



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO COMPARATIVO DE LA SOBREVIVENCIA Y  
EL CRECIMIENTO TEMPRANO DE DOS ESPECIES DE  
*Neobuxbaumia* (CACTACEAE) QUE DIFIEREN EN SU  
NIVEL DE RAREZA.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

**B I O L O G A**

P R E S E N T A :

**YOSUNE MIQUELAJAUREGUI GRAF**



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM

DIRECTORA DE TESIS: DRA. MARIA TERESA VALVERDE VALDES

2004



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ**  
**Jefe de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Estudio comparativo de la sobrevivencia y el crecimiento temprano de dos especies de Neobuxbaumia (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza"

realizado por Miquelajáuregui Graf Yosune

con número de cuenta 9852906-3 , quien cubrió los créditos de la carrera de:  
Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Dra. Ma. Teresa Valverde Valdés  
Propietario

*Ma. Teresa Valverde V.*

Propietario Dr. Pedro Luis Valverde Padilla

*[Firma]*

Propietario Dr. Héctor Octavio Godínez Álvarez

*Héctor O. Godínez A.*

Suplente Dra. Silvia Castillo Argüero

*Silvia Castillo Argüero*

Suplente M. en C. Marcela Ruedas Medina

*Marcela Ruedas Medina* - FACULTAD DE CIENCIAS

Consejo Departamental de Biología

*[Firma]*  
M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



*A la vida, por el precioso milagro que representa.*

*A mis padres, que me dieron vida y me criaron con amor y apoyo. Los amo.*

*A mis hermanos, Amaya y Unai, gracias por sus sonrisas, abrazos y por todos los momentos que hemos compartido. Siempre estarán conmigo.*

*A Edgar, porque una vida con amor es más plena. Agradezco todo tu apoyo y tu cariño.*

*A Tita y Abuelito con un cariño muy especial. Siempre serán un ejemplo a seguir.*

*A mi Aitona y Amona (q.e.p.d) a quienes llevo en la sangre y en el corazón.*

*A todos mis primos, sobrinitos y demás familiares tanto presentes como ausentes.*

*Con un cariño muy especial.*

*A todos mis amigos por haber recorrido a mi lado momentos importantes. Los quiero.*

*A todas las personas que directa o indirectamente influyeron en la elaboración de esta tesis.*

*Gracias.*

## **Agradecimientos**

Le agradezco de manera particular a la Dra. Ma. Teresa Valverde Valdés por dirigir y revisar detalladamente esta tesis y por guiarme durante estos años. Muchas gracias por haber recorrido junto a mí este camino, por tus enseñanzas y por todos los momentos que pudimos compartir. Te quiero mucho.

Agradezco a los sinodales: la Dra. Ma. Teresa Valverde, el Dr. Héctor Godínez, el Dr. Pedro Luis Valverde, la Dra. Silvia Castillo y la M. en C. Marcela Ruedas, por haber aceptado ser mis sinodales, por revisar este trabajo cuidadosamente y por sus comentarios que contribuyeron al mejoramiento de esta tesis. Para ellos mi más profundo reconocimiento.

A la Dra. Consuelo Bonfil, a el M. en C. Pedro Mendoza y a la M. en C. Mariana Hernández, por su valiosa presencia durante estos años.

A Cynthia Ramírez, Marcela Ruedas, Rocío Bernal, Pedro Mendoza, Mariana Hernández y al Laboratorio Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias.

Al personal de Cámaras de Ambientes Controlados de la Facultad de Ciencias, por las facilidades otorgadas para la realización del trabajo experimental.

A todos mis maestros de la Facultad por sembrar en mí la semilla del asombro y admiración hacia la biología.

A todos mis maestros y compañeros de la Facultad de Ciencias.

A los centros docentes que me formaron humana y académicamente y con los que siempre estaré en deuda: Colegio Madrid, Universidad Nacional Autónoma de México y a la Universidad Veracruzana.

Un especial agradecimiento a las siguientes instituciones que me han apoyado a lo largo de mi vida y en diferentes etapas: Fundación Alberto y Dolores Andrade, Programa de Becas para la Elaboración de Tesis de Licenciatura en proyectos de investigación (PROBETEL), Fundación TELMEX y a Luz y Fuerza del Centro.

# Índice

|  |           |
|--|-----------|
| <b>Presentación</b>  | <b>1</b>  |
| <b>Capítulo 1. Introducción</b>  |           |
| 1.1 El fenómeno biológico de la rareza   | 3         |
| 1.1.1 La rareza en la familia Cactaceae  | 6         |
| 1.2 El crecimiento en las plantas  | 7         |
| 1.2.1 Factores que afectan el crecimiento de las plantas   | 10        |
| 1.2.2 Patrones de crecimiento en plantas   | 13        |
| 1.2.3 Crecimiento y sobrevivencia temprana en Cactáceas  | 16        |
| 1.3 Objetivos  | 18        |
| <b>Capítulo 2. Métodos</b>   |           |
| 2.1 Especies en estudio  | 19        |
| 2.2 Sitio de estudio   | 21        |
| 2.3 Evaluación del crecimiento de plántulas en el invernadero  | 23        |
| 2.4 Evaluación de la sobrevivencia de plántulas en el campo  | 29        |
| <b>Capítulo 3. Resultados</b>  |           |
| 3.1 Crecimiento de plántulas en el invernadero   | 34        |
| 3.2 Sobrevivencia de plántulas en condiciones naturales  | 43        |
| <b>Capítulo 4. Discusión</b>   |           |
| 4.1 Crecimiento de plántulas en condiciones controladas  | 49        |
| 4.2 Sobrevivencia de plántulas en condiciones naturales  | 53        |
| 4.3 Ideas sobre la rareza diferencial de <i>N. mezcalaensis</i> y<br><i>N. macrocephala</i>          | 57        |
| 4.4 Consideraciones sobre la conservación de especies raras  | 60        |
| <b>Capítulo 5. Conclusiones</b>  | <b>63</b> |
| <b>Literatura citada</b>   | <b>65</b> |
| <b>Apéndice I. Variables de crecimiento utilizadas en los análisis<br/>    clásico y funcional.</b>  | <b>74</b> |
| <b>Apéndice II. Características generales de los diferentes metabolismos<br/>    fotosintéticos.</b> | <b>77</b> |

## Presentación

México es un país con una alta diversidad de cactáceas; de las casi 2000 especies descritas en esta familia, nuestro país alberga cerca de 850, de las cuales el 84% son endémicas. Muchas de las especies de la familia Cactaceae están limitadas a ambientes muy específicos, presentan áreas de distribución restringidas y suelen ser poco abundantes dentro de su área de distribución, por lo que desde un punto de vista ecológico y biogeográfico son consideradas especies raras.

En la región de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, coinciden en su distribución tres especies del género *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza: *Neobuxbaumia mezcalaensis* es la más común, ya que su área de distribución incluye, además de las regiones semiáridas de Puebla y Oaxaca, la región de la vertiente del Balsas en Morelos y Guerrero y presenta densidades poblacionales de 1000-1700 ind/ha (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Ruedas, 2003); *N. macrocephala* es la especie más rara de las tres debido a que sus densidades poblacionales son de 130-200 ind/ha (Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Ruedas, 2003) y su área de distribución se limita a la región del Valle de Tehuacán; por último, *N. tetetzo* presenta un nivel intermedio de rareza, ya que se distribuye en la región de Tehuacán-Cuicatlán, alcanzando densidades poblacionales de 1200-1800 ind/ha (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Ruedas, 2003).

Para entender el fenómeno de la rareza es importante estudiar distintos atributos biológicos durante los diferentes estadios del ciclo de vida de los organismos y, si es posible, realizar comparaciones entre especies raras y comunes, así como entre especies congéneres; con la finalidad de abarcar los diferentes aspectos que explican el fenómeno de la rareza de manera integral y encontrar las posibles causas y factores que determinan las diferencias en el nivel de rareza entre especies.

Actualmente en el Laboratorio Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias, UNAM, se lleva a cabo el proyecto denominado “Ecología comparativa de tres especies de *Neobuxbaumia* a lo largo de un gradiente de rareza”, en el cual se analizan diversos aspectos de la biología de las tres especies mencionadas. Una sección del proyecto abarca aspectos de índole demográfico y genético, que tiene como objetivo analizar la variabilidad genética inter- e intra- poblacional, así como el comportamiento numérico en las poblaciones naturales con la finalidad de relacionar esta información con su nivel de rareza (Esparza-Olguín, en preparación). Otro estudio que forma parte del mismo proyecto busca caracterizar el ambiente físico a lo largo de las áreas de distribución de estas especies, desde el tipo de suelo donde se presenta cada una de ellas, la latitud, altitud, pendiente, orientación, etc. (Ruedas, 2003). En otro estudio más se abordan los aspectos relacionados con las respuestas germinativas de estas tres especies ante diferentes condiciones ambientales (Ramírez, 2003).

Esta tesis se ubica dentro del proyecto mencionado, y busca abarcar parte de los eventos de desarrollo que se dan durante los primeros estadios del ciclo de vida. En particular, este trabajo está enfocado hacia el análisis del crecimiento temprano de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala*, especies que contrastan en su nivel de rareza, bajo condiciones controladas de radiación lumínica, disponibilidad de agua y concentración de nutrientes en el invernadero. Además, se buscó analizar la sobrevivencia de plántulas en campo bajo tres distintos micrositios. Todo esto se llevó a cabo con el objetivo de contribuir al entendimiento de los factores que determinan las diferencias en el nivel de rareza de estas especies.

## Capítulo 1. Introducción

### 1.1 El fenómeno biológico de la rareza

El estudio de la rareza como fenómeno biológico, así como el de los factores que la determinan, es una de las áreas de mayor interés en el ámbito ecológico. Las definiciones más actuales del concepto de rareza se han basado principalmente en características como la abundancia, la distribución y la restricción de hábitat de la especie en un tiempo dado (Harper, 1977; Rabinowitz, 1981; Gaston, 1994; Morse, 1996 citado por Falk, 1992).

Las definiciones de rareza que incorporan criterios geográficos y numéricos pueden extenderse al incluir un componente temporal, de tal forma que la clasificación de rareza involucraría cuatro aspectos fundamentales: abundancia, distribución, especificidad de hábitat y persistencia en el tiempo (Fiedler, 1986; Gaston, 1994).

Rabinowitz (1981, Rabinowitz *et al.* 1986) reconoce que la rareza de las especies se expresa de distintas formas y a diferentes niveles y menciona tres tipos principales de rareza: a) rareza biogeográfica, relacionada con la distribución espacial de las especies; b) rareza de hábitat, relacionada con el grado de restricción o especificidad de hábitat de las especies; y c) rareza demográfica, relacionada con la abundancia de las especies y la densidad de sus poblaciones. Además, la combinación de estas tres variables da lugar a siete diferentes tipos de rareza, que encuentran su causa en una diversidad amplia de factores (Kruckeberg y Rabinowitz, 1985; Soulé, 1986; Begon *et al.*, 1990; Prober y Austin, 1990; Gaston, 1994; Root, 1998).

La rareza no es una estrategia adaptativa y está relacionada con diferentes causas; las que se reconocen como causas de la rareza dependen de eventos que ocurren tanto en una escala espacial como temporal (Gastón, 1994).

Fiedler *et al.* (1992) propone una lista de factores que actúan de manera diferencial o conjunta en la determinación de la rareza y que deben de tomarse en cuenta al evaluar el nivel de rareza de las especies de plantas vasculares. Entre estos factores están, por ejemplo, la edad del taxón (senescente, joven o intermedio), la historia evolutiva (modo de especiación y efecto de cambios pasados), la ecología de la especie (su historia de vida, sus requerimientos lumínicos, hídricos y edáficos, y su habilidad competitiva y especificidad de hábitat); la biología reproductiva (fenología, longevidad y morfología de las estructuras florales, síndrome de polinización, modo de dispersión, tamaño y número de semillas por fruto); y aspectos como la presencia de latencia en las semillas así como su viabilidad y su tasa de germinación; y el establecimiento de plántulas (Bevill y Louda, 1999). La variabilidad genética es otro de los atributos que frecuentemente se asocia al nivel de rareza en las especies. Es bien sabido que las poblaciones pequeñas, como es el caso de muchas especies raras, son más vulnerables a perder variabilidad genética y a extinguirse como producto de las fluctuaciones ambientales.

Bevill y Louda (1999) sugieren que los estudios demográficos y el análisis de los parámetros poblacionales, como las tasas de sobrevivencia y mortalidad específicas de cada estadio, así como de los factores (ambientales o biológicos) que afectan estos parámetros, representan información central en el reconocimiento de las causas de la rareza en las plantas vasculares. Claramente, la historia de uso del suelo, el efecto de las políticas de manejo de la tierra, la conversión del hábitat, el pastoreo, la introducción de especies exóticas y los cambios en el régimen de perturbación (i.e., fuego) son algunos de los factores que pueden afectar drásticamente el comportamiento de las poblaciones de plantas y llevar a ciertas especies a ser consideradas raras.

Una de las formas en las que se ha abordado el estudio de la rareza es a través del análisis comparativo de especies cercanamente emparentadas que difieren en su nivel de

rareza con la finalidad de contrastar algunos rasgos entre las especies raras y comunes (Gastón, 1994). Este enfoque puede ser muy fructífero, primeramente porque permite analizar a nivel comparativo sus características demográficas, genéticas, germinativas y de dispersión así como otros rasgos de sus historias de vida y “preferencias” ambientales, e intentar relacionarlas con su nivel de rareza reduciendo al mínimo el posible efecto de linaje. Además, este enfoque parte de la idea de que las diferencias entre especies congéneres o cercanamente emparentadas son de origen relativamente reciente y han evolucionado en respuesta a presiones específicas de selección natural. Por otra parte, el fenómeno de la rareza también se ha enfocado a través de estudios uni-específicos centrados en especies raras, los cuales brindan información detallada acerca de su biología con la finalidad de detectar los factores que limitan su abundancia y/o distribución.

Con respecto a los aspectos genéticos de las especies raras, se sabe que, en general, las poblaciones pequeñas y aisladas presentan características que reflejan los efectos tanto de la pérdida de variabilidad genética, la acumulación y expresión de mutaciones recesivas deletéreas (Landweber y Dobson, 1999), incremento en la endogamia y pérdida de heterocigosis (Charlesworth, 1987 citado por Falk, 1992; Primarck, 1993). La depresión endogámica es relevante en la medida en que afecta la adecuación de un individuo (producción de semillas, germinación, establecimiento y crecimiento de la planta) y las posibles rutas evolutivas de la especie (Charlesworth, 1987 citado por Falk, 1992).

La germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas son fases críticas en el ciclo de vida de las plantas, pues muestran una gran vulnerabilidad a la influencia de factores desfavorables, por lo que durante estas etapas frecuentemente se presenta una mortalidad muy alta (Angevine y Chabot, 1979). Es bien sabido que los acontecimientos que suceden en las fases tempranas del desarrollo en muchas especies vegetales pueden afectar

drásticamente las probabilidades de sobrevivencia de los individuos, así como su desempeño y su éxito reproductivo, lo que determina en última instancia los patrones de distribución y abundancia de las especies y por lo tanto su nivel y tipo de rareza (Bevill y Louda, 1999; Ruedas, *et al.*, 2000).

El fenómeno de la rareza tiene implicaciones profundas en el campo de la conservación, no sólo porque las especies raras tienen una mayor probabilidad de desaparecer que las especies comunes por causa de los factores antes mencionados, lo que las hace altamente susceptibles y vulnerables a los disturbios, sino también porque la mayoría de las especies amenazadas o en peligro de extinción son especies raras. Por esto es imprescindible contar con información suficiente sobre la biología de estas especies que permita crear planes de manejo y uso para coadyuvar su conservación.

### **1.1.1 La rareza en la Familia Cactaceae**

En el reino vegetal, uno de los grupos con una alta proporción de especies raras es la familia Cactaceae. Con cerca de 2000 especies, esta familia se ha diversificado en una variedad de ambientes naturales de América, desde las regiones tropicales y subtropicales, las selvas altas perennifolias, las selvas medianas, y las bajas caducifolias, así como las regiones templadas y frías como los bosques de coníferas, pero principalmente en las regiones áridas y semiáridas (Arias-Montes, 1997). México alberga una diversidad significativa de cactáceas. Se conocen en México alrededor de 54 géneros con alrededor de 850 especies, de las cuales 84% son endémicas de este territorio (equivalente a 715 especies). Esto representa la mayor riqueza de cactáceas conocida entre los países americanos (Arias-Montes, 1993).

Muchas de las especies de esta familia están limitadas a ambientes muy específicos, presentan áreas de distribución restringidas y suelen ser poco abundantes dentro de su área de

distribución, por lo que desde un punto de vista ecológico y biogeográfico son consideradas especies raras. Este hecho, aunado al alto grado de endemismo, la sobrecolecta de ejemplares, la destrucción del hábitat y cambio de uso del suelo, hace a muchas especies de cactáceas altamente vulnerables a desaparecer (Primack, 1993).

La Norma Oficial Mexicana (NOM-059-ECOL-2001) que establece las especificaciones para la protección de las especies de flora y fauna silvestres de México, no considera la categoría de “rara” que se incluye en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-1994, ya que determina con base en estudios científicos que la rareza es una característica ecológica natural de distribución y abundancia, no necesariamente indicadora de riesgo. Esta norma (NOM-059-ECOL-2001) incluye 284 especies de cactáceas en alguna categoría de riesgo: 29 en peligro de extinción, 89 amenazadas y 166 especies sujetas a protección especial. Además, de las 284 especies de cactáceas que contempla la norma citada, 238 de ellas se encuentran sólo en México.

## **1.2. El crecimiento en las plantas**

El crecimiento y el desarrollo de los seres vivos son una serie de eventos biofísicos y bioquímicos que dan como resultado la incorporación de biomasa, lo cual puede manifestarse como un incremento en el tamaño, un cambio de forma o un aumento en el número de partes que los conforman. Estos tres procesos están estrechamente ligados y el término “crecimiento” puede aplicarse cuando nos referimos a cada uno de ellos por separado, o a todos en conjunto (Hunt, 1978). La vida de cualquier organismo comienza con el nacimiento, seguido por el crecimiento y la formación de órganos, para continuar con los procesos reproductivos y terminar con la muerte. Todas las fases del desarrollo proceden de acuerdo a la información genética de cada organismo, están reguladas directamente mediante hormonas y otras

sustancias químicas, y son inducidas y modificadas por los factores ambientales (Grime *et al.*, 1991 y Larcher, 1995).

En el caso de las plantas, el carbono que se asimila durante la fotosíntesis y que no se pierde por respiración, se acumula en forma de carbohidratos y otros compuestos. Esta energía se distribuye hacia los diferentes tejidos y células del organismo y puede ser utilizada entonces para incrementar la biomasa o peso seco, para la reproducción (producción de flores, frutos y semillas) y para la formación de tejidos de reserva. Esta distribución está controlada por la demanda de algunos tejidos, así como por mecanismos regulatorios coordinados mediados por fitohormonas como auxinas, citocininas, giberelinas y ácido abscísico (Larcher, 1995).

La translocación de carbohidratos dentro de la célula y su movimiento desde el mesófilo hacia el floema se da a través de células de transferencia, mediante un mecanismo de transporte celular acoplado, en donde la transferencia de un soluto depende del transporte simultáneo o secuencial de un segundo soluto, ambos en la misma dirección (Alberts, 1999). En otras especies el transporte es pasivo. La translocación utiliza al gradiente de concentración como fuerza directriz para movilizar los nutrientes desde los sitios donde la fotosíntesis ocurre, hacia aquellos sitios donde el requerimiento es mayor y la concentración es baja (centros de atracción).

El crecimiento de las plantas no es uniforme en todas las partes del organismo. En términos generales se reconocen dos tipos: el crecimiento **primario** y el **secundario**, ambos asociados a tejidos que permanecen en un estado embrionario indiferenciado (meristemos) formados por células totipotenciales. Hay tres tipos de meristemos: a) los apicales se presentan en la punta de las raíces y partes aéreas y originan el crecimiento en longitud; b) los meristemos laterales dan lugar al crecimiento secundario o en grosor; y c) los meristemos axilares o yemas dan lugar a tallos, hojas, flores y espinas (Salisbury y Ross, 1992).

Durante los últimos sesenta años se han desarrollado diversas técnicas cuantitativas de experimentación y análisis que permiten obtener información sobre el crecimiento de las plantas bajo condiciones naturales, seminaturales o artificiales. Estas técnicas requieren de datos básicos sobre el incremento en biomasa de las plantas, a partir de los cuales se calculan variables estandarizadas que se pueden comparar entre individuos, entre tratamientos y entre especies. Colectivamente estas técnicas son conocidas como “**análisis de crecimiento**”, y trabajan a partir de diversos métodos de cosecha, ya sea de toda la planta, o de algunas de sus partes como la raíz, tallos y hojas. Los resultados pueden utilizarse para investigar los patrones de producción y asignación de biomasa de diferentes especies, o para indagar sobre el efecto de un ambiente particular sobre el crecimiento y desempeño de las plantas (Hunt, 1978).

Se reconocen tres enfoques a partir de los cuales se puede cuantificar el crecimiento de las plantas.

**A. Análisis clásico:** Sus principales exponentes han sido Evans (1972) y Hunt (1978). Esta técnica permite hacer una estimación de la acumulación de biomasa vegetal a través de cosechas destructivas poco frecuentes (e.g. cosecha inicial y cosecha final) obteniendo una gráfica lineal del comportamiento de las plantas a través del tiempo. Este enfoque aunque sencillo de realizar, no permite analizar con detalle el comportamiento del crecimiento de las plantas en los periodos intermedios de tiempo por lo que mucha información valiosa puede no ser visualizada.

**B. Análisis funcional:** Sus principales exponentes han sido Evans (1972) y Hunt (1978). Esta técnica permite tener una aproximación más detallada del crecimiento de las plantas, ya que utiliza cosechas destructivas más frecuentes y en un mayor número de individuos, lo cual proporciona mayor detalle para la construcción de la curva de crecimiento y permite obtener

una aproximación real de éste en términos de la biomasa, aunque obviamente representa montajes experimentales más complejos y más laboriosos que el análisis clásico.

### **C. Análisis modular (bautizado originalmente por los autores como demográfico):**

Propuesto originalmente por Bazzaz, Harper y Sarukhán (Bazzaz y Harper, 1977). No ocupa cosechas destructivas, sino que parte del uso de variables demográficas como  $l_x$  (probabilidad de sobrevivencia de módulos en un intervalo de tiempo) y  $d_x$  (# módulos que murieron en el intervalo de tiempo), para modelar el crecimiento de una planta, como si éste representara el crecimiento de una población de módulos o partes.

Algunas de las variables que se pueden obtener a partir del análisis de crecimiento clásico y funcional se describen detalladamente en el Apéndice I.

#### **1.2.1 Factores que afectan el crecimiento de las plantas**

Los principales estímulos ambientales que afectan el crecimiento de una planta son la intensidad, la calidad (color), la duración y la periodicidad de la luz; la concentración de  $CO_2$ , los valores de la temperatura del ambiente, así como sus fluctuaciones; la humedad; los nutrimentos y algunos estímulos mecánicos como el viento (Bidwell, 1979).

a) La luz es un factor imprescindible para que se pueda llevar a cabo la fotosíntesis. No todas las longitudes de onda de la radiación lumínica pueden ser aprovechadas por la planta para fotosintetizar. La energía lumínica con longitudes de onda entre los 400 y 700nm se conoce como Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA). La radiación lumínica que la clorofila absorbe de manera predominante corresponde a la de la luz azul y la roja (430 y 660 nm respectivamente), el resto es reflejada, dando a la vegetación su característico color verde (Taiz y Zeiger, 1991). Cuando se incrementa la cantidad de radiación lumínica que una planta

recibe (alta intensidad y/o larga exposición) la productividad aumenta gracias a una mayor tasa fotosintética hasta alcanzar el punto de saturación, en donde esta tasa es máxima (Larcher,1995). En cuanto a los requerimientos de luz relacionados con la actividad fotosintética de las plantas, éstas se pueden dividir en tres grandes grupos según la cantidad de energía radiante que necesita su aparato fotosintético para funcionar adecuadamente: las plantas heliófilas, las umbrófilas y las plásticas. Las plantas heliófilas requieren de luz solar directa para alcanzar su máxima productividad y una reducción en la intensidad lumínica ocasiona una rápida caída en su capacidad para fijar carbono. Las plantas umbrófilas pueden mantener su tasa fotosintética positiva a niveles de radiación lumínica mucho más bajos que las anteriores; sus tasas de recambio foliar y sus incrementos de biomasa son más lentos y viven mejor en hábitats sombreados por el dosel de otras plantas. Por último, las plantas conocidas como plásticas aprovechan ambientes con condiciones contrastantes de iluminación y pueden incrementar rápidamente su capacidad fotosintética cuando se encuentran bajo mayores niveles de radiación lumínica (Devlin, 1982; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984; Salisbury y Ross, 1992; Krebs, 1994).

b) La temperatura del medio afecta la tasa fotosintética. En general, la tasa fotosintética aumenta con la temperatura, pues la actividad enzimática es más intensa al aumentar la temperatura. A bajas temperaturas se reduce la tasa fotosintética debido a una disminución de la actividad enzimática y cuando la temperatura es extremadamente baja se puede dar la formación de hielo dentro y fuera de las células, lo cual provoca alteraciones mecánicas en los cloroplastos. Por otra parte, la exposición a temperaturas demasiado elevadas puede provocar la deshidratación de las células, un aumento de la fotorespiración e incluso la desnaturalización de las proteínas constitutivas y enzimas, por lo que a temperaturas extremas

altas y bajas la integridad y eficiencia del fotosistema disminuye (Krebs, 1994; Crawley, 1996).

c) La presencia de agua y su movimiento en el interior de la planta son indispensables para su crecimiento, pues ésta se utiliza en la fotosíntesis y en el transporte de sales minerales. La pérdida de agua a través de la transpiración afecta diversos procesos metabólicos, así como la tasa fotosintética, pues la eficiencia de la actividad enzimática disminuye (Devlin, 1982; Salisbury y Ross, 1992; Krebs, 1994). Un conflicto para las plantas terrestres es que inevitablemente ocurre la pérdida de agua mientras se captura bióxido de carbono por difusión a través de los estomas. Para fijar dicha molécula, las plantas deben abrir los estomas y por ende pierden vapor de agua; se ha propuesto que esta pérdida está regulada a corto plazo por la respuesta a los cambios diurnos en el gradiente de vapor de agua entre la hoja y la atmósfera, y a largo plazo por la respuesta a cambios en la humedad disponible en el suelo (Taiz y Zeiger, 1991; Crawley, 1996). Las plantas con metabolismo C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> y CAM presentan diferentes eficiencias en el uso del agua gracias a sus distintas formas de lidiar con la pérdida de agua a través de los estomas, como se menciona en el Apéndice II.

d) Los nutrientes minerales que la planta obtiene del suelo son muy importantes para el desarrollo y crecimiento de las plantas, pues afectan no sólo el proceso integral de la fotosíntesis, sino también a otras reacciones bioquímicas esenciales para la subsistencia (Iriarte, 1987; Crawley, 1996). Los elementos necesarios para el crecimiento normal de las plantas se pueden clasificar en macronutrientes, que son elementos que se encuentran en grandes concentraciones en los tejidos de las plantas (C, H, O, N, P, K, Ca, S y Mg), y micronutrientes, cuyas concentraciones en los tejidos vegetales son bajas (Mo, Cu, Zn, Mn, Fe, B, Cl). Otros elementos como el Na, Al, Si, Cl, Ga y Co pueden ser esenciales para el

crecimiento normal de algunas especies de plantas, sin embargo, no todos estos elementos están siempre presentes en el suelo en cantidades suficientes, lo cual puede deberse a las características propias del suelo y/o a la competencia inter- e intraespecífica por dichos recursos (Rincón y Huante, 1989).

En muchas plantas se presentan asociaciones micorrízicas que aparentemente le permiten a la planta tener un mayor acceso a ciertos recursos edáficos que, en ausencia de la micorriza, no estarían disponibles para la planta. La micorriza es una asociación mutualista entre hifas de hongos y raíces de plantas vasculares, aunque también pueden asociarse a rizoides de briofitas (Herrera y Ulloa, 1990). En la mayoría de estas asociaciones, la planta autotrófica proporciona al hongo compuestos carbonados procedentes de la fotosíntesis; los hongos por su parte, derivan agua del suelo y ayudan a la planta a aumentar la superficie de absorción de nutrientes minerales, principalmente de iones fosfato, de esta manera se crea un flujo bidireccional de nutrientes entre ambos organismos (Azcón y Barea, 1980; Harley y Smith, 1983).

### **1.2.2 Patrones de crecimiento en plantas**

El tipo de metabolismo fotosintético ( $C_4$ ,  $C_3$ , CAM) y la forma de vida de la planta determinan el tipo de patrón de utilización de fotosintatos que gobierna la producción y crecimiento particular de cada especie, sus capacidades competitivas y sus respuestas a los cambios en las condiciones ambientales (Larcher, 1995) (Apéndice II).

Las tasas de producción de biomasa que presentan las diferentes especies dependen en última instancia de su tipo de metabolismo ( $C_4$ ,  $C_3$ , CAM). Con base en esta información es posible caracterizar y clasificar a las especies en diversos “tipos constitucionales”, que están relacionados estrechamente con las adaptaciones morfológicas y funcionales que les permiten

vivir en un hábitat particular (Larcher, 1995). Cada hábitat difiere en cuanto a la temporalidad y calidad de la disponibilidad de recursos, afectando directamente las respuestas de las plantas a estas condiciones ambientales. Así, por ejemplo, las plantas tolerantes a diferentes tipos de estrés poseen mecanismos que les permiten asegurar su supervivencia al mantener su balance de carbono, minerales y agua aún bajo condiciones desfavorables. Estas especies frecuentemente presentan bajas tasas de crecimiento, órganos de vida larga, floración infrecuente, baja plasticidad morfogénica, una cobertura siempre verde y están asociadas a hábitats poco productivos (Grime, 1982). De manera contrastante, en las plantas que han evolucionado en condiciones de alta productividad el crecimiento está marcado por una rápida acumulación de biomasa por arriba y por debajo del suelo, lo cual les permite producir un dosel denso y extenso. Esto sucede principalmente en plantas ruderales, árboles pioneros y especies con estrategias competitivas exitosas (Grime *et al.*, 1991).

Larcher (1995) propone que, según la forma de crecimiento de las plantas, se pueden distinguir cuatro patrones:

#### **a) El tipo expansivo**

Los organismos autótrofos unicelulares son el mejor ejemplo de este tipo de crecimiento ya que éstos no suministran de alimento a otras células más que a ellas mismas, por lo que con una disponibilidad suficiente de nutrientes y luz, las células pueden acumular una gran cantidad de fotosintatos que rápidamente son utilizados para obtener un tamaño máximo y llevar a cabo la división celular. De esta forma, los organismos unicelulares utilizan el carbono fijado a través de la fotosíntesis para incrementar el número de individuos (reproducción).

### **b) El tipo de inversión**

Este patrón de crecimiento es característico de las plantas que presentan una alta capacidad fotosintética y una alta proporción de tejidos fotosintéticamente activos en su masa total (c.a. 50%). Durante la fase de crecimiento, el carbono asimilado es utilizado para la producción de hojas, lo cual a su vez incrementa la tasa de obtención de carbono. Durante y después de la fase de floración, la distribución de fotosintatos se activa a favor de los órganos reproductivos y las hojas viejas se marchitan o mueren. Un ejemplo de este tipo de comportamiento son las plantas anuales las cuales tienen que hacer el mejor uso posible del corto tiempo en el cual las condiciones de crecimiento, floración y fructificación son favorables, lo cual se refleja en un rápido crecimiento y una fructificación abundante.

### **c) El tipo conservativo**

Las especies herbáceas bianuales y perennes están en este grupo de plantas, las cuales alcanzan una menor obtención neta de carbono y por lo tanto crecen relativamente lento. Son capaces de crecer bajo condiciones desfavorables de sequía y frío, o donde el suelo es pobre en nutrientes. Después de que las estructuras vegetativas se han formado, sus reservas acumuladas suplen los recursos necesarios para la producción de flores y hacia el final de la primera estación de crecimiento los fotosintatos se dirigen hacia los brotes y las partes subterráneas de la planta, que se deben desarrollar como órganos de almacenamiento masivo. Las flores son formadas hasta que la planta ha acumulado suficiente "capital" para este proceso. Todas estas plantas dependen de la presencia de órganos de almacenamiento como rizomas, tubérculos, raíces o bulbos.

#### **d) El tipo acumulativo**

Las plantas leñosas invierten una gran cantidad de fotosintatos en la producción de tejidos de soporte y transporte. La inversión hacia los tejidos de soporte es un requisito impuesto por la arquitectura del árbol, lo cual les da ventajas competitivas decisivas sobre plantas herbáceas y arbustivas. En los primeros años de vida, la masa foliar es más de la mitad del total de la biomasa seca del árbol, pero con el incremento de talla, el tronco y ramas se tornan más gruesos y pesados y el follaje sólo representa entre el 1 y el 5% del total de la masa del árbol maduro; la consecuencia de este patrón de crecimiento es un decremento gradual tanto en la productividad como en la tasa de crecimiento.

#### **1.2.3 Crecimiento y sobrevivencia temprana en Cactáceas**

Las cactáceas tienen tasas de crecimiento individual y poblacional muy bajas (Steenbergh y Lowe, 1969; Bravo-Hollis, 1978; Hernández y Godínez-Álvarez, 1994; Ruedas, 1999; Ruedas *et al.*, 2000; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003), ciclos de vida largos y generalmente presentan preferencias de hábitat muy específicas (Ruedas *et al.*, 2000), lo que origina que el reclutamiento de nuevos individuos sea generalmente muy reducido y extremadamente variable a través del tiempo (Jordan y Nobel, 1981; Hernández y Godínez-Álvarez, 1994). La sobrevivencia de las plántulas es de vital importancia en términos demográficos, pues de ello depende el reclutamiento de nuevos individuos a la población. Sin embargo, las bajas tasas de crecimiento de la mayoría de las cactáceas hacen que sus plántulas sean muy susceptibles por un tiempo prolongado, tanto a la desecación como a la depredación, con lo cual sus probabilidades de sobrevivencia suelen ser muy bajas (Steenbergh y Lowe, 1969; Bravo-Hollis, 1978; Hernández y Godínez-Álvarez, 1994; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

Algunos trabajos han reportado tasas de crecimiento para ciertas especies de cactáceas. En *Carnegiea gigantea* las plántulas crecen sólo 0.33 cm de altura durante su primer año de vida (Steenbergh y Lowe, 1969), mientras que *Stenocereus thurberi* crece  $0.07 \pm 0.06$  m al año y *Lophocereus schottii* tiene un crecimiento de  $0.06 \pm 0.12$  m por año (Parker, 1988). Es importante señalar que la mayoría de los trabajos en los que se evalúa el crecimiento en cactáceas se refieren a especies columnares, por lo que el crecimiento se reporta en términos de su altura y son pocos los estudios de crecimiento que consideran la tasa relativa de crecimiento (TRC) en términos de biomasa. Los pocos trabajos disponibles en la literatura son para *Neobuxbaumia tetetzo*, *Pachycereus hollianus* y *Mammillaria magnimama*, que reportan tasas de crecimiento de 0.014, 0.017 y 0.020 mg/mg/día respectivamente en condiciones controladas (Godínez-Álvarez, 1991; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998; Ruedas *et al.*, 2000).

Debido a las condiciones de aridez de las áreas de distribución de muchas plantas suculentas y particularmente de las cactáceas, la sobrevivencia de plántulas en un medio con baja humedad relativa puede estar determinada por la cantidad de agua que puedan almacenar en sus tejidos durante la primera estación seca (Arias-Montes, 1997; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). El almacenamiento de agua es favorecido por algunas de sus adaptaciones a estas condiciones ambientales, como lo es el metabolismo CAM y la forma esférica de las plántulas; ésta última tiene el efecto de reducir la superficie por la que se puede perder agua; sin embargo, la reducción de dicha área limita también la captación de CO<sub>2</sub> y por lo tanto el crecimiento (Jordan y Nobel, 1981). Las cactáceas presentan hábitos de crecimiento muy diversos que han evolucionado en respuesta a las condiciones de los ambientes en los que viven, que en su mayoría son hábitats en los que los nutrimentos y la humedad edáfica son altamente limitantes. Por esta razón, las cactáceas han desarrollado a lo largo de la evolución,

adaptaciones fisiológicas particulares y de crecimiento, entre las que se observan patrones de asignación de biomasa poco plásticos en respuesta a condiciones cambiantes, una alta proporción de fotosintatos asignados a las partes vegetativas, formación de sistemas radiculares profundos y bajas tasas de crecimiento individual y poblacional (Grime, 1991; Valverde *et al.*, 1997; Ruedas *et al.*, 2000; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

### **1.3 Objetivos**

En este trabajo se buscó analizar el crecimiento temprano bajo condiciones controladas de radiación lumínica, disponibilidad de agua y concentración de nutrientes de dos especies de *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza; y además se analizó la sobrevivencia de plántulas en el campo bajo diferentes condiciones microambientales de las mismas dos especies de *Neobuxbaumia*. Lo anterior se hizo con el objeto de contribuir al entendimiento de los factores que determinan las diferencias en el nivel de rareza de estas especies.

## Capítulo 2. Métodos

### 2.1 Especies en estudio

En este trabajo se aborda un sistema de estudio que consta de dos especies del género *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza: *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis*.

El género *Neobuxbaumia* pertenece a la familia Cactaceae y cuenta con ocho especies, todas endémicas de México; tres de estas especies se distribuyen en la región de Tehuacán-Cuicatlán, siendo *N. macrocephala* endémica de esta región (Arias-Montes, 1997).

*Neobuxbaumia macrocephala* (Weber) Dawson:

Es una cactácea columnar que en estado adulto alcanza de 3 a 15 m de altura. Forma tallos simples cuando joven y después ramifica escasamente a diferentes alturas, dando lugar a un bajo número de ramas de 30 a 40 cm de ancho. La zona fértil está diferenciada de la infértil por un cefalio rojo en el ápice del tallo, con abundantes pelos amarillos, cerdas blancas o rosas translúcidas y espinas rojas, setosas y escasas. Sus flores son nocturnas, de color rojo-púrpura y emergen en forma de un círculo alrededor del ápice; son cilindro-infundibuliformes, acampanuladas y miden entre 4.2 y 5.2 cm de largo; poseen pelos blancos y espinas setosas de color rojo-amarillentas. Los estambres miden de 6 a 8 mm de largo y los filamentos son de color amarillo claro a rosa (Arias-Montes *et al.*, 1997). Esta especie presenta un sistema sexual de tipo monomórfico hermafrodita y florece en los meses de marzo a julio (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Esparza *et al.*, 2002). Los frutos, que se producen entre abril y agosto, son del mismo color que las flores y miden entre 1.8 y 2.2 cm de largo y de 1.6 a 1.8 cm de ancho, con pelos blancos en las areolas. Las semillas miden 2.5 mm de largo aproximadamente, son de color oscuro y pesan en promedio 0.9 mg (Arias-Montes *et al.*, 1997). Sus polinizadores

son murciélagos y los principales dispersores de sus semillas son murciélagos y aves (Valiente-Banuet *et al.*, 1997).

*Neobuxbaumia macrocephala* habita en bosques tropicales caducifolios y matorrales xerófilos, crece sobre suelos calizos a elevaciones de 1600 a 2300 msnm y es endémica de una pequeña región del Valle de Tehuacán, en el estado de Puebla, con una densidad poblacional de 129 a 200 ind/ha (Cuadro 1) (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Arias-Montes *et al.*, 1997; Esparza *et al.*, 2002; Ruedas, 2003).

*Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeberg:

Son plantas columnares que en estado adulto alcanzan de 3 a 14 m de alto; no se ramifican y la zona fértil, localizada a lo largo de todo el tallo, no está diferenciada de la infértil. Sus tallos son verdes a ligeramente amarillentos, las areolas de 5 a 6 mm de largo, con espinas radiales y centrales de color pardo claro o grises. Las flores, que son de antesis nocturna, son de color blanco a verde-rojizas y miden de 5 a 5.5 cm de largo, son tubular-infundibuliformes y se encuentran dispuestas a lo largo del tallo; los estambres miden de 0.5 a 1 cm de largo y tienen filamentos de color amarillo verdoso a rosa (Arias-Montes *et al.*, 1997; Valiente-Banuet *et al.*, 1997). Esta especie presenta un sistema reproductivo de tipo androdioco, con flores masculinas y flores hermafroditas en distintas plantas (Valiente-Banuet *et al.*, 1997), aunque en algunas poblaciones se han detectado sólo hermafroditas (Valverde, P. L., comunicación personal). Sus frutos son verdes y miden de 3 a 4 cm de largo, tienen areolas con fieltro y espinas de 3 a 6 cm de largo. Esta especie florece entre marzo y mayo y fructifica entre mayo y junio en la zona de estudio. Sus semillas son oscuras, miden de 2.5 a 3

mm de largo (Arias *et al.*, 1997) y pesan en promedio 6.0 mg. Sus polinizadores y dispersores posiblemente son murciélagos (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Ruedas, 2003).

*Neobuxbaumia mezcalaensis* habita en bosques espinosos, bosques tropicales caducifolios y matorrales xerófilos sobre suelos calizos y a elevaciones de 800 a 2000 msnm (Arias-Montes *et al.*, 1997; Ruedas, 2003). Se distribuye en los estados de Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca y Puebla, principalmente en las regiones de la Cuenca del río Balsas y la región de Tehuacán-Cuicatlán y presenta densidades poblacionales de 1000 a 1680 ind/ha (Cuadro 1) (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Ruedas, 2003).

Cuadro 1. Cuadro comparativo de algunas características ecológicas las dos especies de *Neobuxbaumia* estudiadas. El nivel de rareza se estableció con base en Rabinowitz *et al.* (1986).

| Especie                | Hábitat   | Distribución                                     | Abundancia ind/ha | Nivel de rareza | Fenología   |              |
|------------------------|---|--|-------------------|-----------------|-------------|--------------|
|                        |   |  |                   |                 | Flor.       | Fruct.       |
| <i>N. mezcalaensis</i> | Bosque espinoso, bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo. | Cuenca del Balsas y Valle de Tehuacán-Cuicatlán. | 1000 a 1680       | bajo            | marzo-mayo  | mayo-junio   |
| <i>N. macrocephala</i> | Matorral xerófilo y bosque tropical caducifolio.                  | Valle de Tehuacán-Cuicatlán.                     | 129 a 200         | alto            | marzo-julio | abril-agosto |

## 2.2 Sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo en una localidad cercana al poblado de Zapotitlán Salinas, al sureste del estado de Puebla, en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (Arriaga *et al.*, 2000). La región de Tehuacán-Cuicatlán abarca parte de los estados de Puebla y Oaxaca y se considera un núcleo de conservación de gran relevancia en México, ya que presenta una gran

diversidad florística, dada principalmente por su alta riqueza de cactáceas y otras especies de plantas de zonas áridas, por la presencia de una gama de tipos de vegetación y por el hecho de que cerca del 30% de las especies vegetales son endémicas de la zona (Villaseñor *et al.*, 1991), aunado también a la importancia de esta región en lo que se refiere a diversidad de especies animales, principalmente aves, reptiles y mamíferos (Dávila *et al.*, 2002).

El Valle de Zapotitlán Salinas (Fig.1) comprende una superficie aproximada de 86.76 km<sup>2</sup>, se ubica en los 18° 20' de latitud norte y 97° 28' de latitud oeste y se encuentra delimitado al oriente por las sierras de Atzingo y Miahuatepec, al norte por los cerros Chacateca y Pajarito, al poniente por el cerro La Mesa y al sur por el cerro Corral de Piedra (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Arias-Montes *et al.*, 2001). El clima que predomina en el Valle de Zapotitlán es en su mayor parte semiárido, debido al efecto de sombra orográfica que produce la Sierra Madre Oriental, con una marcada época de lluvias en verano entre los meses de junio a septiembre y un periodo de sequía intraestival. La precipitación media anual de la zona es de 380 mm y su promedio de temperatura a lo largo de todo el año es de 21.2°C. El tipo de suelo dominante en el Valle de Zapotitlán es somero y comúnmente de yeso y caliza, muchas veces con altos contenidos de sales (Arias-Montes *et al.*, 2001).

La vegetación predominante de esta zona ha sido clasificada como matorral xerófilo o espinoso (Rzedowski, 1978), en la cual las cactáceas columnares como *Myrtillocactus geometrizans*, *Neobuxbaumia macrocephala*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *Pachycereus hollianus*, *Cephalocereus columna-trajani*, entre otras, constituyen el elemento fisonómico más importante (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Esparza-Olguín, 1998; Ruedas, 2003). La vegetación se caracteriza también por presentar diversas especies de plantas suculentas y semisuculentas, así como matorrales y árboles de baja estatura que pertenecen a las familias Mimosaceae y Caesalpiniaceae.

Algunos géneros de cactus globosos como *Echinocactus sp.*, *Mammillaria sp.*, y *Ferocactus sp.* están bien representados en la zona. Otras familias bien representadas son Euphorbiaceae, Agavaceae, Nolinaceae, Bromeliaceae y Crassulaceae (Arias-Montes *et al.*, 2001). La vegetación natural de gran parte de la región de Tehuacán-Cuicatlán y especialmente del Valle de Zapotitlán Salinas, está rodeada por terrenos agrícolas con sistemas de riego y de temporal que requieren de la extracción de agua de los pozos. Lo anterior, aunado al sobrepastoreo del ganado caprino y a la cercanía de la zona con algunas ciudades relativamente grandes como Tehuacán (Fig.1), han afectado de manera significativa algunos de los procesos ecosistémicos naturales, en particular la recarga de los mantos acuíferos, la formación de suelo y el establecimiento y crecimiento de muchas especies vegetales (Jimenez, 2003). Otros problemas recientes que alteran dichos procesos naturales han sido el comercio ilegal de especies y los problemas sociales relacionados con la tenencia de la tierra (Arriaga *et al.*, 2000).

### **2.3 Evaluación del crecimiento de plántulas en el invernadero**

#### **a) Colecta y almacenamiento de semillas**

Las semillas de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* que se utilizaron para los experimentos de este trabajo se obtuvieron de frutos colectados a partir de diferentes individuos en una región cercana a la colonia San Martín, a unos 14 kilómetros del poblado de Zapotitlán Salinas, sobre la carretera Tehuacán-Huajuapán. La colecta se llevó a cabo a finales del mes de junio de 2002. Se colectaron nueve frutos maduros de nueve individuos de cada especie de *Neobuxbaumia* escogidos según su accesibilidad.

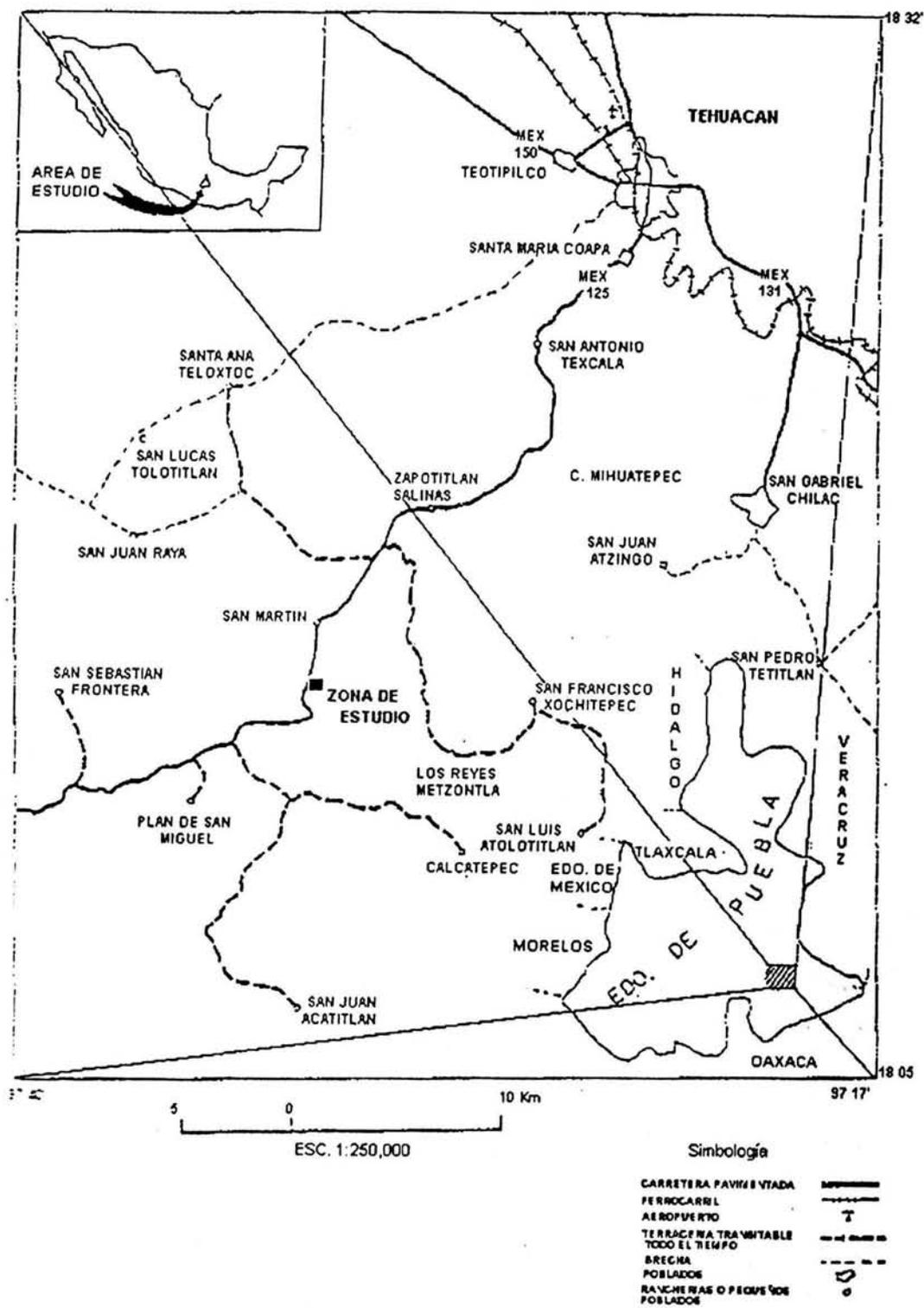


Figura 1. Sitio de estudio (Fuente: Esparza-Olguín, 1998).

Los frutos de *N. macrocephala* se obtuvieron del ápice de los tallos, que es donde se producen, mientras que los de *N. mezcalaensis* se obtuvieron a todo lo largo del tallo. Los frutos maduros se colectaron mediante el uso de un estadal y se guardaron en bolsas de papel. Los frutos se abrieron mediante simple presión mecánica y las semillas se separaron con un pincel, colocándolas en frascos de vidrio que habían sido previamente lavados y secados, para almacenarlas por seis meses en condiciones de oscuridad y a temperatura ambiente en la ciudad de México (Ramírez, 2003). Estas semillas se utilizaron para obtener plántulas, algunas de las cuales se transplantaron al invernadero y otras al campo, como se detallará más adelante.

#### **b) Germinación de semillas**

Se prepararon dos charolas de plástico en las que se pusieron a germinar las semillas de las dos especies de *Neobuxbaumia*. El sustrato utilizado fue una mezcla 1:1 de tierra de tepojal y vermiculita que se envolvió en papel periódico y se esterilizó en una olla exprés durante 15 minutos. Una vez habiendo colocado la misma cantidad de sustrato en cada charola, éste se humedeció a saturación con agua destilada.

Antes de la siembra, las semillas fueron lavadas en una solución de hipoclorito de sodio al 5% durante 5 minutos para evitar su contaminación (Godínez-Álvarez, 1991). En enero de 2003, se sembraron 300 semillas por especie en charolas separadas, esparciéndolas al azar sobre la superficie del sustrato húmedo. Las charolas se cubrieron con una película de plastipak a las que se le hicieron pequeñas perforaciones para permitir el flujo de aire. Las charolas se mantuvieron en la cámara de ambientes controlados de la Facultad de Ciencias a una temperatura constante de 25°C y con un fotoperiodo de 16:8 horas (luz:oscuridad).

Las semillas se revisaron y regaron con agua destilada en forma de rocío cada dos días.

### **c) Cosecha inicial y transplante para el experimento de invernadero**

Después de 20 días de germinadas, se eligieron para el transplante aquellas plántulas que presentaran más o menos el mismo tamaño. Las plántulas (15 por especie, por tratamiento) se sembraron en macetas de plástico de 7 x 7 x 6 cm, con el mismo tipo y cantidad de sustrato (mezcla 1:1 de suelo tamizado del área de estudio y vermiculita) y se utilizaron para realizar un experimento factorial en el invernadero, como se detalla más adelante.

El mismo día que se llevó a cabo el transplante, se cosecharon 15 plántulas por especie, las cuales se colocaron individualmente en bolsas de papel y se mantuvieron en el horno a 80°C por 48 horas. Posteriormente cada plántula se separó cuidadosamente en sus partes (raíz y vástago) y éstas se pesaron en una balanza analítica con una resolución 0.0001 g. Estas plántulas constituyeron la primera cosecha, ó  $W_1$ , contra la cual se comparó posteriormente el peso de las plántulas cosechadas al final del experimento para obtener las diversas variables de crecimiento, como se explicará más adelante.

### **d) Experimento de crecimiento de plántulas en el invernadero**

Después del transplante y antes de aplicar los tratamientos de crecimiento, se permitió que las plántulas se aclimataran durante 15 días en el invernadero de la Facultad de Ciencias, aplicando un riego inicial con 55 ml de solución nutritiva Peters a cada maceta.

La composición química de la solución nutritiva contiene 9% de nitrógeno, 45% de fósforo y 15% de potasio. La solución utilizada para el riego se preparó disolviendo 1.5 g de fertilizante Peters por litro de agua destilada.

Pasados los primeros 15 días de aclimatación, las plántulas se sometieron a los tratamientos experimentales, que consistieron en dos niveles de radiación lumínica, dos niveles de disponibilidad de agua y dos niveles de nutrimentos. Los dos niveles de disponibilidad de agua consistieron en regar cada maceta con 55 ml de agua destilada semanalmente para el caso de “riego frecuente”, y cada 15 días para el caso del “riego esporádico”; esta cantidad de agua corresponde a la necesaria para alcanzar el punto de saturación del sustrato. Los dos niveles de radiación lumínica consistieron en someter a las plántulas a un 100% y 40% de radiación solar (Ruedas *et al.*, 2000), utilizando una malla de sombra en el segundo caso. Se obtuvieron los valores promedio correspondientes a la radiación fotosintéticamente activa ó PAR (siglas en inglés) para cada nivel de radiación lumínica, a partir de ocho mediciones realizadas cada quince días de enero a abril de 2003, y en cuya obtención se procuró abarcar completamente el área experimental; estos valores correspondieron a  $188.99 \pm 38.43 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$  para el tratamiento de 100% de radiación lumínica y a  $75.59 \pm 4.76 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$  para el de 40% de radiación lumínica. Los dos niveles de nutrimentos consistieron en ausencia o presencia de este factor; éstos se lograron regando, en un caso, con 55 ml de la solución nutritiva cada mes; en el caso del lote de plántulas sin nutrimentos no se aplicó solución nutritiva, con excepción del riego inicial que ya se comentó anteriormente (Tabla 1).

Las plántulas se mantuvieron en el invernadero de la Facultad de Ciencias durante seis meses, de febrero a julio de 2003. Al cabo de estos seis meses se realizó la cosecha final ( $W_2$ ), secando las plantas enteras (48 hrs a 80°C) y pesando por separado la raíz y el vástago o brote de cada una. Con los datos de peso seco de la cosecha inicial ( $W_1$ ), la cosecha final ( $W_2$ ) y el tiempo final (197 días), se calculó la tasa relativa de crecimiento (TRC), la variable K y la

variable R/V (cociente raíz/vástago) utilizando las siguientes fórmulas (Hunt, 1978) (Apéndice I):

$$\text{TRC} = (\ln W_2 - \ln W_1) / T_2 - T_1$$

$$R/V = W_r / W_a$$

$$K = \text{TRC raíz} / \text{TRC vástago}$$

El peso seco total, la TRC, el cociente R/V y la variable K se analizaron a través de análisis de varianza, en los cuales los factores cuyo efecto se evaluó sobre la variable de respuesta fueron la especie (con dos niveles: *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis*), el nivel de radiación lumínica (con dos niveles: 100% y 40%), la frecuencia de riego (con dos niveles: frecuente y esporádico) y la disponibilidad de nutrientes (con dos niveles: alto y bajo). Cuando fue necesario, la variable de respuesta se transformó utilizando la raíz cuadrada o el logaritmo, para cumplir con el supuesto de normalidad. Para cada tratamiento y especie, cada planta funcionó como una réplica, de tal manera que el tamaño de muestra fue n=15 para cada uno de los ocho tratamientos y para cada especie.

Tabla 1. Diseño factorial del experimento llevado a cabo en el invernadero para evaluar el crecimiento de las plántulas.

|                       | RADIACIÓN LUMÍNICA 100% |                        | RADIACIÓN LUMÍNICA 40% |                        |
|-----------------------|-------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
|                       | Riego frecuente         | Riego esporádico       | Riego frecuente        | Riego esporádico       |
| <b>Con nutrientes</b> | 15 plántulas x especie  | 15 plántulas x especie | 15 plántulas x especie | 15 plántulas x especie |
| <b>Sin nutrientes</b> | 15 plántulas x especie  | 15 plántulas x especie | 15 plántulas x especie | 15 plántulas x especie |

#### 2.4 Evaluación de la sobrevivencia de plántulas en el campo

Esta parte del trabajo consistió en introducir al campo plántulas de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* bajo tres microsítios distintos producidos por el efecto diferencial del nivel de sombra y evaluar así su sobrevivencia durante nueve meses. Las plántulas utilizadas para este experimento, se obtuvieron del mismo lote de semillas germinadas que las plántulas utilizadas en el experimento anterior. Estas plántulas se mantuvieron en el invernadero de febrero a junio de 2003, momento en el que fueron introducidas al campo. Durante este tiempo se les aplicó un primer riego con solución Peters (ver detalles en la sección anterior) y posteriormente fueron regadas semanalmente con agua destilada. Un mes antes del transplante se disminuyó la frecuencia de riego para ir aclimatando a las plántulas a las condiciones de campo.

En el mes de junio de 2003 se sembraron 15 plántulas de cada una de las dos especies de *Neobuxbaumia* bajo tres distintos microsítios con cuatro réplicas cada uno, de tal manera que el tamaño de muestra fue  $n=4$  para cada uno de los tres microsítios y para cada especie. En el primer microsítio, las plántulas se sembraron totalmente expuestas al sol es decir, sin

sombra; en el segundo tratamiento se sembraron bajo la sombra de arbustos de *Prosopis laevigata*, que producen una sombra relativamente abierta; y por último, en el tercer tratamiento se sembraron las plántulas bajo arbustos de *Castela tortuosa*, que producen una sombra muy cerrada. En todos los casos las plántulas fueron sembradas en el lado Norte de la sombra de los arbustos. En cada punto de siembra se midió la temperatura con un termómetro de mercurio y la radiación fotosintéticamente activa con un fotómetro (Apogee-Modelo BQM) durante un día (2 julio 2003) cada dos horas, de las 12:00 a las 18:00 horas, con lo que se garantizó que los tres micrositios correspondieran a condiciones ecológicas estadísticamente diferentes (Tabla 2, Fig 2, Fig 3).

Las plántulas fueron censadas cada mes por nueve meses. El porcentaje de sobrevivencia de plántulas (transformado a arcoseno) de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* al cabo de un mes de iniciado el experimento (julio, 2003) y al cabo de 9 meses (marzo, 2004) se sometió a un análisis de varianza de dos vías (ANOVA) en donde los factores fueron la especie (con dos niveles: *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala*) y el tipo de sombra o micrositio (con tres niveles: sin sombra, sombra de *Prosopis laevigata* y sombra de *Castela tortuosa*). Por otra parte, se construyeron curvas de sobrevivencia de las plántulas de *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis* en condiciones naturales. Estas curvas de sobrevivencia se compararon de manera pareada a través del análisis de Peto y Peto (Pyke y Thompson, 1986) entre los tres tipos de micrositios (sombra cerrada, sombra abierta y sin sombra) para cada especie de *Neobuxbaumia* y además se compararon tratamientos iguales entre las dos especies.

Este análisis consiste en una prueba de  $\chi^2$  que toma en cuenta las siguientes variables:

$$LR = \frac{(d_1 - E_1)^2}{E_1} + \frac{(d_2 - E_2)^2}{E_2}$$

donde  $LR$  (logrank) = valor de  $\chi^2$ ,  $d_j$  = suma de todas las muertes observadas en la cohorte  $j$ ,  $E_j$  = número esperado de muertes en la cohorte  $j$ , basado en la mortalidad de cada intervalo y en la proporción de sobrevivientes.

$E_j$  se calculó como:  $\sum_{j=1}^n D_j (P_{ij})$ , donde  $D_j$  = suma de las muertes de las dos cohortes en el

intervalo de tiempo  $i$  y  $P_{ij}$  = sobrevivencia proporcional de los individuos vivos en ambas cohortes al principio del intervalo  $i$ .

Por último,  $P_{ij}$  se calculó como la proporción  $S_{ij} / S_i$ , donde  $S_{ij}$  = número de individuos vivos en la cohorte  $j$  al principio del intervalo  $i$  y  $S_i$  = suma de los individuos vivos en ambas cohortes al principio del intervalo  $i$ .

Tabla 2. Medidas de temperatura y de radiación fotosintéticamente activa (RFA) en cada micrositio (promedio  $\pm$  e.e): sitio sin sombra, sitio con sombra de *P. laevigata*, y sitio con sombra de *C. tortuosa*; realizadas cada dos horas durante un día (n=4 réplicas por micrositio).

| Hora         | SIN SOMBRA      |                  | SOMBRA DE<br><i>P. laevigata</i> |                  | SOMBRA DE<br><i>C. tortuosa</i> |                 |
|--------------|-----------------|------------------|----------------------------------|------------------|---------------------------------|-----------------|
|              | T °C            | RFA              | T °C                             | RFA              | T °C                            | RFA             |
| <b>12:00</b> | 33.0 $\pm$ 1.4  | 1581 $\pm$ 123.4 | 28.4 $\pm$ 0.85                  | 500 $\pm$ 166.25 | 26.2 $\pm$ 0.75                 | 314 $\pm$ 80.15 |
| <b>14:00</b> | 37.5 $\pm$ 1.0  | 1506 $\pm$ 261.7 | 31.5 $\pm$ 0.85                  | 579 $\pm$ 156.1  | 28.0 $\pm$ 1.3                  | 194 $\pm$ 47.2  |
| <b>16:00</b> | 32.5 $\pm$ 1.2  | 1200 $\pm$ 144.4 | 30.0 $\pm$ 0.7                   | 772 $\pm$ 168    | 29.2 $\pm$ 0.75                 | 287 $\pm$ 60.45 |
| <b>18:00</b> | 24.2 $\pm$ 0.45 | 214 $\pm$ 49.7   | 23.5 $\pm$ 0.63                  | 115 $\pm$ 23.8   | 23.5 $\pm$ 0.65                 | 74 $\pm$ 23.6   |

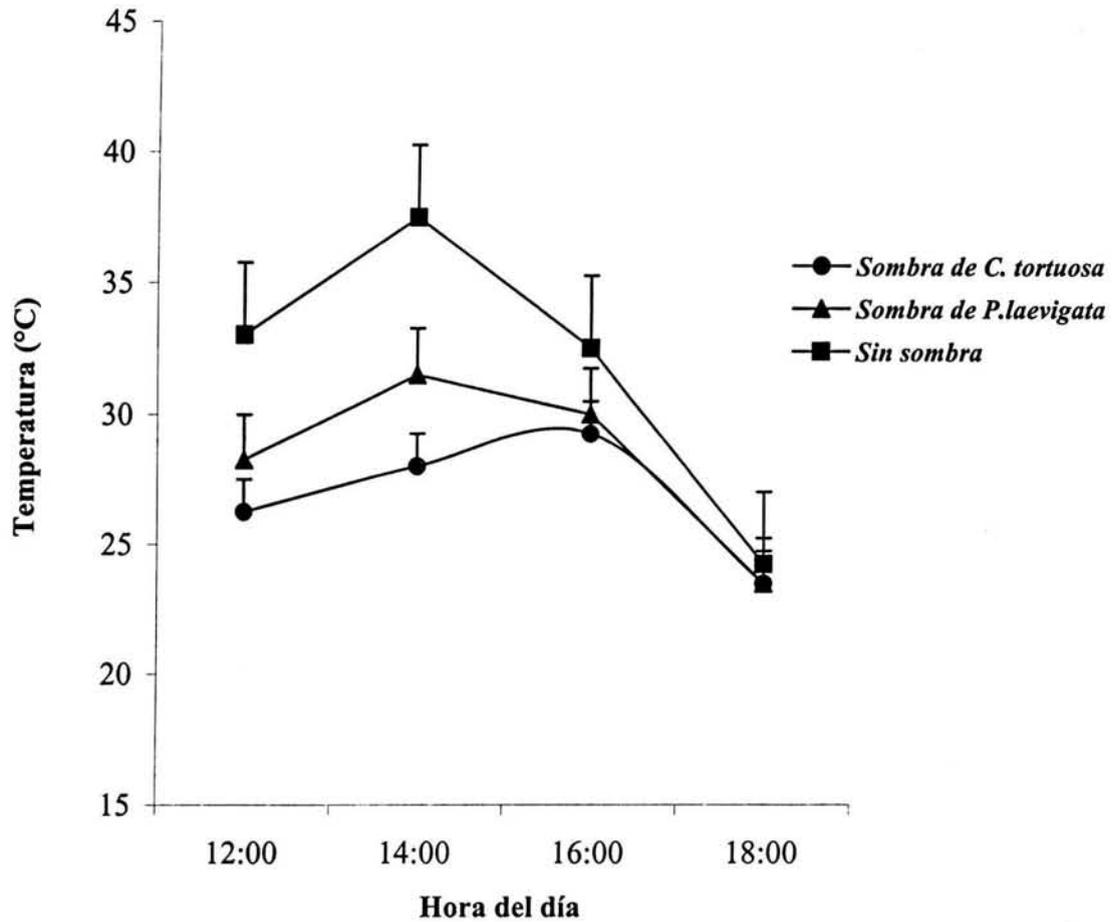


Figura 2. Gráfica que muestra el cambio en la temperatura a lo largo del día y para cada micrositio. El ANOVA realizado resultó significativo tanto para el tipo de sombra ( $p < .00000$ ), la hora ( $p < .00000$ ), así como para la interacción de estos dos factores ( $p < .001828$ ).

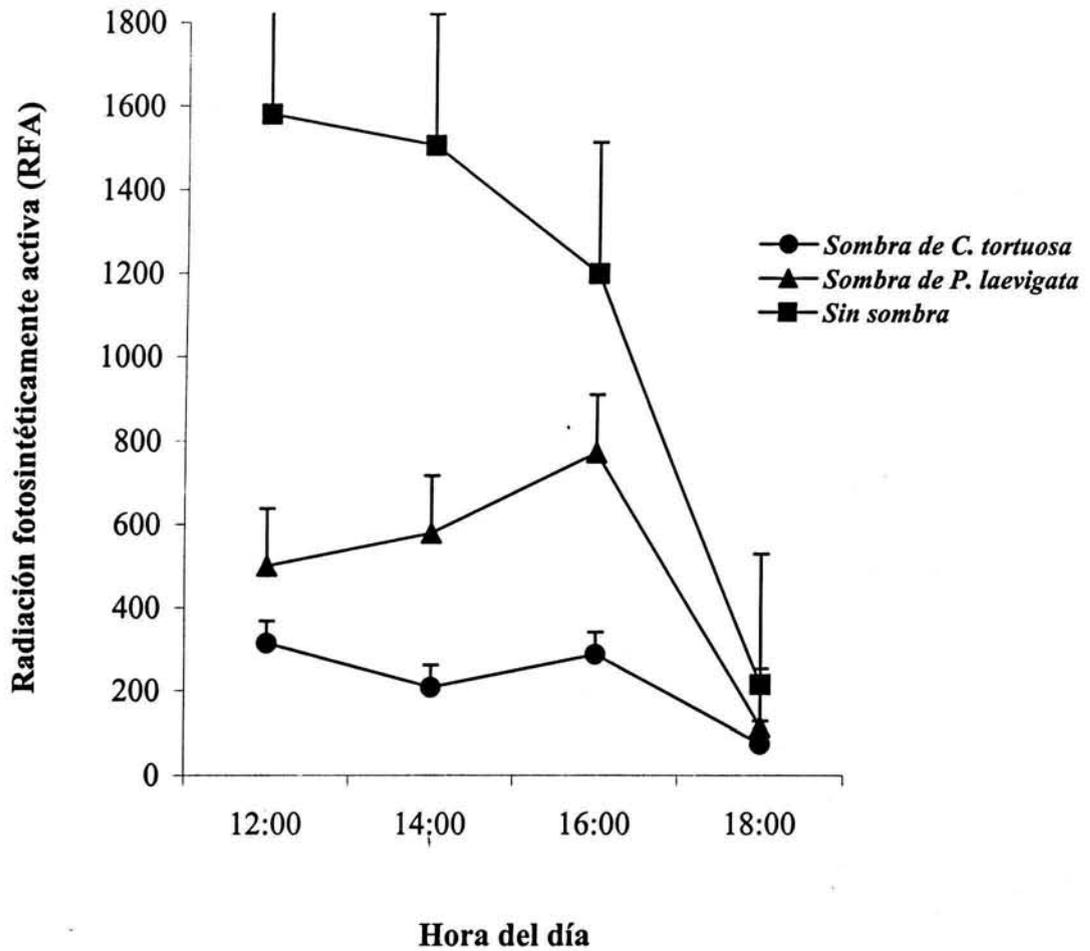


Figura 3. Gráfica que muestra el cambio en la radiación fotosintéticamente activa (RFA) a lo largo del día y para cada micrositio. El ANOVA realizado resultó significativo tanto para el tipo de sombra ( $p < .00000$ ), la hora ( $p < .00000$ ), así como para la interacción de estos dos factores ( $p < .000525$ ).

### Capítulo 3. Resultados

Los resultados de esta tesis se presentan en dos secciones: inicialmente se muestran los resultados del análisis de crecimiento de plántulas llevado a cabo en el invernadero de la Facultad de Ciencias y posteriormente el análisis de sobrevivencia de plántulas en condiciones naturales.

#### 3.1 Crecimiento de plántulas en el invernadero

Los factores cuyo efecto resultó significativo sobre el peso seco de las plántulas de *Neobuxbaumia* fueron la radiación lumínica y la frecuencia de riego (Tabla 3). Las plántulas sometidas a mayores intensidades lumínicas y a una mayor frecuencia de riego alcanzaron pesos secos más elevados, independientemente de la especie (Fig.4, Tabla 4). Además, la interacción entre la intensidad lumínica y la frecuencia de riego también resultó significativa. Asimismo la interacción entre la intensidad lumínica, la frecuencia de riego y los nutrientes resultó igualmente significativa (Tabla 3). Eso implica que el efecto de las diferentes frecuencias de riego sobre el peso seco de las plantas, fue distinto según el nivel de radiación lumínica. Además, la interacción entre la intensidad lumínica y los nutrientes, también resultó significativa (Tabla 3), a pesar de que los nutrientes por sí mismos no causaron una diferencia notable en el peso seco de las plántulas. Esta interacción significativa supone que el efecto de los nutrientes difirió según el nivel de intensidad lumínica al que estuvieron sometidas las plántulas. La adición de nutrientes tiene un efecto positivo mucho más marcado cuando las plántulas se sometieron a una alta intensidad lumínica, en comparación con las plántulas que crecieron bajo la malla de sombra. Asimismo, la interacción entre la intensidad lumínica, la frecuencia del riego y los nutrientes también resultó significativa (Tabla 3), lo cual ejemplifica

la complejidad de las respuestas de crecimiento de las plantas ante la serie de factores ambientales a los que están expuestas.

Tabla 3. Resultados del análisis de varianza realizado sobre los pesos secos de las plántulas de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* bajo condiciones experimentales. Los valores de P en negritas representan los efectos que resultaron significativos.

| Fuente         | g.l | CM       | F       | P                 |
|----------------|-----|----------|---------|-------------------|
| Especie (1)    | 1   | 186.79   | 0.892   | 0.346             |
| Luz (2)        | 1   | 49279.65 | 235.358 | <b>&lt;0.0001</b> |
| Nutrientes (3) | 1   | 596.36   | 2.848   | 0.093             |
| Riego (4)      | 1   | 3632.80  | 17.350  | <b>&lt;0.0001</b> |
| 1-2            | 1   | 3.90     | 0.019   | 0.891             |
| 1-3            | 1   | 58.69    | 0.280   | 0.597             |
| 2-3            | 1   | 1253.60  | 5.987   | <b>0.015</b>      |
| 1-4            | 1   | 392.77   | 1.876   | 0.172             |
| 2-4            | 1   | 1880.52  | 8.981   | <b>0.003</b>      |
| 3-4            | 1   | 704.66   | 3.365   | 0.068             |
| 1-2-3          | 1   | 227.74   | 1.088   | 0.298             |
| 1-2-4          | 1   | 70.40    | 0.336   | 0.562             |
| 1-3-4          | 1   | 386.02   | 1.844   | 0.176             |
| 2-3-4          | 1   | 1211.91  | 5.788   | <b>0.017</b>      |
| 1-2-3-4        | 1   | 478.9    | 2.288   | 0.132             |
| Error          | 202 | 209.40   | -       | -                 |

Tabla 4. Valores promedio del peso seco (mg) (promedio±desviación estándar) de las plántulas de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* bajo diferentes condiciones experimentales (n= varió entre 11 y 15 por tratamiento).

|                        |                | Radiación lumínica<br>40% |                      | Radiación lumínica<br>100% |                |
|------------------------|----------------|---------------------------|----------------------|----------------------------|----------------|
|                        |                | Riego frec.               | Riego espor.         | Riego frec.                | Riego espor.   |
| <i>N. mezcalaensis</i> | Nutrientes     | 18.730 ±7.426             | <u>16.300 ±6.174</u> | <u>70.314 ±22.164</u>      | 38.360 ±16.325 |
|                        | Sin nutrientes | 22.664 ±6.174             | 17.376 ±7.150        | 45.067 ±21.260             | 41.125 ±31.200 |
| <i>N. macrocephala</i> | Nutrientes     | 20.078 ±6.856             | 20.153 ±3.278        | 59.853 ±15.030             | 46.886 ±16.730 |
|                        | Sin nutrientes | 21.383 ±6.514             | 19.817 ±6.466        | 52.108 ±13.524             | 44.538 ±8.833  |

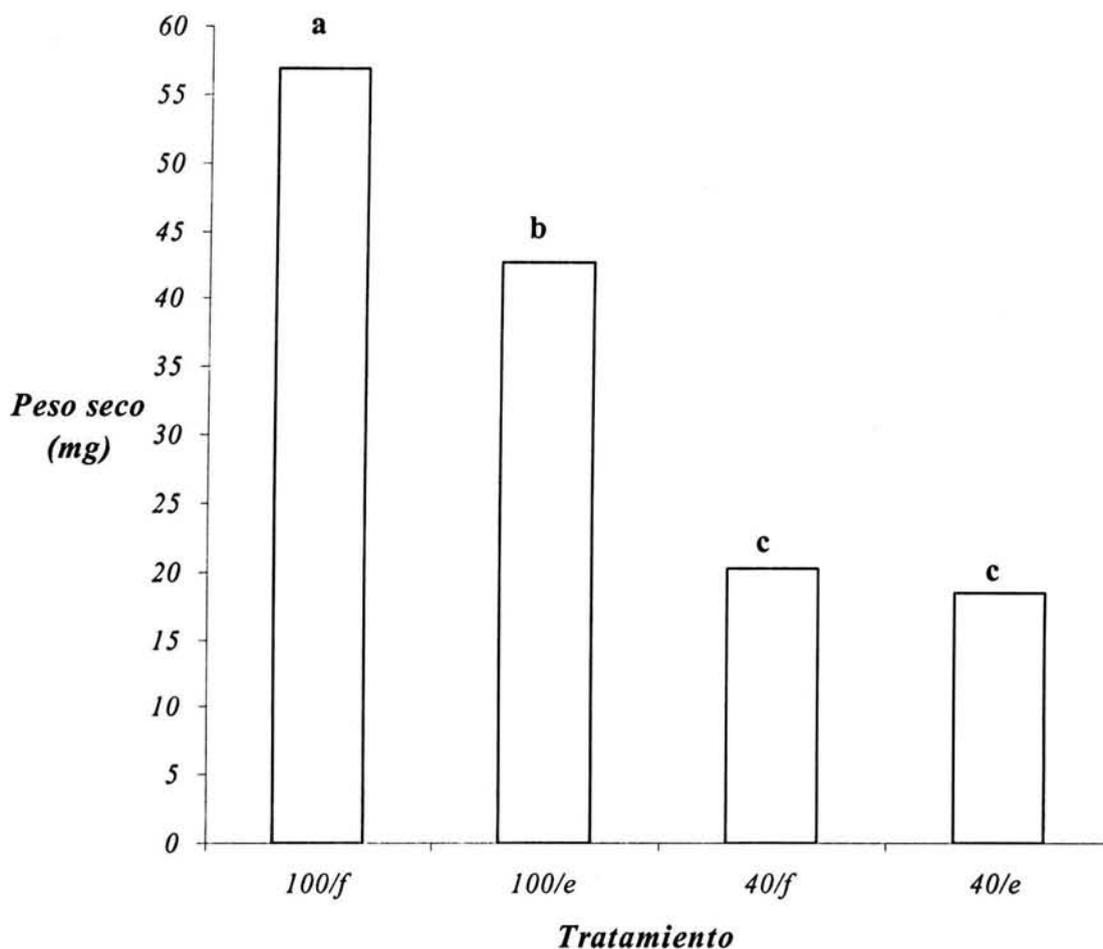


Figura 4. Efecto del nivel de radiación lumínica y la frecuencia del riego sobre el peso seco final de las plántulas. La simbología de los tratamientos es como sigue: 100/f=100% radiación lumínica, riego frecuente; 100/e=100% radiación lumínica, riego esporádico; 40/f=40% radiación lumínica, riego frecuente y 40/e= 40% radiación lumínica, riego esporádico. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas entre las medias de acuerdo a los resultados de una prueba de HSD de Tukey.

Con respecto a la tasa relativa de crecimiento (TRC) de las plántulas de *Neobuxbaumia* estudiadas, se observó que el factor especie, así como el nivel de intensidad lumínica y la frecuencia de riego resultaron significativos (Tabla 5); las plántulas de *N. mezcalaensis* mostraron una tasa relativa de crecimiento significativamente más baja que las de *N. macrocephala* (Fig. 5, Tabla 6). Estas diferencias dependieron también del nivel de exposición a la radiación lumínica y de la disponibilidad de agua. Se observó que la tasa relativa de

crecimiento (TRC) fue mayor cuando las plántulas estuvieron expuestas al 100% de radiación lumínica y con riego frecuente. A pesar de que el efecto de los nutrientes sobre la TRC de las plántulas no resultó significativo, la interacción entre este factor y el nivel de radiación lumínica sí lo fue, así como también la interacción entre la disponibilidad de nutrientes, el nivel de radiación lumínica y la frecuencia de riego (Tabla 5). Las plántulas de *N. macrocephala* presentaron una tasa relativa de crecimiento más elevada que las plántulas de *N. mezcalaensis* en todos los tratamientos a las que fueron sometidas, alcanzando los valores más altos en los tratamientos con un nivel de radiación lumínica del 100% y los valores más bajos en los tratamientos con un nivel de radiación lumínica del 40% (Fig. 5, Tabla 5, Tabla 6).

Tabla 5. Resultados del análisis de varianza realizado sobre la TRC de las plántulas de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* bajo condiciones experimentales. Los valores de P en negritas representan los efectos que resultaron significativos.

| Fuente         | g.l | CM       | F       | P               |
|----------------|-----|----------|---------|-----------------|
| Especie (1)    | 1   | 0.000193 | 38.716  | < <b>0.0001</b> |
| Luz (2)        | 1   | 0.001287 | 258.592 | < <b>0.0001</b> |
| Nutrientes (3) | 1   | 0.000005 | 0.953   | 0.330           |
| Riego (4)      | 1   | 0.000060 | 12.126  | <b>0.0006</b>   |
| 1-2            | 1   | 0.000002 | 0.444   | 0.506           |
| 1-3            | 1   | 0.000000 | 0.068   | 0.793           |
| 2-3            | 1   | 0.000019 | 3.911   | <b>0.049</b>    |
| 1-4            | 1   | 0.000013 | 2.519   | 0.114           |
| 2-4            | 1   | 0.000016 | 3.269   | 0.072           |
| 3-4            | 1   | 0.000001 | 0.208   | 0.648           |
| 1-2-3          | 1   | 0.000008 | 1.666   | 0.198           |
| 1-2-4          | 1   | 0.000001 | 0.104   | 0.746           |
| 1-3-4          | 1   | 0.000003 | 0.659   | 0.418           |
| 2-3-4          | 1   | 0.000020 | 4.028   | <b>0.046</b>    |
| 1-2-3-4        | 1   | 0.000002 | 0.389   | 0.533           |
| Error          | 202 | 0.000005 | -       | -               |

Tabla 6. Tasa relativa de crecimiento (TRC- mg/mg/día) de las plántulas de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* bajo diferentes condiciones experimentales (promedio±desviación estándar) (n= varió entre 11 y 15 por tratamiento).

|                        |                | Radiación lumínica<br>40% |                       | Radiación lumínica<br>100% |                |
|------------------------|----------------|---------------------------|-----------------------|----------------------------|----------------|
|                        |                | Riego frec.               | Riego espor.          | Riego frec.                | Riego espor.   |
| <i>N. mezcalaensis</i> | Nutrientes     | 0.0153 ± 0.003            | <u>0.0148 ± 0.002</u> | 0.0224 ± 0.002             | 0.0190 ± 0.003 |
|                        | Sin nutrientes | 0.0163 ± 0.003            | 0.0150 ± 0.003        | 0.0198 ± 0.003             | 0.0188 ± 0.003 |
| <i>N. macrocephala</i> | Nutrientes     | 0.0168 ± 0.003            | 0.0172 ± 0.001        | <u>0.0230 ± 0.001</u>      | 0.0216 ± 0.001 |
|                        | Sin nutrientes | 0.0173 ± 0.002            | 0.0167 ± 0.003        | 0.0223 ± 0.002             | 0.0215 ± 0.001 |

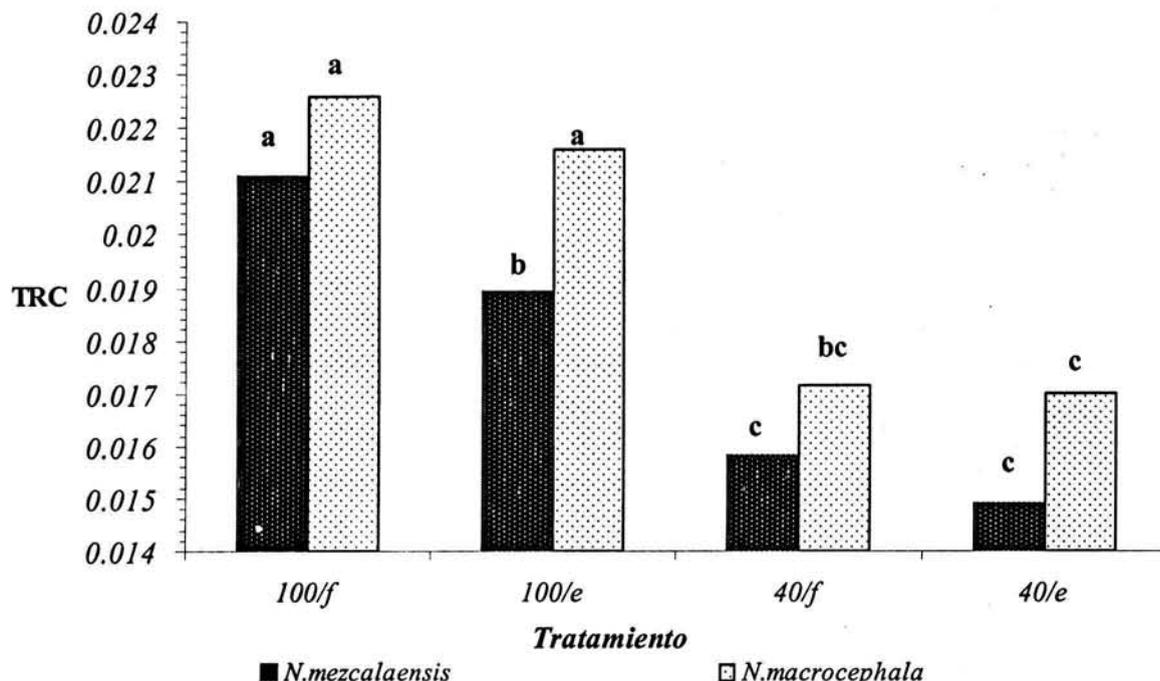


Figura 5. Efecto de la especie, el nivel de radiación lumínica y la frecuencia del riego sobre el peso seco final de las plántulas. La simbología de los tratamientos es como sigue: 100/f=100% radiación lumínica, riego frecuente; 100/e=100% radiación lumínica, riego esporádico; 40/f=40% radiación lumínica, riego frecuente y 40/e= 40% radiación lumínica, riego esporádico. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas entre las medias de acuerdo a los resultados de una prueba de HSD de Tukey.

La variable R/V, que mide la proporción de la biomasa de la planta asignada a la raíz (R) y al vástago (V), se vió afectada de manera significativa por el factor especie así como por la frecuencia de riego. Asimismo, la interacción entre los factores especie, frecuencia de riego y disponibilidad de nutrientes resultó significativa (Tabla 7). En todos los casos los valores R/V fueron menores que la unidad (Tabla 8), lo que indica que en todas las plántulas el peso seco de la raíz fue menor que el de la parte aérea. Se observó que, en general los valores más altos de R/V, que representarían una mayor asignación de biomasa a la raíz, se encontraron en los tratamientos con riego esporádico y baja disponibilidad de nutrientes y los valores más bajos en aquellos tratamientos con una mayor disponibilidad de nutrientes y sometidos a riego frecuente. Sin embargo, el factor nutrientes por sí solo no fue significativo y por lo tanto no afectó marcadamente dicha proporción de asignación de biomasa (Fig. 6, Tabla 7, Tabla 8).

Con respecto a las diferencias entre especies, se observó que las plántulas de *N. mezcalaensis* presentaron valores de R/V siempre mayores que las de *N. macrocephala* en todos los tratamientos, siendo el tratamiento de riego esporádico en el que se observó el mayor R/V de todos (Fig. 6).

La relación entre la velocidad a la que crecieron el vástago y la raíz (K) mostró mucha variación en respuesta a los tratamientos y se vió afectada de manera significativa por el factor especie y por la frecuencia de riego. Sin embargo, el nivel de radiación lumínica y la disponibilidad de nutrientes no alteraron dicha variable de forma significativa. La interacción entre el factor especie, la disponibilidad de nutrientes y el nivel de radiación lumínica también resultó significativa (Tabla 9).

Tabla 7. Resultados del análisis de varianza realizado sobre el cociente R/V de las plántulas de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* bajo condiciones experimentales. Los valores de P en negritas representan los efectos que resultaron significativos.

| Fuente         | g.l | CM      | F      | P             |
|----------------|-----|---------|--------|---------------|
| Especie (1)    | 1   | 0.19750 | 4.245  | <b>0.040</b>  |
| Luz (2)        | 1   | 0.03249 | 0.698  | 0.404         |
| Nutrientes (3) | 1   | 0.00594 | 0.127  | 0.721         |
| Riego (4)      | 1   | 0.71621 | 15.395 | <b>0.0001</b> |
| 1-2            | 1   | 0.02959 | 0.636  | 0.426         |
| 1-3            | 1   | 0.14450 | 3.107  | 0.079         |
| 2-3            | 1   | 0.11450 | 2.462  | 0.118         |
| 1-4            | 1   | 0.01629 | 0.035  | 0.554         |
| 2-4            | 1   | 0.15962 | 3.431  | 0.065         |
| 3-4            | 1   | 0.00639 | 0.137  | 0.711         |
| 1-2-3          | 1   | 0.03629 | 0.780  | 0.378         |
| 1-2-4          | 1   | 0.13134 | 2.823  | 0.094         |
| 1-3-4          | 1   | 0.32888 | 7.069  | <b>0.008</b>  |
| 2-3-4          | 1   | 0.00752 | 0.161  | 0.688         |
| 1-2-3-4        | 1   | 0.00169 | 0.037  | 0.848         |
| Error          | 202 | 0.04652 | -      | -             |

Tabla 8. Proporción de la biomasa asignada al sistema radical respecto de la parte aérea (R/V) (promedio±desviación estándar) en las plántulas de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* bajo condiciones de invernadero (n = varió entre 11 y 15 por tratamiento).

|                            |                   | Radiación lumínica<br>40% |              | Radiación lumínica<br>100% |                     |
|----------------------------|-------------------|---------------------------|--------------|----------------------------|---------------------|
|                            |                   | Riego frec.               | Riego espor. | Riego frec.                | Riego espor.        |
| <i>N.<br/>mezcalaensis</i> | Nutrientes        | 0.298 ± 0.12              | 0.256 ± 0.10 | 0.188 ± 0.06               | 0.318 ± 0.08        |
|                            | Sin<br>nutrientes | 0.217 ± 0.09              | 0.318 ± 0.15 | 0.216 ± 0.15               | <u>0.558 ± 0.83</u> |
| <i>N.<br/>macrocephala</i> | Nutrientes        | 0.183 ± 0.09              | 0.349 ± 0.06 | <u>0.165 ± 0.05</u>        | 0.329 ± 0.13        |
|                            | Sin<br>nutrientes | 0.195 ± 0.07              | 0.214 ± 0.10 | 0.205 ± 0.09               | 0.246 ± 0.06        |

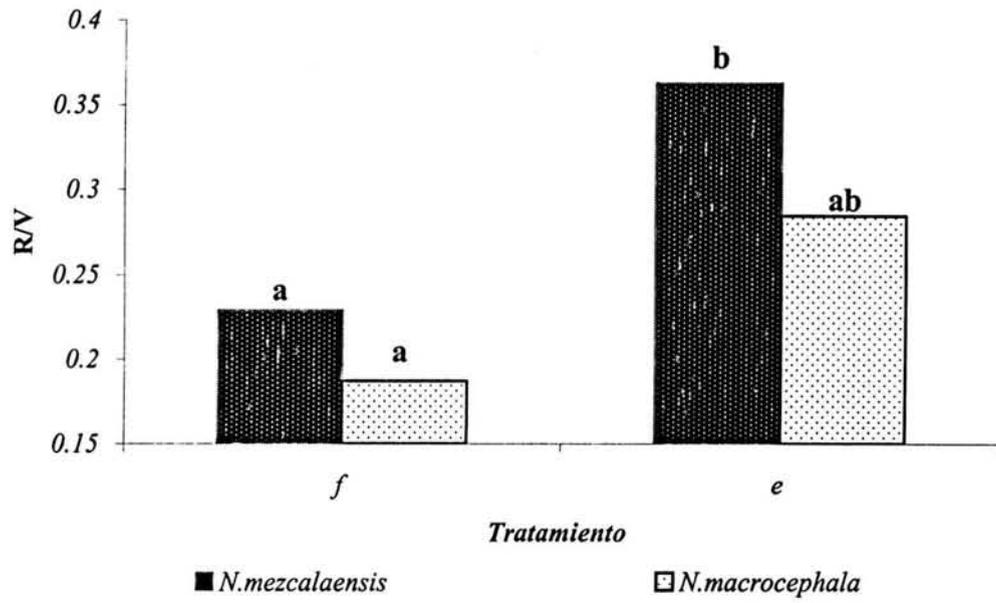


Figura 6. Efecto de la especie y la frecuencia del riego sobre el cociente R/V de las plántulas. La simbología de los tratamientos es como sigue: f= riego frecuente; e= riego esporádico. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas entre las medias de acuerdo a los resultados de una prueba de HSD de Tukey.

En general, los valores de K fueron cercanos a la unidad, lo que implica que la raíz y el vástago crecieron aproximadamente a la misma velocidad. Se observó que *N. mezcalaensis*, en general, presentó valores más altos de K en comparación con *N. macrocephala*; el más alto lo presentó en el tratamiento con riego esporádico; también en el tratamiento de riego frecuente esta especie mostró un alto valor de K en comparación con el de *N. macrocephala* (Fig. 7, Tabla 9, Tabla 10).

Tabla 9. Resultados del análisis de varianza realizado sobre la variable K de las plántulas de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* bajo condiciones experimentales. Los valores de P en negritas representan los efectos que resultaron significativos.

| Fuente         | g.l | CM      | F      | P                 |
|----------------|-----|---------|--------|-------------------|
| Especie (1)    | 1   | 1.02800 | 27.482 | <b>&lt;0.0001</b> |
| Luz (2)        | 1   | 0.04531 | 1.211  | 0.272             |
| Nutrientes (3) | 1   | 0.06078 | 1.624  | 0.203             |
| Riego (4)      | 1   | 0.46344 | 12.389 | <b>0.0005</b>     |
| 1-2            | 1   | 0.00776 | 0.208  | 0.649             |
| 1-3            | 1   | 0.01830 | 0.489  | 0.485             |
| 2-3            | 1   | 0.06511 | 1.740  | 0.188             |
| 1-4            | 1   | 0.01838 | 0.491  | 0.484             |
| 2-4            | 1   | 0.09684 | 2.588  | 0.109             |
| 3-4            | 1   | 0.01803 | 0.482  | 0.488             |
| 1-2-3          | 1   | 0.01547 | 0.413  | 0.520             |
| 1-2-4          | 1   | 0.06462 | 1.727  | 0.190             |
| 1-3-4          | 1   | 0.24780 | 6.627  | <b>0.011</b>      |
| 2-3-4          | 1   | 0.02061 | 0.551  | 0.459             |
| 1-2-3-4        | 1   | 0.12016 | 3.212  | 0.075             |
| Error          | 202 | 0.03740 | -      | -                 |

Tabla 10. Velocidad de crecimiento de la raíz con respecto al vástago (K) (promedio±desviación estándar) de las plántulas de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* bajo condiciones experimentales (n= varió entre 11 y 15 por tratamiento).

|                            |                   | Radiación lumínica<br>40% |              | Radiación lumínica<br>100% |                    |
|----------------------------|-------------------|---------------------------|--------------|----------------------------|--------------------|
|                            |                   | Riego frec.               | Riego espor. | Riego frec.                | Riego espor.       |
| <i>N.<br/>mezcalaensis</i> | Nutrientes        | 1.07 ± 0.17               | 0.99 ± 0.15  | 0.93 ± 0.07                | 1.06 ± 0.08        |
|                            | Sin<br>Nutrientes | 0.93 ± 0.17               | 1.00 ± 0.40  | 0.95 ± 0.15                | <u>1.12 ± 0.19</u> |
| <i>N.<br/>macrocephala</i> | Nutrientes        | <u>0.76 ± 0.30</u>        | 1.00 ± 0.05  | 0.84 ± 0.08                | 0.98 ± 0.10        |
|                            | Sin<br>nutrientes | 0.84 ± 0.01               | 0.79 ± 0.33  | 0.82 ± 0.30                | 0.92 ± 0.07        |

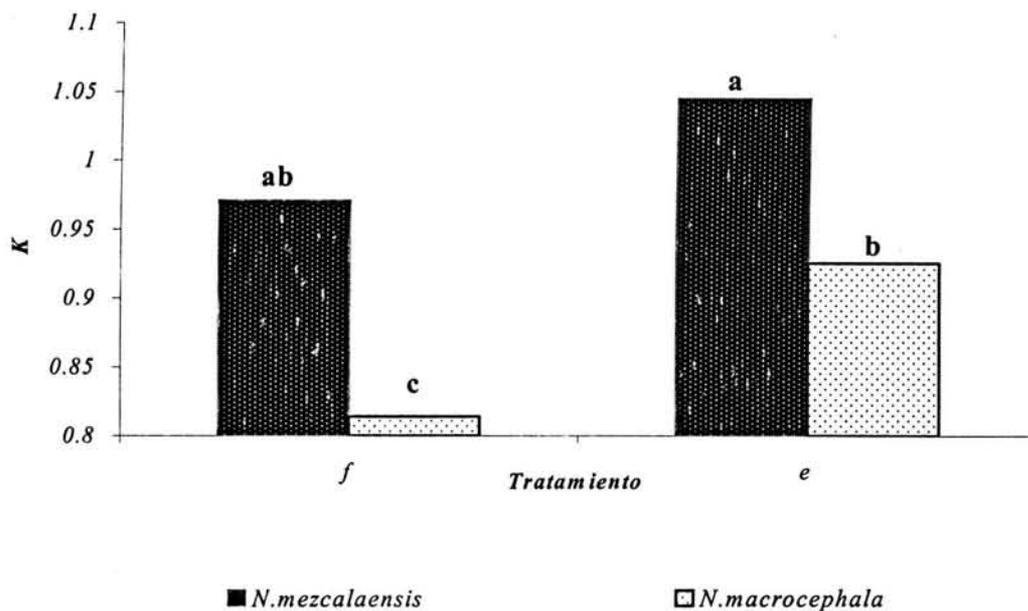


Figura 7. Efecto de la especie y la frecuencia de riego sobre la variable K de las plántulas. la simbología de los tratamientos es como sigue: f= riego frecuente y e= riego esporádico. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas entre las medias de acuerdo a los resultados de una prueba HSD de Tukey.

### 3.2 Supervivencia de plántulas en condiciones naturales

El análisis de varianza mostró que al cabo de un mes, el factor especie resultó altamente significativo mientras que el tipo de sombra fue sólo marginalmente significativo (Tabla 11). Las plántulas de *N. mezcalaensis* presentaron un porcentaje de supervivencia más alto que los de *N. macrocephala* (Tabla 11). En ambas especies se observó una tendencia a una menor supervivencia en el tratamiento sin sombra. En el tratamiento de sombra cerrada (*Castela tortuosa*), *N. mezcalaensis* presentó el mayor porcentaje de supervivencia con un 98.3% mientras que las plántulas de *N. macrocephala* en este mismo tratamiento obtuvieron un 69.9%, y una variación mucho mayor entre las repeticiones del mismo tratamiento (Tabla 11).

Tabla 11. A) Porcentaje promedio de sobrevivencia de plántulas (promedio±desviación estándar) de las dos especies de *Neobuxbaumia* al cabo de 28 días del tratamiento (julio 2003). En la parte de abajo de la tabla (B) se presentan los resultados del ANOVA realizado para evaluar si el porcentaje de sobrevivencia (transformado a arcoseno) se vio afectado por los factores especie y micrositio (n=4 réplicas de 15 plántulas cada una por micrositio y por especie). Los valores de p en negritas representan los efectos que resultaron significativos.

| A) | Tipo de Micrositio     |   |   |                    |
|----|------------------------|---|---|--------------------|
|    | Especie                | <i>Castela tortuosa</i><br>(sombra cerrada) | <i>Prosopis laevigata</i><br>(sombra abierta) | Sin sombra         |
|    | <i>N. mezcalaensis</i> | <u>98.3 ± 3.3</u>                           | 96.6 ± 6.7                                    | 72.5 ± 20.0        |
|    | <i>N. macrocephala</i> | 69.9 ± 24.6                                 | 78.3 ± 13.7                                   | <u>66.6 ± 10.4</u> |

B)

| Fuente:            | CM     | g.l | F    | P             |
|--------------------|--------|-----|------|---------------|
| <b>Especie</b>     | 0.5745 | 1   | 8.98 | <b>0.0077</b> |
| <b>Micrositio</b>  | 0.1758 | 2   | 2.74 | 0.0908        |
| <b>Interacción</b> | 0.0619 | 2   | 0.96 | 0.3987        |
| <b>Error</b>       | 0.0639 | 18  | -    | -             |

Se realizó un segundo ANOVA para evaluar el efecto de los factores experimentales (especie y micrositio) sobre el porcentaje de sobrevivencia de las plántulas al cabo de 9 meses del transplante, es decir, a los 299 días (marzo 2004). El único factor que resultó significativo en este caso fue la especie, no así el tipo de micrositio o la interacción entre estos dos factores (Tabla 12). Al igual que en el caso anterior, las plántulas de *N. mezcalaensis* presentaron los porcentajes de sobrevivencia más altos en los tres tipos de micrositos en los que fueron sembradas en comparación con las de *N. macrocephala*. En ambas especies se observó una tendencia hacia una mayor sobrevivencia bajo arbustos de sombra cerrada y una menor sobrevivencia en los micrositos sin sombra; sin embargo, esta tendencia no fue significativa debido a la gran variación observada entre las cuatro repeticiones de un mismo tratamiento (Tabla 12).

Las curvas de sobrevivencia que se obtuvieron para cada especie y micrositio de transplante se compararon de forma pareada con la prueba Peto&Peto (Pyke y Thompson, 1986) como se explicó anteriormente. Las curvas de sobrevivencia de *N. mezcalaensis* difirieron significativamente entre los micrositos con sombra cerrada (*C. tortuosa*) y aquellos sin sombra (Tabla 13). La sobrevivencia en micrositos con sombra cerrada fue mayor, y fue decayendo de forma más paulatina en comparación con la sobrevivencia en sitios sin sombra, que mostró una caída pronunciada durante los primeros 100 días del experimento, y hacia los últimos días (Tabla 13, Fig. 8).

Tabla 12. A) Porcentaje promedio de sobrevivencia de plántulas (promedio±desviación estándar) de las dos especies de *Neobuxbaumia* al cabo de 299 días (marzo 2004). En la parte de abajo de la tabla (B) se presentan los resultados del ANOVA realizado para evaluar si el porcentaje de sobrevivencia (transformado a arcoseno) se vio afectado por los factores especie y micrositio (n=4 réplicas de 15 plántulas cada una por micrositio y por especie). Los valores de p en negritas representan los efectos que resultaron significativos.

| A) | Especie                | Tipo de Micrositio                          |   |                    |
|----|------------------------|---|---|--------------------|
|    |                        | <i>Castela tortuosa</i><br>(sombra cerrada) | <i>Prosopis laevigata</i><br>(sombra abierta) | Sin sombra         |
|    | <i>N. mezcalaensis</i> | <u>60.0 ± 34.8</u>                          | 53.3 ± 35.3                                   | 40.8 ± 37.1        |
|    | <i>N. macrocephala</i> | 28.3 ± 25.7                                 | 21.6 ± 22.7                                   | <u>18.3 ± 16.7</u> |

| B)                 |         |     |       |               |
|--------------------|---------|-----|-------|---------------|
| Fuente:            | CM      | g.l | F     | P             |
| <b>Especie</b>     | 0.85915 | 1   | 6.010 | <b>0.0246</b> |
| <b>Micrositio</b>  | 0.05509 | 2   | 0.385 | 0.6854        |
| <b>Interacción</b> | 0.00768 | 2   | 0.053 | 0.9477        |
| <b>Error</b>       | 0.14282 | 18  | -     | -             |

Tabla 13. Valores de  $\chi^2$  (logrank) obtenidos de las comparaciones pareadas de las curvas de supervivencia de *N. mezcalaensis*. Los resultados en negritas son significativos. Según la prueba de Peto y Peto, cuando los valores de  $\chi^2_{(1,.05)}$  (logrank) son  $>3.54$ , se rechaza  $H_0$  y la diferencia entre las dos curvas es significativa.

| <b>Tipo de Micrositio</b>         | <b><math>\chi^2</math></b> | <b>g.l</b> |
|-----------------------------------|----------------------------|------------|
| Sombra cerrada vs. Sombra abierta | 0.237                      | 1          |
| Sombra abierta vs. Sin sombra     | 3.109                      | 1          |
| Sombra cerrada vs. Sin sombra     | <b>5.365</b>               | 1          |

Tabla 14. Valores de  $\chi^2$  (logrank) obtenidos de las comparaciones pareadas de las curvas de supervivencia de *N. macrocephala*. Los resultados en negritas son significativos. Según la prueba de Peto y Peto, cuando los valores de  $\chi^2_{(1,.05)}$  (logrank) son  $>3.54$ , se rechaza  $H_0$  y la diferencia entre las dos curvas es significativa.

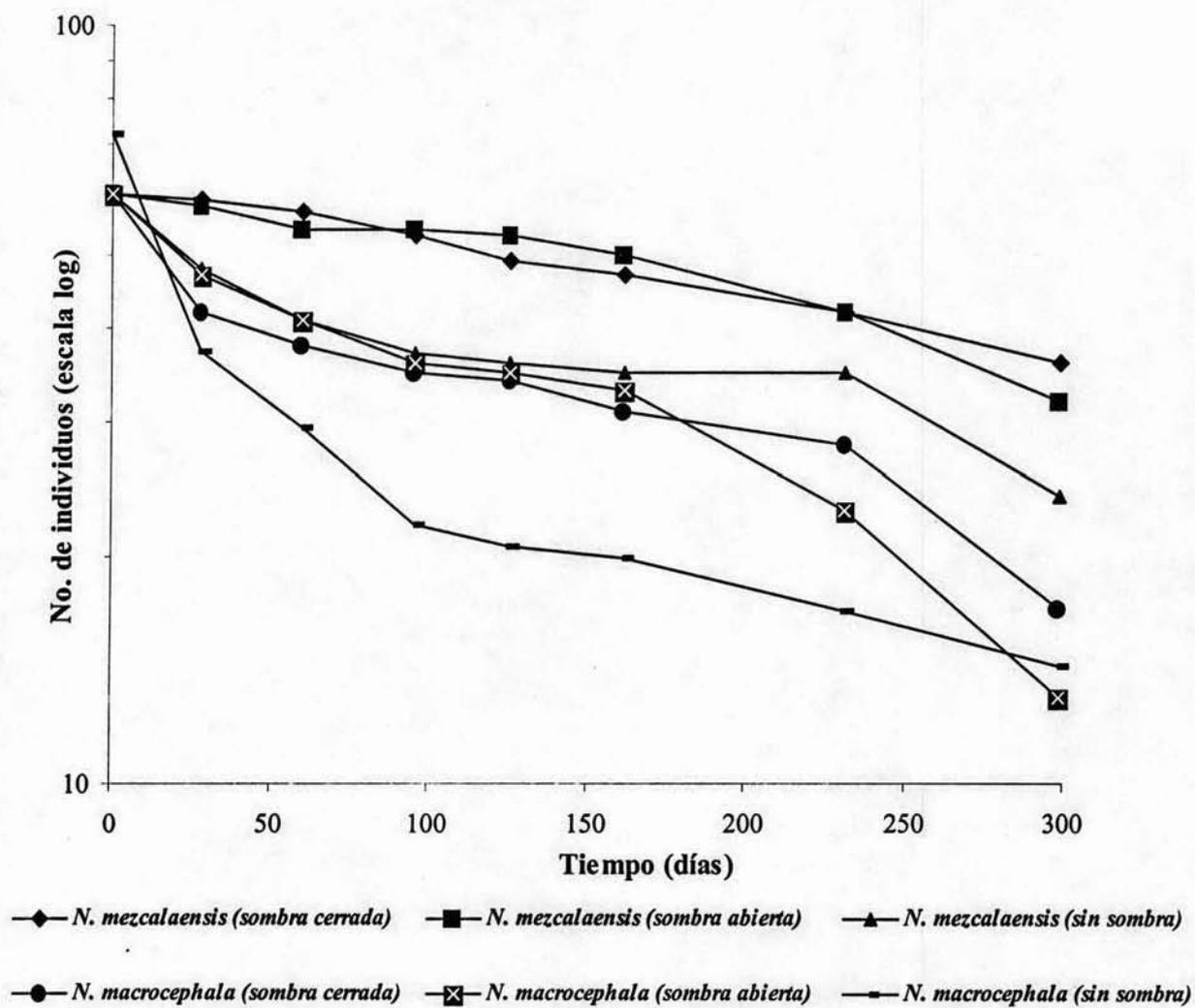
| <b>Tipo de Micrositio</b>         | <b><math>\chi^2</math></b> | <b>g.l</b> |
|-----------------------------------|----------------------------|------------|
| Sombra cerrada vs. Sombra abierta | 0.277                      | 1          |
| Sombra abierta vs. Sin sombra     | 1.418                      | 1          |
| Sombra cerrada vs. Sin sombra     | 2.283                      | 1          |

Tabla 15. Valores de  $\chi^2$  (logrank) obtenidos de las comparaciones pareadas de las curvas de sobrevivencia de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala*. Los resultados en negritas son significativos. Según la prueba de Peto y Peto, cuando los valores de  $\chi^2_{(1,.05)}$  (logrank) son  $>3.54$ , se rechaza  $H_0$  y la diferencia entre las dos curvas es significativa.

| <b>Tipo de Micrositio</b>         | <b><math>\chi^2</math></b> | <b>g.l</b> |
|-----------------------------------|----------------------------|------------|
| Sombra cerrada vs. Sombra cerrada | <b>12.25</b>               | 1          |
| Sombra abierta vs. Sombra abierta | <b>14.06</b>               | 1          |
| Sin sombra vs. Sin sombra         | <b>6.8</b>                 | 1          |

Por otro lado, en lo que respecta a *N. macrocephala*, las tres curvas de sobrevivencia se comportaron de forma similar y el análisis estadístico no registró diferencias entre ellas (Tabla 14). Por último, cuando las curvas de sobrevivencia se compararon entre las dos especies (para los mismos tratamientos), las diferencias entre ellas fueron significativas (Fig.8, Tabla 15). En términos generales, la sobrevivencia fue menor y decayó más abruptamente en *N. macrocephala* que en *N. mezcalaensis* (Fig.8).

Fig.8. Curvas de sobrevivencia de las plántulas de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* en los tres tipos de micrositos en los que fueron sembradas a lo largo de 299 días.



## Capítulo 4. Discusión

A continuación se discuten los resultados de cada una de las secciones experimentales por separado y al final se retoman globalmente en el contexto de los distintos niveles de rareza de estas dos especies.

### 4.1 Crecimiento de plántulas en condiciones controladas.

Para comprender a mayor profundidad los resultados de esta sección del trabajo, es importante recordar que mucho de lo que ocurre durante las fases tempranas de crecimiento de las plántulas depende en realidad de las reservas con las que éstas cuentan a partir del endospermo o de los cotiledones de la semilla. Así, el tamaño de la semilla juega un papel importante, tanto durante el proceso de germinación como posteriormente, durante el establecimiento y crecimiento de las plántulas (Ayala *et al.*, en preparación). El tamaño de la semilla es un indicativo de la cantidad de nutrientes que posee y, por lo tanto, del tiempo durante el cual la plántula puede depender de estas reservas (Fenner, 1985). Por esta razón, el peso seco de las plántulas frecuentemente presenta una correlación positiva con el peso de las semillas: semillas más grandes originarán plántulas más robustas, gracias a que cuentan con cotiledones o endospermos más grandes (Poot y Lambers, 2003). Esta aseveración es válida también en plántulas de la familia Cactaceae. Por ejemplo, en *Opuntia rastrera* se ha observado que las plántulas con cotiledones más grandes y crasos son capaces de soportar mejor la falta de agua, por lo que son éstas las que se reclutan más exitosamente en la población (Aguilar y Mandujano, en preparación).

Las semillas de *Neobuxbaumia mezcalaensis* son más grandes (6 mg) en comparación con las semillas de *N. macrocephala* (0.9 mg). Sin embargo, los resultados de esta tesis muestran que la producción de biomasa seca final fue similar en ambas especies y que ésta aumentó al aumentar la radiación lumínica y la frecuencia de riego, es decir, durante los seis meses durante los cuales se mantuvieron las plántulas de las dos especies de *Neobuxbaumia* bajo condiciones controladas, ambas especies lograron invertir prácticamente la misma cantidad absoluta de recursos en su crecimiento; ésta fue significativamente mayor cuando las plántulas se sometieron a una mayor disponibilidad de recursos, es decir, a radiaciones lumínicas más intensas y a mayores niveles de humedad.

Por otro lado, la tasa relativa de crecimiento, que es una variable que indica cuánta biomasa fue producida por la planta en un tiempo determinado con respecto a su biomasa inicial, fue consistentemente mayor en *Neobuxbaumia macrocephala* que en *Neobuxbaumia mezcalaensis*. Esto indica que las plántulas de la primera crecieron más rápido que las de la segunda. Fue por esta razón que, a pesar de que *N. macrocephala* poseía semillas de menor tamaño y por lo tanto plántulas con pesos secos iniciales menores en comparación con las de *N. mezcalaensis*, después de seis meses alcanzaron pesos secos similares. Este rasgo ecológico puede estar relacionado con las condiciones ambientales en las que se establecen ambas especies en sus áreas de distribución.

De esta forma, el hecho de que *N. macrocephala*, la especie más rara, posea una tasa relativa de crecimiento mayor en la fase de plántula en comparación con su congénere más común, sugiere que las plántulas logran obtener un mayor tamaño en un tiempo relativamente menor, lo que seguramente las hace suficientemente resistentes para soportar las condiciones de extrema aridez a las que se ven sometidas en época de sequía. La mortalidad relacionada con la sequía es uno de los componentes más importantes de la demografía de plántulas en

diversos hábitats y particularmente en ambientes áridos y semi-áridos (Steenbergh y Lowe, 1969; Frazer y Davis, 1988; Richards *et al.*, 1997 citado por Poot y Lambers, 2003; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Por esta razón, durante esta fase es de vital importancia el desarrollo de un sistema radicular robusto que permita la captación eficiente de agua y nutrientes, así como el anclaje de la plántula al suelo. Generalmente una mayor asignación de biomasa a las raíces significa una menor asignación relativa de recursos a la parte aérea de la plántula, lo que puede comprometer en alguna medida su habilidad competitiva por encima del suelo (Poot y Lambers, 2003). El cociente R/V es una variable que mide la proporción de la biomasa total de la plántula que fue asignada a la raíz (R) en comparación con la que fue asignada al vástago (V); por lo tanto, es una medida que refleja justamente este conflicto. Este valor no es estático y cambia según el tamaño de la planta, por lo que realmente es necesario el análisis de esta variable a una escala temporal mayor con el fin de comprender en detalle sus implicaciones. De la misma forma, la variable K tiene que ver con esta relación, aunque ésta es una variable más dinámica, pues mide la tasa de crecimiento de la raíz con respecto a la tasa de crecimiento del vástago.

Los resultados de esta tesis muestran que la especie menos rara, *N. mezcalaensis*, obtuvo los valores más altos de R/V y de K bajo condiciones controladas, principalmente al ser expuesta a una menor disponibilidad de agua. Esto indica un crecimiento más veloz y una mayor cantidad de recursos energéticos asignados al sistema radicular en comparación con *N. macrocephala*, lo que le daría una ventaja a *N. mezcalaensis* durante la fase de crecimiento temprano. Aunque el valor de R/V fue siempre mayor en *N. mezcalaensis* que en *N. macrocephala*, es importante hacer notar que en ningún caso fue mayor de uno, lo que significa que las plántulas de las dos especies estudiadas asignaron siempre una mayor

cantidad de recursos al crecimiento de la parte fotosintética que a la raíz, lo cual nos habla de una cierta rigidez ontogenética en cuanto a este parámetro.

Thaler y Pages (1999) mencionan que las limitaciones en el ambiente físico pueden reducir directamente la elongación de las células radiculares y/o su división dentro del meristemo o eje de crecimiento principal. Hussain *et al.* (2000) por su parte, sostienen que en muchas especies vegetales las raíces que se encuentran en suelo compacto acumulan etileno y ácido abscísico, lo que disminuye la conductancia de los estomas y por ende el crecimiento radicular y vegetativo. Por otro lado, las variables R/V y K no son las únicas medidas de interés en este contexto. Por ejemplo, Poot y Lambers (2003) señalan que la longitud total de la raíz es un “mejor” indicador que la masa radicular absoluta para reflejar el volumen de suelo explorado y, por lo tanto, la capacidad de las raíces para absorber nutrientes y agua. Además, enfatizan la necesidad de explorar el uso de otras características radiculares, como la densidad o el diámetro, para comprender mejor la dinámica de las diferentes fases de crecimiento.

La adición de nutrientes no tuvo efectos significativos por sí misma sobre ninguna de las variables de crecimiento analizadas, y en ninguna de las dos especies, aunque sí mostró cierta relevancia en combinación con los demás factores experimentales. Como lo señalan Bewley y Black (1994), los nitratos o los iones de amonio, en interacción con la luz y temperatura podrían estimular en un momento dado la germinación y el posterior establecimiento de la plántula.

La respuesta limitada de las plantas ante condiciones de mayor o menor disponibilidad de nutrientes es frecuente en especies que han evolucionado en ambientes estresantes (Grime, 1991; Grime y Campbell, 1991; Valverde *et al.*, 1997; Ruedas *et al.*, 2000; Piña, 2003), como es el caso de las dos especies de *Neobuxbaumia* estudiadas. De hecho, ambas especies

presentan tasas de crecimiento relativo muy bajas, comparadas con otras especies de ambientes menos estresantes, como los tropicales (Oyama y Dirzo, 1988). Esta característica la comparten con otras cactáceas, que también presentan tasas bajas de crecimiento (Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Valverde *et al.*, 2004). Ejemplos de ello son *Neobuxbaumia tetetzo*, *Mammillaria magnimamma*, *Pachycereus hollianus*, *Stenocereus thurberi* y *Lophocereus schotii* (Parker, 1988; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998; Ruedas *et al.*, 2000).

#### **4.2 Supervivencia de plántulas en condiciones naturales**

Después de la dispersión de semillas, la heterogeneidad ambiental determina que las plántulas sobrevivan mejor en ciertos micrositios que en otros, de tal manera que se da una cierta “selección de hábitat” (sensu Harper, 1977 citado por Godínez-Álvarez *et al.*, 1999) que determina el patrón de distribución de las plántulas, los juveniles y los adultos en el paisaje. Los diferentes tipos de parches o micrositios difieren en su disponibilidad de recursos, principalmente de luz, nutrientes y agua, así como en la abundancia de depredadores, patógenos y competidores. Este hecho se traduce en una supervivencia diferencial de semillas, así como en la germinación y establecimiento diferencial de plántulas (Schupp, 1995). Esto es particularmente cierto en los desiertos y semi-desiertos, en donde la diferencia en las condiciones abióticas de diferentes micrositios (por ejemplo, a cielo abierto o bajo la sombra de arbustos o rocas) es extremadamente marcada (Franco y Nobel, 1989; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). De aquí la importancia del fenómeno de nodricismo (Turner *et al.*, 1969; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998; Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

Como ya se comentó, las plántulas de muchas cactáceas se establecen preferentemente bajo la sombra de árboles o arbustos, donde las condiciones ambientales en términos de humedad y temperatura son más favorables y donde también la mortalidad por depredación disminuye (Franco y Nobel, 1989; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Ruedas, 2003). Sin embargo, estas condiciones también disminuyen la radiación fotosintéticamente activa (PAR) disponible para la fotosíntesis de las plántulas (Franco y Nobel, 1989), lo que seguramente se traduce en tasas reducidas de crecimiento en condiciones naturales.

Schupp (1995) señala que en algunas especies existen "conflictos" ecológicos relacionados principalmente con la sobrevivencia y el crecimiento durante los diferentes estadios del ciclo de vida de las plantas, específicamente entre las fases más críticas que son la germinación, el establecimiento y el crecimiento temprano de plántulas. En este sentido, es común que en algunas especies las condiciones necesarias para la germinación son muy diferentes de las que las plántulas requieren para su crecimiento posterior. Estos conflictos tienen un gran impacto sobre el éxito del reclutamiento y sobre el patrón espacial del mismo. Sin embargo, en muchas plantas de zonas áridas tanto la germinación como el establecimiento de plántulas se ven favorecidos por el nodricismo (Steenbergh y Lowe, 1969; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Ruedas, 2003; Piña, 2003), lo cual parece ser el caso en las dos especies de *Neobuxbaumia* estudiadas. Así, aparentemente no existe un conflicto semilla-plántula en este caso.

Al analizar la sobrevivencia de plántulas de las dos especies estudiadas a los 28 y 299 días del transplante, resalta el hecho de que a lo largo del experimento *N. mezcalaensis*, la especie más común, obtuvo siempre los porcentajes más altos de sobrevivencia en los tres micrositios y se vió favorecida en mayor medida cuando las plántulas permanecieron bajo la

sombra de arbustos de *Castela tortuosa*, que brinda una sombra cerrada. La sombra de *C. tortuosa* promueve la supervivencia de las plántulas porque ofrece condiciones de mayor disponibilidad de humedad y protege contra las variaciones de temperatura durante el día y la noche, las cuales resultan favorables para su establecimiento y crecimiento. Se pudo observar en este experimento que en dos de las cuatro repeticiones llevadas a cabo en sitios sin sombra, todas las plántulas de *N. mezcalaensis* sobrevivieron durante los nueve meses que duró el experimento (299 días) y éstas se encontraron siempre robustas y fuertes. Esto hace pensar que *N. mezcalaensis* posee mecanismos que le permiten evitar la desecación y optimizar al máximo la captura de agua por medio de sus raíces y estomas, a diferencia de *N. macrocephala*, en la que la supervivencia nunca fue tal alta en condiciones de total exposición a la radiación solar. De hecho, en condiciones naturales es común observar plántulas pequeñas de *N. mezcalaensis* al descubierto establecidas sin la protección de una nodriza (Valverde, T., comunicación personal), mientras que las plántulas de *N. macrocephala* invariablemente se encuentran bajo la sombra de arbustos que brindan una sombra cerrada, tales como, *Calliandra sp.*, *Aeschynomene sp.* y *Lippia graveolens* (Esparza-Olguín, 1998; Ruedas, 2003).

En este sentido, cabe recordar el hecho de que las semillas de *N. mezcalaensis* (6 mg) son bastante más grandes que las semillas de *N. macrocephala* (0.9 mg) y que además, las primeras requieren para germinar de condiciones ambientales relativamente más específicas en términos de humedad y radiación lumínica lo cual podría llevar a que *N. mezcalaensis* tuviera una germinación más exitosa al estar coordinada con condiciones favorables para el establecimiento de las plántulas (Ramírez, 2003). *N. mezcalaensis* presenta porcentajes de germinación más altos que los de *N. macrocephala* (Ramírez, 2003), generando plántulas más grandes, con sistemas radiculares más extensos y profundos. Por su parte, *N. macrocephala*

produce siempre plántulas más pequeñas y presenta porcentajes de germinación y supervivencia de plántulas más bajos que *N. mezcalaensis*.

Es importante mencionar que los tratamientos que pretendieron evaluar la sobrevivencia de las plántulas bajo los tres distintos micrositios o microambientes no resultaron significativos, hecho que contrasta con lo que se esperaba obtener de acuerdo a las observaciones de campo que se comentan en el párrafo anterior. La explicación para este resultado parece estar en el hecho de que el año de estudio (2003-2004) fue particularmente favorable en cuanto a la disponibilidad de agua, por lo que los resultados obtenidos son válidos solamente en este contexto. Sin embargo, se puede observar una tendencia general hacia una mayor sobrevivencia de plántulas de ambas especies en sitios más protegidos.

Las curvas de sobrevivencia analizadas mediante la prueba estadística de Peto y Peto sugieren que las dos especies estudiadas difieren en cuanto a la dinámica general de mortalidad que se presenta durante esta etapa del ciclo de vida. En general, se observó una mayor mortalidad de plántulas de *N. macrocephala* principalmente durante los primeros meses después del transplante al campo, hecho particularmente notable en los sitios expuestos. Sin embargo, las curvas de sobrevivencia de esta especie en los tres micrositios evaluados fueron estadísticamente similares durante el experimento lo que significa que las plántulas de *N. macrocephala* son presumiblemente más sensibles a los cambios ambientales en comparación con las de *N. mezcalaensis*, como ya se comentó con anterioridad.

### 4.3 Ideas sobre la rareza diferencial de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala*

La historia de vida de una especie, que incluye sus rasgos ecológicos relacionados principalmente con el crecimiento y reproducción, así como con las interacciones bióticas y abióticas que ésta establece con el medio ambiente, pueden tener relación con su nivel de rareza (Bevill *et al.*, 1999; Edwards *et al.*, 2000). Es por esto que es muy importante abordar el estudio de la reproducción y el crecimiento de especies con diferentes niveles de rareza, con la finalidad de aportar información que nos permita comprender a la rareza como fenómeno biológico y, a su vez, coadyuvar a la conservación y el manejo de especies raras (Murray *et al.*, 2002).

Sería equivocado pensar que existe sólo una causa que determine la rareza de los organismos. Más bien se sabe que ésta se encuentra influenciada por múltiples factores que actúan de forma distinta a través del tiempo (Gastón, 1994; Schemske *et al.*, 1994). Por lo mismo, el fenómeno de la rareza se presenta en la mayoría de las familias vegetales y geográficamente se encuentra distribuido en todos los continentes. Sin embargo, algunas familias poseen más especies raras que otras, lo que tal vez está relacionado con el número de especies que posee cada una de ellas. Algunos ejemplos de familias con alta incidencia de especies raras son la Cactaceae, Pinaceae, Orchidaceae, Crassulaceae y Liliaceae, entre otras (Edwards *et al.*, 2000). Entre las cactáceas, son frecuentes las especies microendémicas y con abundancias muy limitadas. Las dos especies de *Neobuxbaumia* estudiadas, *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala*, coinciden en su distribución en la región de Tehuacán, en donde se presenta el mayor centro de diversificación de cactáceas columnares en el mundo (Arias-Montes, 1997; Valiente-Banuet *et al.*, 2000; Dávila *et al.*, 2002). Sin embargo, la diferencia en su nivel de rareza (geográfica y demográfica) es muy marcada.

El papel de la textura del suelo se considera fundamental en la “preferencia” que pueden mostrar algunas cactáceas para distribuirse en tipos particulares (Parker, 1991) ya que su composición afecta el comportamiento de otras propiedades edáficas, como la porosidad, aireación, la retención y el movimiento del agua así como la susceptibilidad a la erosión (Ruedas, 2003). Por una parte *N. macrocephala* habita en sitios con niveles de precipitación intermedios (530 a 650 mm anuales) y en suelos principalmente calcáreos, con un elevado porcentaje de arcilla (35 a 60%) y valores intermedios de materia orgánica (2 a 10 %) (Cuadro 2) en comparación con otros sitios de la región de Tehuacán-Cuicatlán (Ruedas, 2003). *N. mezcalaensis*, por su parte, tiende a presentarse en sitios donde la aridez es menos severa gracias a los mayores niveles de precipitación (450 a 750 mm anuales) y en suelos más arenosos y con porcentajes relativamente altos de materia orgánica (5 a 20 %) (Cuadro 2), lo que favorece una mayor retención de humedad y un mayor intercambio catiónico. La alta especificidad de hábitat que presenta *N. macrocephala* con relación a las características edáficas de los sitios donde se presenta (Ruedas, 2003), puede estar relacionada con sus requerimientos y tolerancias específicas durante la fase de plántula lo que determina tanto su presencia como su abundancia. Se ha propuesto que en hábitats más comunes, las plantas edáficamente endémicas podrían estar en desventaja debido al alto costo que implica el mantener estas adaptaciones tan específicas a su propio ambiente (Poot y Lambers, 2003).

Cuadro 2. Composición porcentual de los suelos de tres localidades donde habitan cada una de las dos especies de *Neobuxbaumia* estudiadas.

| Suelo de la localidad  | % de arena | % de limo | % de arcilla |
|------------------------|------------|-----------|--------------|
| <i>N. mezcalaensis</i> | 14.72      | 33.04     | 52.02        |
| <i>N. macrocephala</i> | 13.2       | 27.9      | 58.9         |

Es importante mencionar que las características reproductivas de ambas especies podrían tener relación con su nivel de rareza (Esparza-Olguín y Valverde, 2003). Se sabe que ambas especies presentan un patrón reproductivo estacional y relativamente sincrónico (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Esparza-Olguín y Valverde, 2003), aunque hay un ligero desfase en la fenología de ambas especies. Sin embargo, hay años en los que la reproducción de *N. mezcalaensis* es masiva, mientras que *N. macrocephala* es muy constante en la cantidad de frutos y semillas que produce año con año. Esto podría dar lugar a eventos de establecimiento masivo en *N. mezcalaensis*, lo que podría explicar su mayor abundancia.

En términos del crecimiento temprano y de la sobrevivencia de plántulas en condiciones naturales de las dos especies estudiadas, es posible suponer que las diferencias en el tamaño de las semillas de ambas especies pueda tener un efecto muy marcado en el éxito relativo en fases posteriores. Aunque *N. macrocephala* presente mayores tasas de crecimiento relativo, es claro que desde las primeras etapas presenta una mayor vulnerabilidad, al tener plántulas más pequeñas en las fases inmediatamente posteriores a la germinación. De hecho, la mortalidad de *N. macrocephala* en el campo estuvo asociada al menor tamaño de sus plántulas, lo cual era evidente a simple vista, como ya se comentó en párrafos anteriores. Por otro lado, el hecho de que las plántulas de *N. mezcalaensis* tuvieran un mayor valor de R/V en los resultados del experimento de invernadero podría indicar que éstas son capaces de soportar en mayor grado la sequía impuesta por el ambiente, asignando una mayor cantidad de recursos a las raíces y con esto asegurando la captura de agua para almacenarla en sus tallos durante la temporada de sequía. Esto seguramente se traduce en una mayor sobrevivencia de las plántulas y en un alto reclutamiento de individuos juveniles y, por ende, en una buena regeneración de sus poblaciones naturales.

Los resultados de esta tesis refuerzan la idea de que las diferencias en el nivel de rareza de estas dos especies tienen su origen en múltiples causas, entre las que se encuentran sus características de crecimiento durante las fases tempranas del ciclo de vida. Sin embargo, seguramente otras características entran en juego en otras etapas del ciclo de vida, como los eventos que ocurren durante la reproducción y la importancia de las condiciones edáficas que son determinantes durante la germinación, el establecimiento y la sobrevivencia de plántulas, al afectar directamente la disponibilidad de agua a diferentes profundidades en el sustrato (Nobel, 1989; Tan, 1994; Ruedas, 2003).

#### **4.4 Consideraciones sobre la conservación de especies raras**

Es importante señalar que aunque el concepto de endemismo está estrechamente relacionado con el de rareza, éstos dos no son iguales. Una especie se considera endémica de un área si se distribuye sólo ahí y en ningún otro lugar del mundo. Sin embargo, a pesar de ser endémicas de una región particular, su área total de distribución y su abundancia pueden ser mayores que aquellas especies no consideradas endémicas (Gastón, 1994). En este sentido Kruckeberg y Rabinowitz (1985) señalan que el concepto de endemismo local es tal vez el que se ajusta mejor a la noción coloquial de rareza. El reconocer este tipo de limitaciones y consideraciones con respecto a diversos conceptos biológicos es de vital importancia para implementar programas de manejo y conservación, ya que las especies raras requieren de consideraciones genéticas y demográficas específicas con el fin de desarrollar criterios realistas y eficientes en su manejo (Schemske *et al.*, 1994). Por lo que se refiere al estudio de especies raras, Schemske y colaboradores (1994) recomiendan identificar las etapas del ciclo de vida que afectan críticamente el crecimiento poblacional, para lo cual sugieren implementar censos demográficos completos con el objeto de monitorear estas poblaciones y con esto conocer su

comportamiento a través del tiempo. Estos autores reconocen, además, que el objetivo más complejo y crucial relacionado con la conservación de especies de plantas raras es el diseño, manejo y reintroducción de individuos para crear nuevas poblaciones, así como la coordinación y cooperación entre distintas agencias gubernamentales y no gubernamentales para llevar a cabo diversas actividades de conservación (Schemske *et al.*, 1994). Es necesario también el uso de técnicas genéticas y demográficas que permitan estimar el tamaño mínimo de las poblaciones para que sean viables y el área mínima necesaria para mantenerlas, así como evaluar el efecto de la deriva génica y la endogamia sobre las especies raras (Primarck, 1993).

Por último, es importante evaluar la acción continua de los eventos estocásticos del ambiente sobre los individuos y las poblaciones, no sólo con el fin de reconocer la dificultad de medir y plasmar estos efectos en términos numéricos, sino también porque estas fuerzas afectan de manera importante la dinámica poblacional de las especies raras. Esto hace que las actividades de conservación, tanto *ex situ* como *in situ*, sean de carácter prioritario (Guerrant, 1992), así como también el compromiso por parte de la sociedad y las instituciones gubernamentales y ONGs para organizarse y participar en esta conservación integral.

Como se dijo antes, se han hecho estudios sobre la demografía y genética de poblaciones de estas dos especies de *Neobuxbaumia* (Esparza-Olguín, en preparación), sobre su distribución y abundancia (Ruedas, 2003), así como sobre sus características germinativas (Ramírez, 2003) y su fenología reproductiva (Esparza-Olguín y Valverde, 2003). Los resultados de esta tesis, junto con los de estos estudios, enfatizan la necesidad de conservar los ecosistemas en los que se distribuyen estas especies, sobre todo en el caso de aquellas que se encuentran altamente restringidas en su distribución, como es *N. macrocephala*, pues la distribución de su hábitat en la región de Tehuacán implicaría la desaparición de su única área

de distribución y, por lo tanto, la extinción de la especie a nivel global. Es por esta razón que el estudio de las especies raras debe continuarse en el contexto de la biología de la conservación, para ayudarnos a entender la rareza como fenómeno biológico y simultáneamente ofrecer lineamientos para la conservación de las especies raras.

## Capítulo 5. Conclusiones

1.- La producción de biomasa seca de las plántulas de *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis* fue similar al cabo de seis meses en condiciones controladas: ésta aumentó al aumentar la radiación lumínica y la frecuencia de riego.

2.- *Neobuxbaumia macrocephala*, la especie más rara, presentó los valores más altos para la tasa relativa de crecimiento (TRC), principalmente cuando las plántulas se expusieron a un 100% de radiación lumínica y a un riego frecuente.

3.- El cociente R/V varió con respecto a la frecuencia de riego. *N. mezcalaensis*, la especie menos rara, obtuvo el valor más alto cuando las plántulas se sometieron a un riego esporádico (sequía).

4.- El valor de K también resultó mayor en *N. mezcalaensis*, lo que implica que en esta especie la raíz crece más rápido que la parte aérea en comparación con lo que ocurre en *N. macrocephala*.

5.- En el año de estudio, la sobrevivencia final de plántulas de *N. mezcalaensis* fue mayor que la de *N. macrocephala* tanto a los 28 como a los 299 días del transplante al campo (julio 2003 y marzo 2004).

6.- Los tratamientos de diferentes niveles de sombra a los que se sometieron a las plántulas de *Neobuxbaumia* en condiciones naturales no afectaron de manera significativa su sobrevivencia a lo largo del periodo experimental en ninguna de las dos especies, aunque se observó una tendencia hacia una mayor sobrevivencia en ambientes más sombreados en ambas especies.

7.- Las curvas de sobrevivencia a través del tiempo difirieron entre las dos especies de *Neobuxbaumia*. En general, *N. macrocephala* tuvo una menor sobrevivencia y una mortalidad más pronunciada al inicio del experimento en comparación con *N. mezcalaensis*.

8.- Las curvas de sobrevivencia de *N. mezcalaensis* fueron estadísticamente diferentes en el sitio con sombra cerrada (bajo *C. tortuosa*) en comparación con el sitio expuesto. La mortalidad de plántulas de esta especie fue menor en el primer micrositio, lo que habla de una preferencia por parte de las plántulas hacia sitios más protegidos.

## Literatura citada

- Alberts, B. 1999. **Biología molecular de la célula**. Ed. Omega, Barcelona, España.
- Aguilar, G. y M. C. Mandujano. (en preparación). **El peso, la edad y el origen de la semilla en el potencial germinativo de *Opuntia rastrera* Weber. (Cactaceae) en condiciones controladas.**
- Angevine, M. W. y B. F. Chabot. 1979. Seed germination syndromes in higher plants. En: Solbrig, V. T., Jain, S., Johnson, B. y Raven, P. (eds.) **Topics in plant population biology**. Columbia University Press, Nueva York, E.U.A., pp. 188-206.
- Arias-Montes, S. 1993. Cactáceas: Conservación y diversidad en México. En: Gío, A. R. y López, O. E. (eds.) **Diversidad Biológica en México. Volumen especial de la Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural**. CONABIO, México, pp. 109-115.
- Arias-Montes, S. 1997. Distribución general. En: **Suculentas mexicanas: Cactáceas**. CVS, CONABIO, SEMARNAP-PROFEPA y UNAM, México.
- Arias-Montes, S., S. Gama-López y L. U. Guzmán. 1997. **Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss.** Instituto de Biología, U.N.A.M.
- Arias, A. A., T. Valverde y J. Reyes. 2001. **Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla**. 1ª. ed. Instituto Nacional de Ecología- SEMARNAT y UNAM. México.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). 2000. **Regiones terrestres prioritarias de México**. Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Ayala, G., L. López-Mata, T. Terrazas y C. Trejo. (en preparación). **Germinación de la semilla de *Stenocereus beneckeii* y la relación con su peso.**
- Azcón, C. y J. Barea. 1980. Micorrizas. *Investigación y Ciencia*, 27:37-46.

- Bazzaz, F. A. y J. L. Harper. 1977. Demographic analysis of the growth of *Linus usitatissimum*. *New Phytology*, **78**: 193-207.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1990. **Ecology: Individuals, Populations and Communities**. 2a. ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, G. B.
- Bevill, R. L. y M. Louda. 1999. Comparisons of related rare and common species in the study of plant rarity. *Conservation Biology*, **13**: 493-498.
- Bewley, J. D y M. Black. 1994. **Seeds: Physiology of development and germination**. Plenum Press, Nueva York, E.U.A.
- Bidwell, R. G. S. 1979. **Plant Physiology**. Macmillan Publishing Cop., Inc, Nueva York, E.U.A.
- Bravo-Hollis, H. 1978. **Las Cactáceas de México**. Vol.1. U.N.A.M., México.
- Crawley, M. 1996. **Plant Ecology**. Blackwell Science, Oxford, G. B.
- Dávila, P., M. C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J. L. Villaseñor, A. Casas y R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacan-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, **11**: 421-442.
- Devlin, R. M. 1982. **Fisiología vegetal**. Omega, Barcelona, España.
- Edwards, W. y M. Westoby. 2000. Families with highest proportions of rare species are not consistent between floras. *Journal of Biogeography*, **27**: 733-740.
- Esparza-Olguín, L. (en preparación). **Estudio comparativo de la demografía y estructura genética de tres especies de *Neobuxbaumia* (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza**. Tesis Doctoral. Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Esparza-Olguín, L. 1998. **Estudio poblacional de *Neobuxbaumia macrocephala*: análisis matricial**. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.

- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Biological Conservation*, **103**: 349-359.
- Esparza-Olguín, L. y T. Valverde. 2003. Estudio comparativo de la fenología de tres especies de *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, **3**: 68-83.
- Evans, G. C. 1972. **The quantitative analysis of plant growth**. Blackwell Scientific Publications, Oxford, G. B.
- Falk, D. A. 1992. From Conservation Biology to Conservation Practice: Strategies for Protecting Plant Diversity. En: Fiedler, P. L. y Jain, S. K. (eds.) **Conservation Biology: The theory and practice of nature conservation preservation and management**. Chapman & Hall, Londres, pp. 397-427.
- Fenner, M. 1985. **Seed ecology**. Chapman & Hall, Londres, G.B.
- Fiedler, P. L. 1986. Concepts of rarity in vascular plant species, with special reference to the genus *Calochortus* Pursh. (Liliaceae). *Taxón*, **35**: 502-518.
- Fiedler, P. L. y J. J. Ahouse. 1992. Hierarchies of cause: toward an understanding of rarity in vascular plant species. En: Fiedler, P. C. y Jain, S. K. (eds.) **Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management**. Chapman & Hall, Londres, G. B., pp. 23- 47.
- Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants and the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, **77**: 870-886.
- Frazer, J. M. y S. D. Davis. 1988. Differential survival of chaparral seedlings during the first summer drought alter wildfire. *Oecología*, **76**: 215-221.
- Guerrant, E. 1992. Genetic and demographic considerations in the sampling and reintroduction of rare plants. En: Fiedler, L. P. y Jain, S. K. (eds.) **Conservation biology: the theory and practice of natural conservation, preservation and management**. Chapman & Hall, Londres, G. B., pp. 321-344.

- Gaston, J.K. 1994. **Rarity**. Chapman & Hall, Londres, G. B.
- Grime, J. P. 1982. **Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación**. Limusa, México.
- Grime, J. P. y B. D. Campbell. 1991. Growth rate, habitat productivity, and plant strategy as predictors of stress response. En: Mooney, H. A., Winner, W. E. y Pell, E. J. (eds.) **Response of plants to multiple stresses**. Academic Press, Londres, G.B., pp. 143-157.
- Godínez-Álvarez, H. O. 1991. **Propagación de cactáceas por semilla: una experiencia para su cultivo y conservación**. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Godínez-Álvarez, H. O. y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacán Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments*, **39**: 21-31.
- Godínez-Álvarez, H. O., A. Valiente-Banuet y L. Valiente-Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, México. *Canadian Journal of Botany*, **77**: 203-208.
- Godínez-Álvarez, H. O., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*, **69**: 173-203.
- Harley, J. L. y S. E. Smith. 1983. **Mycorrhizal Symbiosis**. Academic Press, Londres, G. B.
- Harper, J. L. 1977. **Population Biology of Plants**. Academic Press, Nueva York, E.U.A.
- Hernández, H. M. y H. Godínez-Álvarez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*, **26**: 33-52.
- Herrera, T. y M. Ulloa. 1990. **El reino de los hongos**. Micología básica y aplicada. U.N.A.M. y el F.C.E., México.
- Hunt, R. 1978. **Plant Growth Analysis**. Studies in Biology No.96. Edward Arnold, Londres, G. B.

- Hussain, A., C. R. Black., I. B. Taylor y J. A. Roberts. 2000. Does an antagonistic relationship between ABA and ethylene mediate shoot growth when tomatoe (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants encounter compacted soil? *Plant, Cell and Environment*, **23**: 1217-1226.
- Iriarte, M. S. 1987. **Análisis del crecimiento y la plasticidad fenotípica de plántulas de tres especies arbóreas de una selva alta perennifolia.** Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Jiménez, V. 2003. **Dinámica poblacional de *Acacia bilimekii* Macbr. (Mimosoideae) en Zapotitlán Salinas, Puebla.** Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Jordan, P. y P. Nobel. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology*, **62**: 901-906.
- Krebs, J. C. 1994. **Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance.** Addison-Wesley Educational Publisher. Inc., E.U.A., pp. 573.
- Kruckeberg, A.R. y D. Rabinowitz. 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, **16**: 447-479.
- Landweber, L. F. y A. P. Dobson. 1999. **Genetics and the extinction of species.** Princeton University Press, Nueva Jersey, E.U.A.
- Larcher, W. 1995. **Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups.** Nueva York, E.U.A.
- Morse, L. E. 1996. Plant Rarity and Endangement in North America. En: Falk, D. A., Millar, C.I. y Olwell (eds.) **Restoring diversity. Strategies for reintroduction of endangered plants.** Island Press, Washington, D.C, E.U.A., pp. 7-21.
- Murray, B. R., P. H. Thrall, A. M. Gill y A. B. Nicotra. 2002. How plant life-history and ecological traits relate to species rarity and commonness at varying spatial scales. *Austral Ecology*, **27**: 291-310.

- Norma Oficial Mexicana. 2001. Norma oficial que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas, en peligro de extinción, amenazadas, raras y sujetas a protección especial (NOM-059-SEMARNAT-2001).
- Nobel, P. S. 1989. Temperature, water availability, and nutrient levels at various soil depths- consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. *American Journal of Botany*, **76**: 1486-1492.
- Oyama, K. y R. Dirzo. 1988. Biomass allocation in the dioecious tropical palm *Chamaedorea tepejilote* and its life history consequences. *Plant Species Biology*, **3**: 27-33.
- Parker, K.C. 1988. Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in southern Arizona. *Botanical Gazette*, **149**: 335-346.
- Parker, K.C. 1991. Topography, substrate, and vegetation patterns in the northern Sonoran Desert. *Journal of Biogeography*, **18**: 151-163.
- Piña, P. P. 2003. **Propagación de *Echeveria laui* Moran&Meyran (Crassulaceae) con fines de conservación y reintroducción.** Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Poot, P y H. Lambers. 2003. Are trade-offs in allocation pattern and root morphology related to species abundance? A congeneric comparison between rare and common species in the south-western Australian flora. *Journal of Ecology*, **91**: 58-67.
- Primack, R. B. 1993. **Essentials of Conservation Biology.** Sinauer Associates, Inc, Massachusetts, E.U.A.
- Prober, S. M. y M. P. Austin. 1990. Habitat peculiarity as a cause of rarity in *Eucalyptus paliformis*. *Australian Journal of Ecology*. **16**:189-205.
- Pyke, D. A. y J. N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology*, **67**: 240-245.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. En: Syngé, H. (ed.) **The biological aspects of rare plant conservation.** John Wiley & Sons Ltd.

- Rabinowitz, D., S. Cairns y T. Dillon. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. En: **Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity**, pp 182-204.
- Ramírez, C. A. 2003. **Estudio comparativo de la germinación de tres especies de *Neobuxbaumia* (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza**. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Richards, M. B., P. L. Groom y B. B. Lamont. 1997. A trade-off between fecundity and drought susceptibility in adults and seedlings of *Hakea* species as influenced by leaf morphology. *Australian Journal of Botany*, **45**: 301-309.
- Rincón, E. y P. Huante. 1989. Nutrición mineral. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana*, **49**: 7-17.
- Root, K. V. 1998. Evaluating the effects of habitat quality, connectivity, and catastrophes of a threatened species. *Ecological Applications*, **8**: 854-865.
- Ruedas, M. M. 1999. **Germinación y crecimiento temprano de *Mammillaria magnimamma***. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Ruedas, M., T. Valverde y S. Castillo. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **66**: 25-35.
- Ruedas, M. M. 2003. **Análisis de la abundancia y distribución de tres especies del género *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza**. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Rzedowski, J. 1978. **Vegetación de México**. Limusa, México.
- Salisbury, J. y C. Ross. 1992. **Fisiología vegetal**. Iberoamericana, México.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, **82**: 399-409.

- Schemske, D., B. Husband, M. H. Ruckelshaus, C. Goodwillie, I. M. Parker y J. Bishop. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, **75**:584-606.
- Soulé, M. E. 1986. Patterns of diversity and rarity: their implications for conservation. En: Soulé, M.E. (ed.) **Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity**. Sinauer Associates, Sunderland, U.S.A. pp. 111-124.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at saguaro National Monument, Arizona. *Ecology*, **50**: 825-834.
- Tan, K. H. 1994. **Environmental soil science**. Marcel Dekker, Nueva York, E.U.A.
- Taiz, L. y E. Zeiger. 1991. **Plant Physiology**. The Benjamin / Cummings Publishing Company. Inc, California, E.U.A.
- Thaler, P. y L. Pages. 1999. Why are laterals less affected than main axes by homogeneous unfavourable physical conditions? A model-based hypothesis. *Plant and Soil*, **217**:151-157.
- Turner, R., S. Alcorn y G. Olin. 1969. Mortality of transplanted saguaro seedlings. *Ecology*, **50**: 835-844.
- Valiente- Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology*, **79**: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, M. C. Arizmendi y P. Dávila. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central México. *American Journal of Botany*, **84**: 452-455.
- Valverde, T., I. Pisanty y E. Rincón. 1997. Growth response of six tropical dune plant species to different nutrient regimes. *Journal of Coastal Research*, **13**: 497-505.
- Valverde, T., S. Quijas, M. López-Villavicencio y S. Castillo. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology*, **170**: 167-184.

Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco. 1984. Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva tropical. *Ciencias*, **35**:191-201.

Villaseñor, J.L., P. Dávila y F. Chiang. 1991. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **50**:135-149.

Zar, J. H. 1996. **Biostatistical analysis**. Prentice Hall, Nueva Jersey, E.U.A.

**Apéndice I. Variables que se pueden obtener a partir del análisis de crecimiento clásico y funcional.**

a) **Peso seco:** Se calcula por separado para hojas, tallos y raíces. Los valores de la materia seca se obtienen pesando el material vegetal seco o materia orgánica libre de ceniza. Para obtener el peso bruto, se tiene entonces que sustraer el peso de dicha ceniza. A partir de esta variable obtenida por planta en cada cosecha realizada se pueden calcular muchas de las variables que se describen a continuación.

b) **Tasa relativa de crecimiento (TRC, RGR por sus siglas en inglés):** Es una medida utilizada para medir cuantitativamente el crecimiento y expresa el incremento de biomasa seca por unidad de tiempo y por unidad de biomasa presente al inicio del periodo experimental. Esta variable representa la eficiencia de la planta como productora de biomasa nueva y da una medida de la “economía” de la planta. Se calcula como :

$$\text{TRC} = (\ln W_2 - \ln W_1) / T_2 - T_1$$

donde  $W_2$  representa la biomasa seca final,  $W_1$  corresponde a la biomasa seca inicial y T se refiere al tiempo (en días o semanas). Las unidades en las que se expresa esta variable son g/g/día ó g/g/semana.

c) **Tasa de asimilación neta (TAN, NAR por sus siglas en inglés):** Esta variable es una medida de la eficiencia de las hojas para asimilar carbono y representa una expresión burda de la relación fotosíntesis-respiración. Indica el incremento en el peso seco foliar con respecto al área total de asimilación de la planta en un periodo de tiempo determinado y se calcula como:

$$TAN = 1/A * dW/dT$$

donde A es el área foliar total de la planta y W es su peso seco total. Las unidades en las que se expresa esta variable son g/m<sup>2</sup>/semana ó g/cm<sup>2</sup>/día.

d) **Tasa de área foliar (TAF, LAR por sus siglas en inglés):** Esta variable indica qué tan densos son los tejidos vegetales, en particular las hojas, lo cual es otro indicador de la eficiencia de producción de las plantas. Es una medida de la ganancia de biomasa seca por unidad de área foliar y puede ser uno de los índices más significativos del crecimiento. Esta variable se define como el índice de área foliar total con respecto al peso seco total de la planta, y se calcula como:

$$TAF = A/W$$

donde A es el área foliar total y W es peso seco total de la planta.

e) **Área foliar específica (AFE, SLA por sus siglas en inglés):** Esta variable es muy similar a la tasa de área foliar y se deriva de ésta. Ambas miden la densidad de los tejidos fotosintéticamente activos, solo que AFE es una medida relativa; es decir, dependiente del área y el peso seco de cada hoja. Se calcula como:

$$\text{AFE: } A / W_h$$

donde A es el área foliar total y  $W_h$  es peso seco total de las hojas.

f) **Índice de área foliar (IAF, LAI por sus siglas en inglés):** Es una variable diseñada exclusivamente para el estudio del crecimiento de una población y se define como el total del área foliar o fotosintética por unidad de área del suelo y debido a que es un índice no lleva unidades. Se expresa como:

$$\text{LAI} = A/P$$

donde A es el área foliar por encima del área del suelo y P el área del suelo.

d) **Cociente R/V (R/S por sus siglas en inglés):** Esta variable mide la proporción de la biomasa total de la planta que corresponde a raíz (R) con respecto a la proporción asignada a la parte aérea ó vástago (V), su importancia radica en que evalúa el patrón de asignación de biomasa de la planta y se calcula como:

$$\text{R/V} = W_r / W_a$$

donde  $W_r$  es el peso seco de las raíces y  $W_a$  es el de la parte aérea (hojas y tallos). Cuando éste índice es mayor de 1, se puede concluir que existe una mayor asignación de biomasa a la raíz, en comparación con la asignada al vástago ó brote aéreo.

e) **Variable K:** Ésta indica a qué velocidad creció la raíz con relación a la velocidad con la que creció la parte aérea y puede ser calculada como:

$$K = \text{TRC raíz} / \text{TRC vástago}$$

donde TRC representa la tasa relativa de crecimiento, según se definió en el inciso b.

## **Apéndice II. Características generales de los diferentes metabolismos fotosintéticos.**

Se conocen tres tipos de metabolismos fotosintéticos en las plantas ( $C_3$ ,  $C_4$  y CAM) que difieren en cuanto a su capacidad fotosintética, su eficiencia por el uso de agua, y en su relación espacio-tiempo. El tipo de metabolismo determina la productividad de una especie y es un indicador del ambiente en el que se distribuye.

En el caso del metabolismo  $C_4$ , la apertura de los estomas que permite la absorción del  $CO_2$  se realiza durante el día, al igual que en las plantas  $C_3$ . Sin embargo, en las  $C_4$  el  $CO_2$  es bombeado eficientemente desde la superficie de la hoja hasta el sitio en el que se lleva a cabo su fijación definitiva gracias a su incorporación transitoria en una molécula de cuatro carbonos llamada fosfoenolpiruvato. Esta molécula puede entrar directamente al Ciclo de Calvin, cuyo producto final es la glucosa, además de almidones y pentosas. Este metabolismo es característico de muchos pastos tropicales que habitan en zonas de alta radiación lumínica, altas temperaturas y baja disponibilidad de humedad (Bidwell, 1979; Salisbury y Ross, 1992; Crawley, 1996).

En las plantas  $C_3$  la apertura de los estomas se da durante el día y la fijación inicial del  $CO_2$  se lleva a cabo a través de la enzima ribulosa bifosfato-carboxilasa (Rubisco), produciendo dos moléculas de tres carbonos llamadas 3-fosfoglicerato. Estas plantas presentan

un fenómeno conocido como fotorespiración, que consiste en que la Rubisco al presentar también afinidad hacia el oxígeno, provoca que esta molécula compita con el  $\text{CO}_2$  por el sitio activo de la enzima, lo cual hace a las plantas  $\text{C}_3$  poco eficientes a altas temperaturas donde la concentración de  $\text{CO}_2$  atmosférico es menor (Salisbury y Ross, 1992; Crawley, 1996). Este hecho, origina ciertas limitaciones en estas plantas e influye en la tasa fotosintética y, por ende, en la tasa de producción de biomasa. Las plantas  $\text{C}_4$  a altas temperaturas presentan tasas de producción dos o tres veces mayores que las plantas  $\text{C}_3$ .

El metabolismo CAM es característico de las plantas suculentas, las cuales transforman la luz solar en forma de uniones químicas de alta energía durante el día, pero es hasta la noche, cuando la temperatura es más baja, cuando llevan a cabo el intercambio gaseoso a través de la apertura de los estomas. La principal ventaja de este proceso es que el intercambio gaseoso se hace durante las horas del día en las que la temperatura es baja y el aire presenta una mayor concentración de humedad, disminuyendo así la pérdida de agua (Bravo-Hollis, 1978; Krebs, 1994, Crawley, 1996).