiento con NDGA reduce peroxidación lipídica, restaura glutatión/enzimas antioxidantes y atenúa edema e infiltrado (Rahman *et al.*, 2011).

Antitumoral y neuroprotector

En células T24 de vejiga, el NDGA reduce la viabilidad de forma dosis-dependiente e induce estrés mitocondrial y apoptosis, sugiriendo un mecanismo ROS-mitocondria (Vázquez-Cervantes *et al.*, 2018). Extractos con alto perfil fenólico muestran efectos neuroprotectores por atenuación del daño oxidativo (Morán-Santibañez *et al.*, 2019).

Hepatoprotección y efectos metabólicos/renales

En hámsters con dieta alta en grasa/colesterol, el extracto etanólico mejoró sensibilidad a la insulina y perfil lipídico (Del Vecchy-Tenorio *et al.*, 2016). En modelos murinos de ALIOS/NASH, el NDGA disminuyó peso corporal y hepático, transaminasas y triglicéridos, e incrementó oxidación de ácidos grasos y vías antioxidantes (Chan *et al.*, 2018; Han *et al.*, 2019). En riñón, el NDGA previene disfunción, daño histológico y estrés oxidante, con activación de Nrf2/HO-1; además atenúa daño por isquemia-reperfusión (Rojo *et al.*, 2012; Zúñiga-Marquez/Zuntilde *et al.*, 2012; Zúñiga-Toalá *et al.*, 2013).

Antiinflamatorio

En un modelo de irritación de piel en ratón (TPA), el NDGA disminuye la actividad de una enzima inflamatoria (MPO), reduce la formación de peróxido de hidrógeno (H₂O₂) y baja la hinchazón. Al microscopio se observa menos engrosamiento de la epidermis y menor llegada de glóbulos blancos (neutrófilos) al tejido. (Rahman *et al.*, 2011).

Antibacteriano

En pruebas de laboratorio, los extractos etanólicos de *Larrea tridentata* han logrado frenar o eliminar bacterias comunes como *Staphylococcus aureus* (Ogston, 1880), *Streptococcus pyogenes* (Rosenbach, 1884) y *Bacillus cereus* (Frankland y Frankland, 1887) y, en algunos casos, mejorar el efecto de ciertos antibióticos β-lactámicos (Turner *et al.*, 2021).

Además, moléculas tipo lignano de la planta pueden potenciar aminoglucósidos contra *S. aureus*, incluido MRSA (Cunningham-Oakes *et al.*, 2015), y análogos del meso-dihidroguaiarético muestran actividad contra *Mycobacterium* y otras bacterias (Reyes-Melo *et al.*, 2017).

En el ámbito lechero, el lignano purificado nor-3'-demetoxi-isoguaiacina fue el más potente contra bacterias multirresistentes asociadas a mastitis bovina en ensayos *in vitro* (Morales-Ubaldo *et al.*, 2022).

Antimicobacteriano, antiviral, antiprotozoario y antihelmíntico

Varios lignanos y flavonoides de *Larrea tridentata*, incluidos el meso-dihidroguaiarético y el NDGA, han mostrado frenar en laboratorio a *Mycobacterium tuberculosis* (Zopf, 1883) Lehmann y Neumann, 1896, tanto cepas sensibles como multirresistentes, con concentraciones efectivas en el rango de ~12.5 a >50 µg/mL; se propone que actúan modulando vías celulares como la autofagia y el factor Nrf2 (Favela-Hernández *et al.*, 2012; Clemente-Soto *et al.*, 2014; Guzmán-Beltrán *et al.*, 2016).

Un derivado metilado del NDGA, terameprocol, también ha inhibido el crecimiento de poxvirus en ensayos de laboratorio (Pollara *et al.*, 2010). Además, extractos y compuestos de *Larrea tridentata* han mostrado actividad contra protozoarios de interés en salud, incluida la modulación de cisteín-proteasas y efectos frente a *Entamoeba*, *Giardia* y *Naegleria* (Schmidt *et al.*, 2012; Camacho-Corona *et al.*, 2015; Bashyal *et al.*, 2017). Finalmente, los extractos hidro-metanólicos exhiben efectos antihelmínticos contra larvas L3 de *Haemonchus contortus*, un parásito importante en ovinos y caprinos (García *et al.*, 2018).

Biocontrol en agricultura e insecticida

En fitopatógenos, extractos en lanolina/etanol inhiben 80–100 % a *Rhizoctonia solani* (J.G. Kühn, 1858) y otras especies (*Pythium*, *Colletotrichum*, *Alternaria*, *Fusarium*), y combinaciones con sorbato de potasio muestran sinergia antifúngica (Castillo *et al.*, 2010; Osorio *et al.*, 2010; Castillo-Reyes *et al.*, 2015; Munguía *et al.*, 2014; Peñuelas-Rubio *et al.*, 2017).

En manejo de plagas, extractos foliares reducen la mosca del cuerno en vacas, son larvicidas contra mosquitos y afectan al pulgón negro del nogal (Marín-Domínguez *et al.*, 2014; Maldonado-Simán *et al.*, 2018; Galarza-Tristán *et al.*, 2018). Además, extractos/facciones bactericidas contra fitopatógenos y nanopartículas de plata biosintetizadas con *Larrea tridentata* inhiben *Clavibacter michiganensis* (Smith, 1910) Davis *et al.*, 1984 (Morales-Ubaldo *et al.*, 2021; Méndez-Andrade *et al.*, 2022).

7.2.4. Seguridad y efectos adversos

Existen reportes de ictericia, hepatitis colestásica y daño hepático asociados a productos de *Larrea tridentata*; el NDGA puede ser hepatotóxico y nefrotóxico en humanos y letal en ratón ($LD_{50} \approx 75 \text{ mg kg}^{-1}$). También se ha descrito dermatitis por contacto; por ello, cualquier desarrollo requiere perfiles dosis-respuesta y evaluación toxicológica robusta (Larrey y Faure, 2011; Higuera-de la Tijera *et al.*, 2012; Brown, 2017).

7.2.5. Implicaciones y prospectiva biotecnológica

La evidencia en laboratorio y en pruebas de campo pequeño es consistente para usos antimicrobianos, tanto para humanos, veterinarios y agrícolas, pero para llevarlos a la práctica aún hacen falta pasos clave: unificar y estandarizar los extractos o fracciones (y elegir mejor los solventes), modificar racionalmente las moléculas para subir la potencia y bajar la toxicidad, probar en animales y en campo

la eficacia real, y clarificar cómo actúan y cuáles son sus márgenes de seguridad. Un ejemplo concreto: al modificar un ciclolignano conocido de *Larrea tridentata* se obtuvieron 11 compuestos nuevos con actividad antibacteriana frente a cepas resistentes (Núñez-Mojica *et al.*, 2022).

7.3. Reproducción en vivero

Para prácticas en vivero, *Larrea tridentata* se establece mejor por semilla. Luego que se realiza la siembra comienza el proceso de germinación, el cual ocurre aproximadamente 48 horas después y puede extenderse hasta 6 o 7 días.

La propagación por estacas suele ser poco confiable y en el caso de contenedores, las plantas crecen lento y pueden detenerse si las raíces no tienen un buen desarrollo, es por ello que si las plantas se inician en envases pequeños conviene trasplantarlas cerca de los 5 cm de altura, aunque ese movimiento puede estresar a las plántulas.

Para el caso del riego, se recomienda evitar el riego por aspersion porque puede lavar la resina protectora de las hojas, lo recomendado es usar goteo o riego dirigido a la base. (Wolf, Hensen y Silber, 2024).

Para producir plántulas de gobernadora, en Joshua Tree se sigue el siguiente protocolo: se hidratan las semillas 24 a 48 horas y luego las siembran en bandejas sin tapa con un sustrato 2:1:2 (arena: mantillo: perlita). Tras unas 2 a 3 semanas, cuando emergen y tienen buen agarre, se trasplantan a rollos de papel periódico de aproximadamente 29 x 7.5 cm y envueltos en plástico. Ocho a doce semanas después, cada rollo sin el plástico se coloca completo dentro de una maceta de PVC de 7.5 L, que será el recipiente final para su uso en restauración; al sustrato se le añade un fertilizante de liberación lenta tal es el caso del Osmocote™.

Antes de llevarlas al campo, las plantas pasan por una fase de endurecimiento de 4 a 8 semanas, en el cual se espacian y acortan los riegos de forma gradual y se mantienen al aire libre para aclimatarse. De principio a fin, hasta obtener raíces aptas para trasplante en áreas silvestres, el proceso toma alrededor de 12 meses (Graham, 2004; Wolf, Hensen y Silber, 2024).

Al momento de plantar, es importante tener mucho cuidado de no romper el cepellón, ya que, si esto sucede, puede ser fatal para la planta. Lo mejor es cortar la maceta y sacar el ejemplar con suavidad para acomodarlo en el hoyo, para luego de estar plantados se debe de regar de forma suficiente y constante durante uno a dos años, después de ese periodo, por lo general la lluvia suele ser suficiente (Tohono Chul, 2017).

VIII. PROBLEMÁTICAS Y RETOS

8.1. Amenazas ecológicas y presión antrópica

Aun cuando *Larrea tridentata* es una especie extraordinariamente resistente a la aridez, su integridad poblacional y la funcionalidad de los matorrales donde domina enfrentan presiones crecientes, en las cuales las más relevantes son la alteración del régimen de fuego por invasiones de gramíneas anuales, la deposición atmosférica de nitrógeno que favorece a esas invasoras, sequías prolongadas y eventos extremos como olas de calor y heladas severas, cambios de uso de suelo y fragmentación ocasionadas por construcción de carreteras, minería y particularmente energía solar a gran escala, tránsito vehicular fuera de camino y ganadería, y extracción con fines medicinales/comerciales que, si no se regula, concentra impactos locales. (Brooks y Matchett, 2006; Rao *et al.*, 2010; Abella, 2010).

8.1.1. Fuego e invasoras

Se tiene documentado que en los desiertos cálidos el fuego no era previsto, hasta que fue en los años 80 que se le puso mayor atención, ya que se vio un incremento de la zona y tamaño de los incendios en zonas de matorral medio del desierto de Mojave dominadas por *Larrea tridentata* asociado a la expansión de especies como *Bromus Rubens* L, *Schismus spp.* y *Erodium cicutarium* (L.) L'Hér. ex Aiton las cuales tienden a llenar los interespacios con combustibles finos continuos tras años húmedos, ya que como se mencionó anteriormente, la especie tiende a realizar "islas de fertilidad" para especies anuales. Es por ello que la gobernadora no está adaptada a incendios frecuentes,

ya que las quemas repetidas favorecen la conversión hacia pastizales anuales y comprometen la recuperación de la comunidad nativa (Brooks y Matchett, 2006; Abella, 2010).

8.1.2. Depósito de nitrógeno y sinergias

En regiones cercanas a las zonas de urbanización y carreteras, la deposición de Nitrógeno eleva la fertilidad de los interespacios y favorece el crecimiento de gramíneas exóticas, las cuales en temporada de lluvia hace que ese combustible fino puede superar umbrales que permiten la propagación del fuego incluso en matorrales de gobernadora. El efecto anteriormente mencionado ha sido demostrado con experimentos de fertilización y monitoreo en el Desierto de California y en Joshua Tree (Rao *et al.*, 2010; Bell y Allen, 2018).

8.1.3. Sequías y eventos extremos

El suroeste de Norteamérica atraviesa desde inicios del siglo XXI una megasequía con una clara señal antropogénica, ya que reduce humedad edáfica y aumenta el estrés hídrico, es por ello que en estudios en la que se incluye a *Larrea tridentata* se han observado retracciones de copa y mortalidad moduladas por las propiedades del suelo (Hamerlynck y McAuliffe, 2008; Williams *et al.*, 2020).

Además de ello, episodios de heladas extremas como las registradas en febrero de 2011 en el Desierto Chihuahuense provocaron muerte progresiva de partes de la especie y otras con las convive. Aunque la mortalidad fue baja y la mayoría de los arbustos se recuperó en pocos años, estos pulsos confirman que la gobernadora no tiene la vulnerabilidad de corto plazo a extremos térmicos (Ladwig *et al.*, 2019; 2011).

8.1.4. Cambio de uso de suelo e infraestructura

En desierto de matorral, en las cuales está dominada por *Larrea tridentata*, La expansión de carreteras, trabajos de minería y desarrollos urbanos o agroindustriales fragmenta el hábitat y facilita la propagación de especies invasoras. Además de ello, el tránsito de vehículos diseñados para territorio de terracerías compacta suelos, destruye costras biológicas, reduce infiltración y cobertura vegetal, y deja cicatrices persistentes, por la cual la recuperación puede tardar de décadas a hasta siglos (Ouren *et al.*, 2007; Abella, 2010).

8.1.5. Extracción y mercado herbolario

El uso del extracto de la gobernadora presenta riesgos toxicológicos por su metabolito NDGA, además, una demanda no regulada puede generar presiones localizadas sobre poblaciones accesibles. Aun cuando la especie es abundante a escala regional, estos focos requieren aprovechamiento con trazabilidad y cupos que eviten sobrecolecta y afectaciones a la regeneración (Arteaga *et al.*, 2005).

8.2. Riesgos por sobreexplotación de la especie

Aunque *Larrea tridentata* es abundante a escala regional, su dinámica es lenta y el reemplazo poblacional ocurre de forma episódica. En matorrales maduros de los desiertos de Mojave y Sonora se han observado décadas de cuasi-estasis con reclutamiento y mortalidad de fondo muy bajos, interrumpidas por eventos extremos como sequías que disparan pulsos de mortalidad (Miriti *et al.*, 2007).

A su vez, el establecimiento depende de ventanas hídricas estrechas como se muestra en el desarrollo temprano de la raíz pivotante de la gobernadora, ya que se optimiza sólo dentro de un rango reducido de humedad del suelo, lo que explica que

el reclutamiento ocurra principalmente tras episodios pluviales poco frecuentes (Woods *et al.*, 2011).

En conjunto, esta combinación de largo tiempo de residencia y reclutamiento ligado a pulsos de lluvia hace a las poblaciones vulnerables a extracciones intensivas o mal diseñadas.

8.2.1. Extracción de biomasa

La cosecha de hojas y ramillas reduce el área fotosintética y las reservas, por lo que si se repite con alta frecuencia, puede disminuir el crecimiento y reproducción, especialmente en años secos, esto coincide con la evidencia comparada de los impactos ecológicos de la recolección de productos forestales no maderables (PFNM), que muestra efectos negativos de la defoliación reiterada sobre desempeño y demografía y recomienda límites de extracción, rotaciones y monitoreo poblacional (Ticktin, 2004).

En *Larrea tridentata* se ha documentado capacidad de rebrote tras daños mecánicos intensos como el aplastamiento por vehículos, lo que indica resiliencia estructural; sin embargo, ese rebrote no implica que la extracción foliar recurrente sea sostenible, pues reganar copa exige reasignar recursos al tejido nuevo (Gibson *et al.*, 2004).

En ausencia de ensayos específicos de cosecha comercial para la gobernadora, aplicar un enfoque precautorio de PFNM, como cupos conservadores, espaciar cosechas en el tiempo y el espacio, y seguimiento demográfico, es indispensable (Ticktin, 2004).

8.2.2. Cosecha de semilla para restauración y mercado

La demanda de semillas nativas para restauración puede generar presiones localizadas cuando la colecta se concentra en pocas poblaciones accesibles. Es por

ello que las directrices internacionales recomiendan no extraer más del 20 % de la semilla madura disponible en una temporada y muestrear al menos 50 individuos para mantener la representatividad genética (ENSCONET, 2009; Pedrini y Dixon, 2020; BLM-SOS).

Entonces, si se ignoran estos umbrales reduce el banco de semillas y puede comprometer el reclutamiento episódico del que depende *Larrea tridentata*, cuyo establecimiento temprano está restringido a un rango estrecho de humedad del suelo (Woods *et al.*, 2011).

8.2.3. Riesgos sanitarios y reputacionales

Históricamente, el NDGA, principal lignano de *Larrea tridentata*, tuvo aprovechamiento comercial por más de dos décadas, hasta que su uso fue reemplazado por alternativas sintéticas, reduciendo la presión directa sobre la planta (CONABIO, 2009; Rahman, 2011). Pese a ello aún persisten nichos como en cosmética, biocidas y suplementos que pueden incentivar cosecha sin trazabilidad si no se regula.

Ante lo anterior, la literatura reciente reporta un renovado interés en extractos y compuestos antimicrobianos de la gobernadora, lo que refuerza la necesidad de fuentes cultivadas y, cuando aplique la colecta silvestre, cupos y trazabilidad para evitar sobrecolecta en sitios accesibles (Morales-Ubaldo *et al.*, 2022).

8.2.4. Efectos genéticos y de estructura poblacional

En los productos forestales no maderables (PFNM), la colecta selectiva de los individuos más grandes o más productivos puede erosionar la diversidad genética y sesgar la estructura de edades; el impacto depende del órgano extraído, la intensidad y la frecuencia de cosecha (Ticktin, 2004).

En *Larrea tridentata*, cuya reposición es lenta, los registros demográficos muestran largos periodos de estasis con reclutamiento y mortalidad de fondo muy bajos, interrumpidos por pulsos asociados a eventos climáticos como las sequías (Miriti *et al.*, 2007); además, el establecimiento de plántulas está restringido a una ventana estrecha de humedad del suelo, lo que hace que el reclutamiento sea episódico (Woods *et al.*, 2011).

8.3. Vacíos y prioridades de investigación

8.3.1. Demografía, reclutamiento y extremos climáticos.

La dinámica de *Larrea tridentata* es marcadamente episódica, por lo que hacen falta series demográficas de largo plazo que capten pulsos de mortalidad y de establecimiento bajo sequías intensas, heladas u olas de calor; en un registro de 20 años, las poblaciones mostraron largos periodos de cuasi-estasis interrumpidos por mortandades asociadas a sequía (Miriti *et al.*, 2007).

Para el caso del reclutamiento, el desarrollo temprano de la raíz pivotante de la gobernadora se optimiza sólo dentro de un rango estrecho de humedad del suelo y requiere varias semanas húmedas, lo que define ventanas raras de establecimiento (Woods *et al.*, 2011).

A escala poblacional, la alometría y la regulación demográfica en la gobernadora reflejan reclutamiento episódico y desviaciones de relaciones tamaño-abundancia propias de sistemas estacionarios, lo que refuerza la necesidad de enfoques que integren clima y estructura de tamaños (Allen *et al.*, 2008).

De lo anterior surgen preguntas claves sobre umbrales climáticos que detonan la mortalidad adulta y ventanas de reclutamiento.

8.3.2. Fuego, pastos invasores y deposición de Nitrógeno

Aunque la evidencia vincula deposición de nitrógeno y años húmedos con picos de biomasa anual e incremento del riesgo de incendio, faltan umbrales operativos por tipo de sitio en matorral de gobernadora, es por ello que es importante tener información sobre que cargas críticas de N y regímenes de lluvia disparan la trampa pasto-fuego en la gobernadora (Rao y Allen, 2010; Brooks y Matchett, 2006).

8.3.3. Restauración: procedencia, mezcla de especies y técnicas de establecimiento

Dado el caso de falta de información para el uso de *Larrea tridentata* para restauración, urgen protocolos específicos como tipo de semilla, propágulos, pretratamientos y arreglos espaciales para ver que metodología optimizan la germinación y supervivencia en campo, además, ver como varían por procedencia y citotipo.

Por lo anterior, una de las formas de comprobar esto podría ser mediante ensayos multi-sitio con diseño BASI (Before-After Control-Impact), uso de zonas de transferencia provisionales y herramientas de decisión para mezclar especies (BLM, 2024; Badano *et al.*, 2016; Shryock *et al.*, 2022; USGS/USFS, 2018–2025).

8.3.4. Alometría, carbono y teledetección multiescala

En este aspecto se ha notado que hacen falta ecuaciones alométricas específicas por morfotipo, tamaño y marcos para escalar a rodal y paisaje. Es por ello que es importante una investigación profunda en cuanto a modelos que lleguen a predecir de forma acertada la biomasa para *Larrea tridentata* a lo largo de gradientes climáticos y de sitio, en los cuales se podrían utilizar métodos como inventarios destructivos calibrados con UAV/LiDAR y aprendizaje autónomo para estimar volumen y biomasa (Allen *et al.*, 2008; Cunliffe *et al.*, 2016; McCann *et al.*, 2022).

8.3.5. Microbioma, biocostras y establecimiento

Es cierto que en literatura reciente se detecta efectos del citotipo en el microbioma de *Larrea tridentata*, pero faltan ensayos que conecten ese patrón con reclutamiento, como lo es la supervivencia de plántulas, con el papel operativo de las biocostras tras disturbios, por lo cual es indispensable realizar ensayos multi-sitio con métodos de secuencia de ADN a lo largo de gradientes de citotipo con inoculaciones dirigidas y medición de germinación/supervivencia, restauración experimental de biocostras tras disturbios con diseños BACI y seguimiento funcional.

La integración de estos resultados en zonas de transferencia por citotipo servirán para ajustar decisiones de procedencia cuando se use siembra directa o planta en contenedor (Gerstner et al., 2022)

8.4. Políticas y normativas relacionadas con su conservación

La conservación y el uso de *Larrea tridentata* se enmarcan en regulaciones que operan a dos niveles: cambio de uso de suelo e impacto ambiental cuando hay obras o proyectos sobre matorrales (hábitat típico de la gobernadora), y aprovechamiento (recolección/uso) de recursos en terrenos forestales y/o de vida silvestre.

En México, los ejes normativos son la LGEEPA y su Reglamento en materia de Evaluación del Impacto Ambiental, la LGDFS junto con su reglamento y la LGVS; además, la NOM-059-SEMARNAT-2010 establece categorías de riesgo, en el cual, en este caso en específico *Larrea tridentata* no aparece enlistada.

En EE. UU., las reglas dependen del tenedor de la tierra: en parques nacionales está prohibido retirar plantas salvo supuestos tradicionales muy acotados y en tierras publicas administradas por la oficina de Administración de Tierras se requieren permisos para volúmenes más que mínimos.

IX. CONCLUSIONES

Larrea tridentata (gobernadora) es una de las especies más emblemáticas y resilientes de los ecosistemas áridos y semiáridos de Norteamérica. Su historia evolutiva, marcada por la poliploidía y la clonación le ha permitido adaptarse a condiciones extremas de temperatura, escasez hídrica y suelos pobres, convirtiéndose en una especie estructural clave de los matorrales del Desierto Chihuahuense, Sonorense y del Mojave. Esta adaptación ha sido esencial para mantener la estabilidad ecológica de los desiertos, al formar “islas de fertilidad” que mejoran la retención de nutrientes, regulan la infiltración de agua y sostienen una amplia diversidad de flora y fauna asociada.

Además de su papel ecológico, la gobernadora representa un recurso de enorme valor cultural y económico, ya que su uso tradicional como planta medicinal, su relevancia en la cosmovisión de comunidades desérticas y su presencia simbólica como aroma del desierto refuerzan su valor biocultural y ambiental. Paralelamente, sus metabolitos secundarios, particularmente el Ácido Nordihidroguaiarético (NDGA), ofrecen un potencial biotecnológico y farmacológico notable, con aplicaciones en las industrias cosmética, veterinaria, agrícola y energética. No obstante, este potencial debe manejarse con responsabilidad, dada la toxicidad asociada a ciertos compuestos y la lentitud en la regeneración natural de la especie.

Por lo anterior, la gobernadora constituye no solo un pilar ecológico de los desiertos, sino también un puente entre la naturaleza, la ciencia y la cultura, cuya conservación resulta estratégica para la integridad de los ecosistemas áridos y el aprovechamiento sostenible de sus recursos.

Recomendaciones

El manejo sustentable de *Larrea tridentata* debe priorizar la conservación de su hábitat y la prevención de disturbios que comprometen su resiliencia. Se recomienda regular la colecta de hojas, ramillas y semillas mediante cupos precautorios, rotaciones espaciales y trazabilidad, fomentando en paralelo fuentes cultivadas y protocolos de viverización que reduzcan la presión sobre poblaciones silvestres.

A escala de paisaje, es fundamental contener la expansión de gramíneas exóticas y la continuidad de combustibles finos que elevan el riesgo de incendios, proteger la integridad de biocostras y suelos frente al tránsito vehicular fuera de camino, y evitar la fragmentación por infraestructura, minería, cambio de uso de suelo y expansión urbana.

En restauración, se sugiere utilizar material de procedencia local y citotipos compatibles, incorporar micorrizas arbusculares, y aplicar arreglos espaciales que aprovechen el efecto nodriza y las islas de fertilidad.

Finalmente, la educación y divulgación sobre el valor ecológico y biocultural de la gobernadora deben reforzarse en comunidades y centros de interpretación del desierto para sostener la participación social en su conservación.

Los esfuerzos deben orientarse a cerrar vacíos clave que limitan la toma de decisiones. La información disponible ha abarcado sobre todo su ecología de parches, química foliar y el rol estructural en matorrales; sin embargo, falta integrar estos conocimientos a escalas demográfica y de paisaje bajo escenarios de cambio global.

En particular, se requiere: series de largo plazo que capten umbrales de mortalidad y ventanas de reclutamiento durante sequías, heladas y olas de calor; protocolos operativos de restauración por citotipo y procedencia (pretratamientos de semilla, inoculación dirigida de micorrizas y restauración de biocostras) con diseños

BACI/multisitio; ecuaciones alométricas específicas por morfotipo y marcos de teledetección (UAV/LiDAR/fotogrametría) para estimar con precisión biomasa y carbono a escala de rodal y paisaje; determinación de cargas críticas de nitrógeno y combinaciones de lluvia que disparan la trampa pasto–fuego, con guías de manejo por tipo de sitio un genoma nuclear de referencia y estudios de genómica funcional que vinculen poliploidía con rasgos ecofisiológicos, microbioma rizosférico y desempeño en campo; evaluación toxicológica y estandarización de extractos (perfil químico, dosis–respuesta, seguridad) para aplicaciones cosméticas, veterinarias y agrícolas; análisis socioeconómicos de cadenas de valor y modelos de aprovechamiento de PFSM que incluyan trazabilidad, cupos y costos/beneficios de cultivo versus colecta.

Estas líneas, combinadas con monitoreo participativo y herramientas de decisión, permitirán traducir el conocimiento acumulado en guías prácticas de manejo, restauración y uso responsable de *Larrea tridentata* en los desiertos de Norteamérica.

REFERENCIAS

- Abella, S. R. (2010). Disturbance and plant succession in the Mojave and Sonoran Deserts of the American Southwest. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 7(4), 1248–1284.
- Allen, A. P., Restrepo, C., Pockman, W. T., y Milne, B. T. (2008). Allometry, growth and population regulation of the desert shrub *Larrea tridentata*. *Functional Ecology*, 22, 197–204.
- Apple, M. E., Cunningham, G. L., y Shapiro, D. I. (2005). Arbuscular mycorrhizal colonization of *Larrea tridentata* and *Ambrosia dumosa* roots varies with precipitation and season in the Mojave Desert. *Symbiosis*, 39, 131-135
- Arteaga, S., Andrade-Cetto, A., y Cárdenas, R. (2005). *Larrea tridentata* (Creosote bush), an abundant plant of Mexican and US-American deserts and its metabolite nordihydroguaiaretic acid. *Journal of Ethnopharmacol*, 98(3), 231-239.
- Badano, E. I., Samour-Nieva, O. R., Flores, J., Flores-Flores, J. L., Flores-Cano, J. A., y Rodas-Ortíz, J. P. (2016). *Facilitation by nurse plants contributes to vegetation recovery in human-disturbed desert ecosystems*. *Journal of Plant Ecology*, 9(5), 485–497.
- Bala, S., Martin, L., y Penaloza, A. (2022). *Creosote (Larrea tridentata) influences on canopy and ground dwelling invertebrate communities*. *California Ecology Conservation Research*, 6(1), 1–9.
- Barbour, M. G. (1969). Patterns of genetic similarity between *Larrea divaricata* of North and South America. *American Midland Naturalist*, 81, 54–67.
- Bashyal, B., Li, L., Bains, T., Debnath, A., y LaBarbera, D. V. (2017). *Larrea tridentata*: A novel source for anti-parasitic agents active against *Entamoeba*

histolytica, Giardia lamblia and Naegleria fowleri. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 11, 1–19.

Beatley, J. C. (1974). Effects of rainfall and temperature on the distribution and behavior of *Larrea tridentata* in the Mojave Desert of Nevada. *Ecology*, 55(2), 245–261.

Bell, M. D., y Allen, E. B. (2018). Wind, earth, and fire: The impacts of anthropogenic air pollution on soils in Joshua Tree National Park. *Park Science*, 32(2), 64–66. (Artículo de divulgación del NPS).

Belnap, J. (2001). *Biological soil crusts: Webs of life in the desert* (Fact Sheet 065-01). U.S. Geological Survey.

Bhark, E. W., y Small, E. E. (2003). Association between plant canopies and the spatial patterns of infiltration in shrubland and grassland of the Chihuahuan Desert, New Mexico. *Ecosystems*, 6, 185–196.

Bolling, J. D., y Walker, L. R. (2002). Fertile island development around perennial shrubs across a Mojave Desert chronosequence. *Western North American Naturalist*, 62(1), 88–100.

Boyd, R. S., y Brum, G. D. (1983). Postdispersal reproductive biology of a Mojave Desert population of *Larrea tridentata*. *The American Midland Naturalist*, 110, 25–36.

Bowers, J. E., y Dimmitt, M. A. (1994). Flowering phenology of six woody plants in the northern Sonoran Desert. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 121(3), 215–229.

Braun, J., y Lortie, C. J. (2020). Facilitation with a grain of salt: Reduced pollinator visitation is an indirect cost of association with the foundation species creosote bush (*Larrea tridentata*). *American Journal of Botany*, 107(10), 1342–1354.

- Brittingham, S. (2000). Facilitation of *Yucca brevifolia* recruitment by Mojave Desert shrubs. *Western North American Naturalist*, 60, 374–383.
- Brooks, M. L., y Matchett, J. R. (2006). Spatial and temporal patterns of wildfires in the Mojave Desert, 1980–2004. *Journal of Arid Environments*, 67(1), 148–164.
- Brown, A. C. (2017). Kidney toxicity related to herbs and dietary supplements: Online table of case reports. Part 3 of 5 series. *Food and Chemical Toxicology*, 107, 502–519.
- Buonopane, M., Schmid, B., y Huenneke, L. F. (2005). Community responses to removals of plant functional groups and species from a Chihuahuan Desert shrubland. *Oikos*, 110, 67-80.
- Bureau of Land Management. (2024). *Mojave Desert Plant Guide: Creosote bush (Larrea tridentata)*.
- Butterfield, B. J., y Briggs, J. M. (2009). Patch dynamics of soil biotic feedbacks in the Sonoran Desert. *Journal of Arid Environments*, 73(1), 96–102.
- Camacho-Corona, M. R., García., A., Mata-Cárdenas, B. D., Garza-González, E., Ibarra-Alvarado, C., Rojas-Molina, A., Rojas-Molina, I., Bah, M., Sánchez, M. A. Z., y Gutiérrez, S. P. (2015). Screening for antibacterial and antiprotozoal activities of crude extracts derived from Mexican medicinal plants. *African Journal of Traditional, Complementary and Alternative Medicines*, 12, 104–112.
- Camacho-Ruiz, R., García-Mateos, R., Colinas-León, M. T., y Soto-Hernández, M. (2017). Usos tradicionales y potencial farmacológico de *Larrea tridentata*. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 23(2), 259–273.
- Castellanos-Perez, E. (2000). *Ecophysiological relationship of creosote bush (Larrea tridentata) and bush muhly (Muhlenbergia porteri) when growing*

alone and in common. (Tesis de maestría, New México State University). Las Cruces, NM, EUA.

Castillo, F., Hernández, D., Gallegos, G., Méndez, M., Rodríguez, R., Reyes, A., y Aguilar, C. N. (2010). In vitro antifungal activity of plant extracts obtained with alternative organic solvents against *Rhizoctonia solani* Kühn. *Industrial Crops and Products*, 32, 324–328.

CDC. (1992). Chaparral-Induced Toxic Hepatitis — California and Texas, 1992. *MMWR*, 41(44), 812–814.

Challenger, A., y Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. En *Capital natural de México, Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad* (pp. 87–108). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México.

Chan, J. K. W., Bittner, S., Bittner, A., Atwal, S., Shen, W. J., Inayathullah, M., Rajada, J., Nicolls, M. R., Kraemer, F. B., y Azhar, S. (2018). Nordihydroguaiaretic Acid, a Lignan from *Larrea tridentata* (Creosote Bush), Protects against American Lifestyle-Induced Obesity Syndrome Diet-Induced Metabolic Dysfunction in Mice. *Journal of Pharmacology and Experimental Therapeutics*, 365, 281–290.

Chew, R. M., y Chew, A. E. (1965). The primary productivity of a desert-shrub (*Larrea tridentata*) community. *Ecological Monographs*, 35(4), 355–375.

Clemente-Soto, A. F., Balderas-Rentería, I., Rivera, G., Segura-Cabrera, A., del Garza-González, E. R., y Camacho-Corona, M. (2014). Potential mechanism of action of meso-dihydroguaiaretic acid on *Mycobacterium tuberculosis* H37Rv. *Molecules*, 19, 20170–20182.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). (s. f.). *Larrea tridentata* (ficha informativa de especies). Biodiversidad Mexicana.

http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/info_especies/arboles/doctos/70-zygop2m.pdf

CONABIO. (2009). *Larrea tridentata* (Ficha informativa). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Recuperado de: <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/zygophyllaceae/larrea-tridentata/fichas/ficha.htm>.

Cunningham-Oakes, E., Soren, O., Moussa, C., Rathor, G., Liu, Y., Coates, A., y Hu, Y. (2015). Nordihydroguaiaretic acid enhances the activities of aminoglycosides against methicillin-sensitive and resistant *Staphylococcus aureus* *in vitro* and *in vivo*. *Frontiers in Microbiology*, 6, 1195.

FAO. (s. f.). Temperaturas altas. Factores ambientales. Recuperado de <https://www.fao.org/4/x8234s/x8234s08.htm>

Drezner, T. D. (2006). Plant facilitation in extreme environments: The non-random distribution of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*) under their nurse associates and the relationship to nurse architecture. *Journal of Arid Environments*, 65(1), 46-61.

DeFalco, L. A., Esque, T. C., Kane, J. M., y Nicklas, M. B. (2009). Seed banks in a degraded desert shrubland: Influence of soil surface condition and harvester ant activity on seed abundance. *Journal of Arid Environments*, 73(10), 885-893.

Del Vecchyo-Tenorio, G., Rodríguez-Cruz, M., Andrade-Cetto, A., y Cárdenas-Vázquez, R. (2016). Creosote Bush (*Larrea tridentata*) Improves Insulin Sensitivity and Reduces Plasma and Hepatic Lipids in Hamsters Fed a High Fat and Cholesterol Diet. *Frontiers in Pharmacology*, 7, 194.

Delgadillo-Ruíz, L., Bañuelos-Valenzuela, R., Delgadillo-Ruíz, O., Silva-Vega, M., y Gallegos-Flores, P. (2017). Composición química y efecto antibacteriano in

vitro de extractos de *Larrea tridentata*, *origanum vulgare*, *artemisa ludoviciana* y *ruta graveolens*. *Nova Sci.* 9, 273–290.

Duncan, M. P. (2012). *Larrea tridentata*, in Jepson Flora Project (eds.) Jepson eFlora, https://ucjeps.berkeley.edu/eflora/eflora_display.php?tid=30255 accessed on November 17, 2025.

ENSCONET. (2009). *Seed collecting manual for wild species*. European Native Seed Conservation Network.

Ehleringer, J. R., y Dawson, T. (1992). Water uptake by plants: Perspectives from stable isotope composition. *Plant, Cell and Environment*, 15(9), 1073-1082.

Elakovich, S. D., y Stevens, K. L. (1985). Phytotoxic properties of nordihydroguaiaretic acid, a lignan from *Larrea tridentata* (Creosote bush). *Journal of Chemical Ecology*, 11(1), 27-33.

Ewing, S. A., Southard, R. J., Macalady, J. L., Hartshorn, A. S., y Johnson, J. E. (2007). Soil microbial fingerprints, carbon, and nitrogen in a Mojave Desert shrub–intershrub system. *Soil Science Society of America Journal*, 71(2), 469–475.

Ezcurra, E., Arizaga, S., Valverde, P. L., Mourelle, C., y Flores-Martínez, A. (1992). Foliole movement and canopy architecture of *Larrea tridentata* (DC.) Cov. in Mexican deserts. *Oecologia*, 92, 83–89.

Favela-Hernández, J. M., García, A., Garza-González, E., Rivas-Galindo, V. M., y Camacho-Corona, M. R. (2012). Antibacterial and antimycobacterial lignans and flavonoids from *Larrea tridentata*. *Phytotherapy Research*, 26, 1957–1960.

Felger, R. S. (1977). Mesquite in Indian cultures of southwestern North America. In B. B. Simpson (Ed.), *Mesquite: Its biology in two desert ecosystems* (US/IBP Synthesis Series 4, pp. 150–176). Dowden, Hutchinson and Ross.

- Ferrenberg, S., Faist, A. M., Osborne, B. B., y Lee, S. R. (2025). Quantifying potential abiotic drivers of the “nurse plant effect” in two dominant shrub species of the northern Chihuahuan Desert. *Oecologia*, 207(10), 163.
- Filazzola, A., Liczner, A. R., Westphal, M., y Lortie, C. J. (2019) Shrubs indirectly increase desert seedbanks through facilitation of the plant community. *PLoS ONE* 14(4): e0215988.
- Flora of North America Editorial Committee. (2008). *Zygophyllaceae: Larrea tridentata*. En *Flora of North America North of Mexico* (Vol. 12). Oxford University Press.
- Flora of North America (FNA). (2020). *Larrea tridentata*. *Flora of North America North of Mexico*, Vol. 12.
- Flores-Torres, A., y Montaña, C. (2014). From facilitative to competitive interaction between *Larrea tridentata* and *Cylindropuntia leptocaulis* in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Vegetation Science*. 26, 68-77.
- Flores-Torres, A., Montaña, C., y Franco, M. (2019). Coexistence and the niche in a nurse–cactus interaction: Is cyclic dynamics justified? *Journal of Ecology*. 107, 407-417.
- Franco, A. C., de Soyza, A. G., Virginia, R. A., Reynolds, J. F., y Whitford, W. G. (1994). Effects of plant size and water relations on gas exchange and growth of the desert shrub *Larrea tridentata*. *Oecologia*, 97, 171–178.
- Gagné, R. J., y Waring, G. L. (1990). The *Asphondylia* (Cecidomyiidae: Diptera) of creosote bush (*Larrea tridentata*) in North America. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 92, 649–671.
- Galarza-Tristán, F., Aldama-Aguilera, C., Hipólito-Cruz, G., González-Montero, R., Medellín-Castillo, N., y Bernal-Jacomé, L. (2018). Extractos vegetales para el

control de larvas de mosquitos en diferentes calidades de agua de la ciudad de SLP. *Entomología Mexicana*, 5, 148–154.

García, A., y González, J. (2020). Importancia ecológica de la gobernadora (*Larrea tridentata*) en ecosistemas áridos del norte de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91, e913457.

García, J. E., Gómez, L., Mendoza-de-Gives, P., López-Aguirre, F., López-Arellano, M. E., Vázquez-Prieto, S., y Mellado, M. (2018). Anthelmintic efficacy of hydro-methanolic extracts of *Larrea tridentata* against larvae of *Haemonchus contortus*. *Tropical Animal Health and Production*, 50(5), 1099–1105.

Gibson, A. C., Sharifi, M. R., y Rundel, P. W. (2004). Resprout characteristics of creosote bush (*Larrea tridentata*) when subjected to repeated vehicle damage. *Journal of Arid Environments*, 57(3), 411–429.

Gile, L. H., Gibbens, R. P., y Lenz, J. M. (1998). Soil-induced variability in root systems of creosotebush (*Larrea tridentata*) and tarbush (*Flourensia cernua*). *Journal of Arid Environments*, 39, 57–78.

Gnabre, J., Bates, R., y Huang, R. C. (2015). *Creosote bush lignans for human disease treatment and prevention: Perspectives on combination therapy*. *Journal of Traditional and Complementary Medicine*, 5(3), 119-126.

Graham, J. (2004). Propagation protocol for production of Container (plug) *Larrea tridentata* (Sesse y Moc ex DC.) Coville plants 2 Gallon PVC Pipe Containers. *USDI NPS - Joshua Tree National Park Native Plant Nursery Twentynine Palms, California*.

Grant, V. (1971). *Plant speciation*. Columbia University Press, New York and London.

Guzmán-Beltrán, S., Rubio-Badillo, M. Á., Juárez, E., Hernández-Sánchez, F., y Torres, M. (2016). Nordihydroguaiaretic acid (NDGA) and α -mangostin inhibit

- the growth of *Mycobacterium tuberculosis* by inducing autophagy. *International Immunopharmacology*, 31, 149–157.
- Haley, S. L., Lamb, J. G., Franklin, M. R., Constance, J. E., y Dearing, M. D. (2008). “Pharm-ecology” of diet shifting: Biotransformation of plant secondary compounds in creosote (*Larrea tridentata*) by a woodrat herbivore, *Neotoma lepida*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 81(5), 584–593.
- Hamerlynck, E. P., y McAuliffe, J. R. (2008). Soil-dependent canopy dieback and plant mortality in two Mojave Desert shrub. *Journal of Arid Environments*. 72, 1793– 1802.
- Han, L., Bittner, S., Dong, D., Cortez, Y., Dulay, H., Arshad, S., Shen, W. J., Kraemer, F. B., y Azhar, S. (2019). Creosote bush-derived NDGA attenuates molecular and pathological changes in a novel mouse model of non-alcoholic steatohepatitis (NASH). *Molecular and Cellular Endocrinology*, 498, 110538.
- Havstad, K. M., Gibens, R. P., Knorr, C. A., y Murray, L. W. (1999). Long-term influences of shrub removal and lagomorph exclusion on Chihuahuan Desert vegetation dynamics. *Journal of Arid Environments*, 42(3), 155–166.
- Hernández-Báez, I. (2019). *Valoración biológica de Larrea tridentata en animales* (Tesis Dr.). Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, México.
- Hernández, M. H. (2006). *La vida de los desiertos mexicanos*. SEP-FCE-CONACYT- Convenio Andrés Bello Colección. La ciencia para todos. México, D.F.189.
- Heron, S., y Yarnell, E. (2001). The safety of low-dose *Larrea tridentata* (DC) Coville (creosote bush or chaparral): A retrospective clinical study. *Journal of Alternative and Complementary Medicine*, 7, 175–185.

- Higuera-de la Tijera, M. F., Servín-Caamaño, A. I. y Alexanderson-Rosas, E. G. (2012). Toxicidad hepática inducida por fármacos y herbolaria. *Revista Médica del Hospital General de México*, 75, 230–237.
- Hunter, K. L., Betancourt, J. L., Riddle, B. R., Van Devender, T. R., Cole, K. L., y Spaulding, W. G. (2001). Ploidy race distributions since the Last Glacial Maximum in the North American desert shrub, *Larrea tridentata*. *Global Ecology and Biogeography*, 10(5), 521–533.
- Hurd, P. D., Jr., y Linsley, E. G. (1975). The principal *Larrea* bees of the southwestern United States (Hymenoptera: Apoidea). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 193, 1–74.
- Hyder, P. W., Boutton, T. W., y Hall, J. W. (2002). Distribution and concentration of total phenolics, condensed tannins and nordihydroguaiaretic acid (NDGA) in creosotebush (*Larrea tridentata*). *Biochemical Systematics and Ecology*, 30, 905–912.
- Hyder, P. W., Fredrickson, E. L., Estell, R. E., Lucero, M. E., y Remmenga, M. D. (2005). Loss of phenolic compounds from leaf litter of creosotebush [*Larrea tridentata* (Sesse. & Moc. ex DC.) Cov.] and tarbush (*Flourensia cernua* DC.). *Journal of Arid Environments*, 61(1), 79–91.
- INCIDecoder. (2025). *Larrea Tridentata Extract (INCI)*. Consultado 25 de octubre de 2025.
- IPNI. (s. f.). *Larrea tridentata* (DC.) Coville (registro 873322-1). Recuperado el 26 de septiembre de 2025 de: <https://ipni.org/n/873322-1>
- Jensen, K. H., Grandy, A. S., y Sparks, J. P. (2024). Elevated atmospheric CO₂ drives decreases in stable soil organic carbon in arid ecosystems: Evidence from a physical fractionation and organic compound analysis. *Global Change Biology*, 30(2), e171175.

- Jin, V. L., y Evans, R. D. (2007). Elevated CO₂ increases microbial carbon substrate use and nitrogen cycling in Mojave Desert soils. *Global Change Biology*, 13(2), 452–465.
- Jin, V. L., Schaeffer, S. M., Ziegler, S. E., y Evans, R. D. (2011). Soil water availability and microsite mediate fungal and bacterial phospholipid fatty acid biomarker abundances in Mojave Desert soils exposed to elevated atmospheric CO₂. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 116(G2), 1-12.
- Jitsuno, M., y Mimaki, Y. (2010). Triterpene glycosides from the aerial parts of *Larrea tridentata*. *Phytochemistry*, 71, 2157–2167.
- Johnson, A. R., Turner, S. J., Whitford, W. G., y de Soyza, A. G. (2000). Multivariate characterization of perennial vegetation in the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, 44, 305–325.
- Johnson, A. W., Packer, J. G., y Reese, G. (1965). Polyploidy, distribution, and environment. En H. E. Wright Jr. y D. G. Frey (Eds.), *The Quaternary of the United States* (pp. 497–507). Princeton University Press
- Johnson, J. M. (1940). The floristic significance of shrubs common to North and South American Deserts. *Arboretum* 21, 356-363.
- Joy, J. B., y Crespi, B. J. (2007). Adaptive radiation of gall-inducing insects within a single host-plant species. *Evolution*, 61(4), 784–795.
- Koyama, A., Harlow, B., Kuske, C. R., Belnap, J., y Evans, R. D. (2018). Plant and microbial biomarkers suggest mechanisms of soil organic carbon accumulation in a Mojave Desert ecosystem under elevated CO₂. *Soil Biology and Biochemistry*, 120, 48-57.
- Kropp, H., y Ogle, K. (2015). Seasonal stomatal behavior of a common desert shrub and the influence of plant neighbors. *Oecologia*, 177, 345–355.

- Ladwig, L. M., Collins, S. L., Krofcheck, D. J., y Pockman, W. T. (2019). Minimal mortality and rapid recovery of *Larrea tridentata* following an extreme cold event. *Journal of Vegetation Science*, 30(5), 963–972.
- Ladwig L. M., y Bickford, C. (2011). *Extreme freeze impacts in the Chihuahuan Desert*. Long-Term Ecological Research Network. LTER Network News.
- Lambert, J. D., Dorr, R. T., y Timmermann, B. N. (2004). Nordihydroguaiaretic Acid: A Review of Its Numerous and Varied Biological Activities. *Pharmaceutical Biology*, 42(2), 149–158.
- Laport, R. G., Hatem, L., Minckley, R. L., y Ramsey, J. (2013). Ecological niche modeling implicates climatic adaptation, competitive exclusion, and niche conservatism among *Larrea tridentata* cytotypes in North American deserts. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 140(3), 349–363.
- Laport, R. G., Minckley, R. L., Goetz, B., y Whiteman, N. K. (2021). Pollinator assemblage and pollen load differences on sympatric diploid and tetraploid cytotypes of the desert- dominant *Larrea tridentata*. *American Journal of Botany*, 108(2), 297-308.
- Laport, R. G., Minckley, R. L., y Ramsey, J. (2012). Phylogeny and Cytogeography of the North American Creosote Bush (*Larrea tridentata*, *Zygophyllaceae*). *Systematic Botany*, 37(1), 153-164.
- Laport, R. G., Minckley, R. L., y Ramsey, J. (2016). Ecological distributions, phenological isolation, and genetic structure in sympatric and parapatric populations of the *Larrea tridentata* polyploid complex. *American Journal of Botany*, 103(7), 1358-1374.
- Laport, R. G., y Minckley, R. L. (2013). Cytogeography of *Larrea tridentata* at the Chihuahuan-Sonoran Desert ecotone. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. p. 218-224.

- Laport, R. G., y Ramsey, J. (2015). Morphometric analysis of the North American creosote bush (*Larrea tridentata*, *Zygophyllaceae*) and the microspatial distribution of its chromosome races. *Plant Systematics and Evolution*, 301, 1581–1599.
- Larrey, D., y Faure, S. (2011). Herbal medicine hepatotoxicity: A new step with development of specific biomarkers. *Journal of Hepatology*, 54, 599–601.
- Lewis, W. H. (ed.). (1980). *Polyploidy: biological relevance*. New York: Plenum Press.
- Li, X.-Y., Yang, Z.-P., Li, Y.-T., y Lin, H. (2009). Connecting ecohydrology and hydrogeology in desert shrubs: Stemflow as a source of preferential flow in soils. *Hydrology and Earth System Sciences*, 13(7), 1133–1144.
- Lia, V. V., Confalonieri, V. A., Comas, C., y Hunziker, J. H. (2001). Molecular phylogeny of *Larrea* and its allies (*Zygophyllaceae*): Reticulate evolution and the probable time of creosote bush arrival to North America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21(2), 309-320.
- Lightfoot, D. C., y Whitford, W. G. (1989). Interplant variation in creosotebush foliage characteristics and canopy arthropods. *Oecologia*, 81, 166–175.
- Lightfoot, D. C., y Whitford, W. G. (1991). Productivity of creosotebush foliage and associated canopy arthropods along a desert roadside. *The American Midland Naturalist*, 125(2), 310–322.
- LiverTox. (2022). *Chaparral*. En *LiverTox: Clinical and research information on drug-induced liver injury*. National Institute of Diabetes and Digestive and Kidney Diseases, National Institutes of Health. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK548355/>
- Lü, J. M., Nurko, J., Weakley, S. M., Jiang, J., Kougias, P., Lin, P. H., Yao, Q., y Chen, C. (2010). Molecular mechanisms and clinical applications of

nordihydroguaiaretic acid (NDGA) and its derivatives: An update. *Medical Science Monitor*, 16(5), RA93–RA100

- Ludwig, J. A., Wilcox, B. P., Breshears, D. D., Tongway, D. J., y Imeson, A. C. (2005). Vegetation patches and runoff–erosion as interacting ecohydrological processes in semiarid landscapes. *Ecology*, 86(2), 288–297.
- Mabry, T. J., Hunziker, J. H., y DiFeo, D. R. (1977). *Creosote bush: Biology and chemistry of Larrea in New World deserts*. Dowden, Hutchinson and Ross.
- Mahall, B. E., Fonteyn, P. J., Callaway, R. M., y Schlesinger, W. H. (2018). A 37-year experimental study of the effects of structural alterations on a shrub community in the Mojave Desert, California. *Journal of Ecology*, 106, 1057–1072.
- Mahall, B. E., y Callaway, R. M. (1991). Root communication among desert shrubs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 88, 874–876.
- Mahall, B. E., y Callaway, R. M. (1992). Root communication mechanisms and intracommunity distributions of two Mojave Desert shrubs. *Ecology*, 73(6), 2145–2151.
- Maldonado-Simán, E., Chavarría-Sánchez, M. R., Martínez-Hernández, P. A., Améndola Massiotti, R. D., González-Garduño, R., y Hernández-Valencia, E. (2018). Horn fly (*Haematobia irritans*) incidence on cows sprayed with creosote-bush (*Larrea tridentata* (DC.) Coville) leaf extract. *Agrociencia*, 52(3), 323–331.
- Manda, G., Rojo, A. I., Martínez-Klimova, E., Pedraza-Chaverri, J., y Cuadrado, A. (2020). Nordihydroguaiaretic acid: From herbal medicine to clinical development for cancer and chronic diseases. *Frontiers in Pharmacology*, 11, 151.

- Mangione, A. M., Dearing, M. D., y Karasov, W. H. (2000). Interpopulation differences in tolerance to creosote bush resin in desert woodrats (*Neotoma lepida*). *Ecology*, 81(8), 2067–2076.
- Mangione, A. M., Dearing, M. D., y Karasov, W. H. (2001). Detoxification in relation to toxin tolerance in desert woodrats eating creosote bush. *Journal of Chemical Ecology*, 27(12), 2559–2578.
- Mangione, A. M., Dearing, M. D., y Karasov, W. H. (2004). Creosote bush resin increases water demands and reduces energy availability in desert woodrats. *Journal of Chemical Ecology*, 30(7), 1409–1429.
- Marín-Domínguez, M., Pérez-Leal, R., Núñez-Barrios, A., Basurto-Sotelo, M., y Soto-Parra, J. M. (2014). Exposition of Pecan Black Aphid (*Melanocallis caryaefoliae*) to creosote bush (*Larrea tridentata*) extracts. *Journal of Agricultural Science*, 5, 1369.
- Marshall, K. A. (1995). *Larrea tridentata* (creosotebush). Fire Effects Information System. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station.
- Martínez-Meza, E., y Whitford, W. G. (1996). Stemflow, throughfall and channelization of stemflow by roots in three Chihuahuan Desert shrubs. *Journal of Arid Environments*, 32, 271–287.
- Martínez, J., Pinedo, C., y Valencia, R. (2012). Servicios ecosistémicos de especies vegetales dominantes en zonas áridas. *Ecología Aplicada*, 11(2), 45–54.
- Martins, S., Mussatto, S., Aguilar, C., y Teixeira, J. (2010). Antioxidant capacity and NDGA content of *Larrea tridentata* leaves extracted with different solvents. *Journal of Biotechnology*, 150, 500.
- McAuliffe, J. R. (1988). Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *The American Naturalist*, 131(4), 459-490. [6744]

- McAuliffe, J. R. (1994). Landscape evolution, soil formation, and ecological patterns in Sonoran Desert bajadas. *Ecological Monographs*, 64(2), 111–148.
- Meinzer, F. C., Wisdom, C. S., Gonzalez-Coloma, A., Rundel, P. W., y Shultz, L. M. (1990). Effects of Leaf Resin on Stomatal Behaviour and Gas Exchange of *Larrea tridentata* (DC.) Cov. *Functional Ecology*, 4(4), 579–584.
- Mellado, M. (2016). Dietary selection by goats and the implications for range management in the Chihuahuan Desert: A review. *The Rangeland Journal*, 38(4), 331–341.
- Mellado, M., Aguilar, C. N., Arevalo, J. R., Rodríguez, A., García, J. E., y Mellado, J. (2011). Selection for nutrients by pregnant goats on a microphyll desert scrub. *Animal*, 5, 972–979.
- Mellado, M., Rodríguez, A., Olvera, A., Villarreal, J. A., y López, R. (2004). Age and body condition score and diets of grazing goats. *Journal of Range Management*, 57(5), 517–523.
- Mellado, M., Hernández, V., y Olivares-Pérez, J. (2021). Vegetation Response to Removal of Plant Groups and Grass Seeding in a Microphyllous Desert Shrubland: A 4-Year Field Experiment. *Agriculture*, 11(4), 322.
- Méndez-Andrade, R., Vallejo-Pérez, M. R., Loera-Alvarado, E., de los Santos-Villarreal, G., García-Cerda, L. A., y Vera-Reyes, I. (2022). Efficacy of biosynthesized silver nanoparticles from *Larrea tridentata* against *Clavibacter michiganensis*. *Journal of Phytopathology*, 170, 91–99.
- Merow, C., Dahlgren, J. P., Metcalf, C. J. E., Childs, D. Z., Evans, M. E. K., Jongejans, E., Record, S., Rees, M., Salguero-Gómez, R., y McMahon, S. M. (2014). Advancing population ecology with integral projection models: A practical guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(2), 99–110.

- Minckley, R. L., Cane, J. H., y Kervin, L. (2000). Origins and ecological consequences of pollen specialization among desert bees. *Proceedings of the Royal Society B*, 267, 265–271.
- Minckley, R. L., Roulston, T. H., Kervin, L., y Cane, J. H. (1999). Spatial predictability and resource specialization of bees visiting creosote bush (*Larrea tridentata*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 67, 119-147.
- Miriti, M. N., Rodríguez-Buriticá, S., Wright, S. J., y Howe, H. F. (2007). Episodic death across species of desert shrubs. *Ecology*, 88(3), 32-36.
- Mojave National Preserve (NPS). (2023). *Science Newsletter* - “A Microclimatic Facilitation by Shrub Canopy: a Test of *Ephedra californica* and *Larrea tridentata*.”
- Moerman, D. E. (1998). *Native American Ethnobotany*. Timber Press.
- Morales-Márquez, R., Delgadillo-Ruiz, L., Esparza-Orozco, A., Delgadillo-Ruiz, E., Bañuelos-Valenzuela, R., Valladares-Carranza, B., Chávez-Ruvalcaba, M. I., Chávez-Ruvalcaba, F., Valtierra-Marín, H. E., Gaytán-Saldaña, N. A., & Zaragoza-Bastida, A. (2025). Evaluation of *Larrea tridentata* extracts and their antimicrobial effects on strains of clinical interest. *International Journal of Molecular Sciences*, 26(3), 1032.
- Morales-Ubaldo, A. L., González-Cortazar, M., Zaragoza-Bastida, A., Meza-Nieto, M. A., Valladares-Carranza, B., Alsayegh, A. A., El-Saber, B. G., y Rivero-Perez, N. (2022). nor-3'-Demethoxyisoguaiacin from *Larrea tridentata* is a potential alternative against multidrug-resistant bacteria associated with bovine mastitis. *Molecules*, 27, 3620.
- Morales-Ubaldo, A. L., Rivero-Pérez, N., Ávila-Ramos, F., Aquino-Torres, E., Prieto-Méndez, J., Hetta, H. F., El-Saber, B. G., y Zaragoza-Bastida, A. (2021).

Bactericidal Activity of *Larrea tridentata* Hydroalcoholic Extract against Phytopathogenic Bacteria. *Agronomy*, 11, 957.

Morales-Ubaldo, A. L., Rivero-Pérez, N., Valladares-Carranza, B., Madariaga-Navarrete, A., Higuera-Piedrahita, R. I., Delgadillo-Ruiz, L., Bañuelos-Valenzuela, R., y Zaragoza-Bastida, A. (2022). Phytochemical compounds and pharmacological properties of *Larrea tridentata*. *Molecules*, 27(17), 5393.

Morán-Santibañez, K., Vásquez, A. H., Varela-Ramírez, A., Henderson, V., Sweeney, J., Odero-Marah, V., Fenelon, K., y Skouta, R. (2019). *Larrea tridentata* Extract Mitigates Oxidative Stress-Induced Cytotoxicity in Human Neuroblastoma SH-SY5Y Cells. *Antioxidants*, 8, 247.

Moreno-de las Heras, M., Merino-Martín, L., y Luna, B. (2016). Seed-bank structure and plant-recruitment conditions regulate the dynamics of a grassland–shrubland Chihuahuan ecotone. *Journal of Arid Environments*, 129, 60–70.

Munguía, A. R., Zárate, M. A., y Inungaray, M. L. C. (2014). Efecto del uso combinado de extracto de *Larrea tridentata* y sorbato de potasio sobre el crecimiento de *Aspergillus flavus*. *Revista Iberoamericana de Ciencias*, 1, 263–267.

Nabhan, G. P. (1985). *Gathering the desert*. The University of Arizona Press.

Nabhan, G. P. (1985). *The desert smells like rain*. The University of Arizona Press.

National Park Service (NPS). (2020). *Creosotebush – Grand Canyon–Parashant National Monument*. U.S. National Park Service. <https://www.nps.gov/para/learn/nature/creosotebush.htm>

National Park Service (NPS). (2021). *Ajo Mountain Drive Stop 2: The desert smells like rain*. Organ Pipe Cactus National Monument, U.S. National Park Service. <https://home.nps.gov/places/ajo-mountain-drive-stop-2.htm>

National Park Service (NPS). (2025). *Creosote bush*. Joshua Tree National Park, U.S. National Park Service. <https://www.nps.gov/jotr/learn/nature/creosote.htm>

Naumburg, E., Housman, D. C., Huxman, T. E., Charlet, T. N., Loik, M. E., y Smith, S. D. (2003). Photosynthetic responses of Mojave Desert shrubs to free-air CO₂ enrichment are greatest during wet years. *Global Change Biology*, 9(2), 276–285.

Neufeld, H. S., Meinzer, F. C., Wisdom, C. S., Rasoul Sharifi, M., Rundel, P. W., Neufeld, M. S., Goldring, Y., y Cunningham, G. L. (1988). Canopy architecture of *Larrea tridentata* (DC.) Cov., a desert shrub: foliage orientation and direct beam radiation interception. *Oecologia*, 75, 54–60.

Núñez-Mojica, G., Hernández-Carrillo, M. L., Avalos-Alanís, F. G., Garza-González, E., Rivas-Galindo, V. M., Silva-Mares, D. A., y Camacho-Corona, M. R. (2022). Amino ether analogues of 4,40-dihydroxy-3-methoxy-6,70-cyclolignan and their activity against drugresistant bacteria. *Phytochem. Letter*, 50, 57–60.

Núñez-Mojica, G., Vázquez-Ramírez, A. L., García, A., Rivas-Galindo, V. M., Garza-González, E., González-Bravo, G. E., Toscano, R. A., Moo-Puc, R. E., Villanueva-Toledo, J. R., Marchand, P., y Camacho-Corona, M. R. (2021). New cyclolignans of *Larrea tridentata* and their antibacterial and cytotoxic activities. *Phytochemistry Letters*, 43(1), 212–218.

O'Connor, T. K., Laport, R. G., y Whiteman, N. K. (2019). Polyploidy in *Larrea tridentata* shapes the biogeography of specialist herbivores. *Journal of Biogeography*, 46(3), 597–610.

Osorio, E., Flores, M., Hernández, D., Ventura, J., Rodríguez, R., y Aguilar, C. N. (2010). Biological efficiency of polyphenolic extracts from pecan nuts shell (*Carya Illinoensis*), pomegranate husk (*Punica granatum*) and creosote bush

leaves (*Larrea tridentata* Cov.) against plant pathogenic fungi. *Industrial Crops and Products*, 31, 153–157.

Ouren, D. S., Haas, C., Melcher, C. P., Stewart, S. C., Ponds, P. D., Sexton, N. R., Burris, L., Fancher, T., y Bowen, Z. H., (2007), Environmental effects of off-highway vehicles on Bureau of Land Management lands: A literature synthesis, annotated bibliographies, extensive bibliographies, and internet resources: *U.S. Geological Survey*, Open-File Report 2007-1353, 225 p.

Pedrini, S., y Dixon, K. W. (2020). International principles and standards for native seeds in ecological restoration. *Restoration Ecology*, 28(S3), S286–S303.

Pendleton, R. L., Pendleton, B. K., Wetherill, K. R., y Griswold, T. (2008). Reproductive biology of *Larrea tridentata*: A preliminary comparison between core shrubland and isolated grassland plants at the Sevilleta National Wildlife Refuge, New Mexico. In *Shrublands under fire* (pp. 131–135). USDA Forest Service, RMRS-P-52.

Peñuelas-Rubio, O., Arellano-Gil, M., Verdugo-Fuentes, A. A., Chaparro-Encinas, L. A., Hernández-Rodríguez, S. E., Martínez-Carrillo, J. L., y Vargas-Arispuro, I. de C. (2017). Extractos de *Larrea tridentata* como estrategia ecológica contra *Fusarium oxysporum* radialis-lycopersici en tomate bajo invernadero. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 35, 360–376.

Penn, H. J., y Crist, T. O. (2018). From dispersal to predation: A global synthesis of ant–seed interactions. *Ecology and Evolution*, 8, 9122-9138.

Perkins, S. R., y McDaniel, K. C. (2005). Infiltration and sediment rates following creosotebush control with tebuthiuron. *Rangeland Ecology y Management*, 58(6), 605–613.

- Perkins, S. R., Schott, M. R., Johnson, G. D., y Launchbaugh, K. L. (2006). Vegetation and soil change following creosotebush (*Larrea tridentata*) control in the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, 64(1), 152–173.
- Pinos, J., Hammond, K., Duniway, M. C., Anderson, J. P., Hanan, N. P., y Petrie, M. D. (2025). Soil moisture partitioning between under canopy and interspace environments in shrublands of the northern Chihuahuan Desert. *Ecosystems*, 28, 41.
- Pollara, J. J., Laster, S. M., Petty, I. T. D. (2010). Inhibition of poxvirus growth by Terameprocol, a methylated derivative of nordihydroguaiaretic acid. *Antiviral Research*, 88, 287–295
- Rahman, S., Ansari, R. A., Rehman, H., Parvez, S., y Raisuddin, S. (2011). Nordihydroguaiaretic acid from creosote bush (*Larrea tridentata*) mitigates 12-O-tetradecanoylphorbol-13-acetate-induced inflammatory and oxidative stress responses of tumor promotion cascade in mouse skin. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, 2011, 734785.
- Rajnoch, G., Pérez, D. R., y Ravetta, D. A. (2022). Effects of phytochemical crusts formed under two desert shrubs on physical properties of soils in arid ecosystems. *Journal of Arid Environments*, 204, 104734.
- Ramsey, J. y Schemske, D. (1998) Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annual Review of Ecological Systematics*, 29, 467–501.
- Rango, A., Laliberte, A., Steele, C., Herrick, J., Bestelmeyer, B., Schmutge, T., y Roanhorse, A. (2005). Using historic data to assess effectiveness of shrub removal in southern New Mexico. *Journal of Arid Environments*, 62(1), 75–91.

- Rango, A., Tartowski, S., Laliberte, A., Wainwright, J., y Parsons, A. (2006). Islands of hydrologically enhanced biotic productivity in natural and managed arid ecosystems. *Journal of Arid Environments*, 65, 235–252.
- Rao, L. E., Allen, E. B., Meixner, T., y Allen, M. F. (2010). Combined effects of precipitation and nitrogen deposition on native and invasive winter annual production in California deserts. *Oecologia*, 162(1), 1035–1046
- Reyes-Melo, K. Y., Galván-Rodrigo, A. A., Martínez-Olivo, I. E., Núñez-Mojica, G., Ávalos-Alanís, F. G., García, A., y Camacho-Corona, M. del R. (2021). *Larrea tridentata* and its biological activities. *Current Topics in Medicinal Chemistry*, 21(26), 2352–2364.
- Reyes-Melo, K., García, A., Romo-Mancillas, A., Garza-González, E., Rivas-Galindo, V. M., Miranda, L. D., Vargas-Villarreal, J., Favela-Hernández, J.M.J., y del Camacho-Corona, M. R. (2017). meso-Dihydroguaiaretic acid derivatives with antibacterial and antimycobacterial activity. *Bioorganic and Medicinal Chemistry*, 25, 5247–5259.
- Reynolds, J. F., Virginia, R. A., Kemp, P. R., de Soyza, A. G., y Tremmel, D. C. (1999). Impact of drought on desert shrubs: Effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs*, 69, 69–106.
- Ríos, J. M., Mangione, A. M., y Gianello, J. C. (2008). Effects of natural phenolic compounds from a desert dominant shrub *Larrea divaricata* Cav. on toxicity and survival in mice. *Revista Chilena de Historia Natural*, 81(2), 293–302.
- Rivera, Q, J. R (1987). Aprovechamiento de candelilla, orégano y sotol en la comarca lagunera. Tesis Profesional. Universidad Autónoma Chapingo.
- Rivera-Escareño, D., Cadena-Iñiguez, J., García-Flores, D. A., Loera-Alvarado, G., Aguilar-Galaviz, L., y Ortega-Amaro, M. A. (2025). *Microbicidal Activity of*

Extract Larrea tridentata (Sessé and Moc. ex DC.) Coville on Pseudomonas syringae Van Hall and Botrytis cinerea Pers. Microorganisms, 13(5), 1055.

Rojo, A. I., Medina-Campos, O. N., Rada, P., Zúñiga-Toalá, A., López-Gazcón, A., Espada, S., Pedraza-Chaverri, J., y Cuadrado, A. (2012). Signaling pathways activated by the phytochemical nordihydroguaiaretic acid contribute to a Keap1-independent regulation of Nrf2 stability: Role of glycogen synthase kinase-3. *Free Radical Biology and Medicine, 52*, 473–487.

Rozen Jr., J. G., y Hall, H. G. (2012). Nesting biology and immatures of the oligolectic bee *Trachusa larreae* (Apoidea: Megachilidae: Anthidiini). *American Museum Novitates, 3765*, 1–24.

Ruttan, A., Lortie, C. J., y Haas, S. M. (2021). Shrubs as magnets for pollination: A test of facilitation and reciprocity in a shrub–annual facilitation system. *Current Research in Insect Science, 1*, 100008.

Rzedowski, J. (1991). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana, 14*, 3-21.

Rzedowski, J. (coord.). (2006). Cap. 15. Matorral xerófilo. En *Vegetación de México* (CONABIO), 255–266.

Sagaste, C. A., Rodríguez-Contreras, A., Serrano-Cárdenas, L., Picos-Corrales, L., y Díaz-Reyes, J. (2019). Creosote Bush (*Larrea tridentata*) Extract Assessment as a Green Antioxidant for Biodiesel. *Molecules, 24(9)*, 1-15, 1786.

Schaeffer, S. M., Billings, S. A., y Evans, R. D. (2003). Responses of soil nitrogen dynamics in a Mojave Desert ecosystem to manipulations in soil carbon and nitrogen availability. *Oecologia, 134(4)*, 547–553.

Schafer, J. L., Mudrak, E. L., Haines, C. E., Parag, H. A., Moloney, K. A., y Holzapfel, C. (2012). The association of native and non-native annual plants with *Larrea*

- tridentata* (creosote bush) in the Mojave and Sonoran Deserts. *Journal of Arid Environments*, 87, 129–135.
- Schlesinger, W. H., Raikes, J. A., Hartley, A. E., y Cross, A. F. (1996). On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, 77(2), 364–374.
- Schlesinger, W. H., y Pilmanis, A. M. (1998). Plant–soil interactions in deserts. *Biogeochemistry*, 42, 169–187.
- Schmidt, T. J., Rzeppa, S., Kaiser, M., y Brun, R. (2012). *Larrea tridentata*—Absolute configuration of its epoxy lignans and investigations on its antiprotozoal activity. *Phytochemistry Letters*, 5, 632–638.
- Segraves, K. A., y Anneberg, T. J. (2016) Species interactions and plant polyploidy. *American Journal of Botany*, 103, 1326–1335.
- Sheikh, N. M., Philen, R. M., y Love, L. A. (1997). Chaparral-associated hepatotoxicity. *Archives of Internal Medicine*, 157(8), 913–919.
- SpecialChem/INCI. (2021). *Chaparral Extract (MakingCosmetics)—Technical datasheet*. Consultado 25-oct-2025.
- Tejeda, S. M. (1983). *La Gobernadora (Larrea tridentata Cov.)*. (Tesis profesional). Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN), Saltillo, Coahuila, Mexico, 101 p.
- Texas Beyond History. Descriptions of cutaneous uses (infusions/poultices), archaeological and cultural context in the region.
- Texas Beyond History, University of Texas at Austin. Creosote Bush.
- Thompson, D. B., Walker, L. R., Landau, F. H., y Stark, L. R. (2005). The influence of elevation, shrub species, and biological soil crust on fertile islands in the Mojave Desert, USA. *Journal of Arid Environments*, 61(4), 609–629.

- Ticktin, T. (2004). The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *Journal of Applied Ecology*, 41(1), 11–21.
- Titus, J. H., Nowak, R. S., y Smith, S. D. (2002). Soil resource heterogeneity in the Mojave Desert. *Journal of Arid Environments*, 52(3), 269–292.
- Tohono Chul. (2017). *Creosote — The Aroma of Rain*.
- Turner, T., Ruiz, G., Gerstel, J., y Langland, J. (2021). Characterization of the antibacterial activity from ethanolic extracts of *Larrea tridentata*. *BMC Complementary Medicine and Therapies*, 21, 177.
- Tyler, V. E. (1994). *Herbs of choice: The therapeutic use of phytomedicinals*. Pharmaceutical Products Press.
- University of Arizona (UA), Campus Arboretum. *Larrea tridentata — Find Trees y Learn*.
- University of Texas at El Paso (UTEP). (2000). *Ethnobotanical Information, Chihuahuan Desert Gardens*. Centennial Museum, University of Texas at El Paso, p12-13.
- U.S. Bureau of Land Management (BLM). (2014). Quick Guide to the Seeds of Success Protocol
- USDA Forest Service–FEIS. (2016). SPECIES: *Larrea tridentata*. Fire Effects Information System.
- Vasek, F. C. (1980). *Creosote bush: Long-lived clones in the Mojave Desert*. *American Journal of Botany*, 67(2), 246–255.
- Vázquez-Cervantes, G. I., Villaseñor-Aguayo, K., Hernández-Damián, J., Aparicio-Trejo, O., Medina-Campos, O. N., López-Marure, R., y Pedraza-Chaverri, J. (2018). Antitumor Effects of Nordihydroguaiaretic Acid (NDGA) in Bladder

- T24 Cancer Cells are Related to Increase in ROS Production and Mitochondrial Leak Respiration. *Natural Product Communications*, 13, 1523–1526.
- Velasco, I., Ochoa, L., y Gutiérrez, C. (2005). Sequía, un problema de perspectiva y gestión. *Región y sociedad*, 17(34), 35-71.
- Villaseñor, J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 559-902.
- Waring, E. F., y Schwilk, D. W. (2014). Plant dieback under exceptional drought driven by elevation, not by plant traits. *PeerJ*, 2, e477.
- Whitford, W. G., Anderson, J., y Rice, P. M. (1997). Stemflow contribution to the “fertile island” effect in creosotebush, *Larrea tridentata*. *Journal of Arid Environments*, 35(3), 451–457.
- Whitford, W. G, y Duval, B. D. (2019). *Ecología de sistemas desérticos*. Prensa académica.
- Whitford, W. G., R. Nielson, y A. de Soyza. (2001). Establishment and effects of establishment of creosotebush, *Larrea tridentata*, on a Chihuahuan Desert watershed. *Journal of Arid Environments* 47, 1–10.
- Williams, A. P., Cook, E. R., Smerdon, J. E., Cook, B. I., Abatzoglou, J. T., Bolles, K., Baek, S. H., Badger, A. M., y Livneh, B. (2020). Large contribution from anthropogenic warming to an emerging North American megadrought. *Science*, 368(6488), 314-318.
- Wolf, A., Hensen, C., y Silber, K. (2024). Creosote bush (*Larrea tridentata*). In: Mojave Desert Native Plants: Biology, Ecology, Native Plant Materials Development, And Use in Restoration. *Corvallis, OR: Institute for Applied Ecology*.

- Woods, S. R., Archer, S., y Schwinning, S. (2011). Early taproot development of a xeric shrub (*Larrea tridentata*) is optimized within a narrow range of soil moisture. *Plant Ecology*, 212, 507-517.
- Wu, S. D., Tank, D. C., y Moore, M. J. (2018). Insights into the historical assembly of global dryland floras. *BMC Evolutionary Biology*, 18, 120.
- Yang, T. W. 1970. Major chromosome races of *Larrea divaricata* in North America. *Journal of the Arizona Academy of Science*, 6, 41–45.
- Yang, T. W. y C. H. Lowe. 1968. Chromosome variation in ecotypes of *Larrea divaricata* in the North American Desert. *Madroño*, 19, 161–164.
- Yokosuka, A., Matsuo, Y., Jitsuno, M., Adachi, K., y Mimaki, Y. (2011). *Larrea* lignans A and B, Novel Lignan Glycosides from the Aerial Parts of *Larrea tridentata*. *Chemical y Pharmaceutical Bulletin*, 59, 1467–1470.
- Zúñiga-Toalá, A., Zatarain-Barrón, Z. L., Hernández-Pando, R., Negrette-Guzmán, M., Huerta-Yepez, S., Torres, I., Pinzón, E., Tapia, E., y Pedraza-Chaverri, J. (2013). Nordihydroguaiaretic acid induces Nrf2 nuclear translocation in vivo and attenuates renal damage and apoptosis in the ischemia and reperfusion model. *Phytomedicine*, 20, 775–779.