



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES “ZARAGOZA”

**“Relación suelo-planta de tres especies del género
Manfreda Salisb., (Agavaceae) en México”**

Tesis para obtener el título de:

B I Ó L O G O

P r e s e n t a :

Nadia Martínez Nava

Dirigida por: M. en C. Ramiro Ríos Gómez
Unidad de Investigación en Sistemática Vegetal y Suelo

México, D. F., 26 de mayo de 2009

Este trabajo fue financiado por DGAPA-PAPPIT, convenio IN 211103





Universidad Nacional
Autónoma de México



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

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
"ZARAGOZA"

"Relación suelo-planta de tres
especies del género *Manfreda* Salisb.,
(Agavaceae) en México"

Tesis para obtener el título de:

B I Ó L O G O

P r e s e n t a :

Nadia Martínez Nava

Dirigida por: M. en C. Ramiro Ríos Gómez

Unidad de Investigación en Sistemática Vegetal y Suelo

México, D. F., 26 de mayo de 2009

Este trabajo fue financiado por DGAPA-PAPPIT, convenio IN 211103



Agradecimientos

Al que permitió que existiera todo lo que hoy tenemos:

vida, esperanza, honestidad y sobre todo

AMOR

A mis padres por todo lo que me han enseñado,

Maria Cristina por su infinito amor y dedicación para conmigo

José Luis por enseñarme el valor que tiene cada cosa y el trabajo día a día

A mi hermana, Montserrat, ya que las diferencias entre las personas, nos enriquece.

A mi cuñado Jesús, por estar siempre con mi hermanita y ser la mejor persona que pudo encontrar

Eduardo por ser mi niño

A mi Pepe Nava, por enseñarme a ver la vida con optimismo siempre.

A las Familias Martínez, Padilla, Nava y Galicia, por su cariño,

en especial a las familias Padilla Mata y Nava Enriquez, pilares de mi desarrollo.

A los innumerables amigos, familias, Rojas López, Aguirre Hernández, Zarate Zarate y León Mondragón,

porque son extensión de mi familia.

Gracias

A las personas que me ayudaron en todo este recorrido, directa o indirectamente:

A María Magdalena, me enseñaste más
de lo que imaginaba aprender de la amistad.

A mis amigos de la carrera
Aníbal y Cristina, crecimos y seguimos haciéndolo.

A mis amigos dentro de la carrera,
Ezequiel, Camacho, Ismael, Juan y Daniel por la afinidad y compañerismo.

A mis amigos de siempre,
Perla, Paola y Gerardo, por todos los momentos en nuestras vidas.

Sofía y Ana, por la comprensión y paciencia.

A Janet porque devolvió la confianza de creer en las personas y por su aprecio.

Rafael, con más humor y desapego, la vida es sencilla

A Claudia por el tiempo, espacio y cariño del trabajo
en el laboratorio, maratónico y satisfactorio.

A mi amiga Jaka, por su inigualable comprensión,
complicidad sin olvidar todo el cariño que nos tenemos.

A O. por tu constancia e inmenso amor.

A Hugo Rocha Cárdenas y Gonzalo de Jesús Zapata Buenfil

Gracias

A la Universidad Nacional Autónoma de México,
por darnos la posibilidad de realizar la vida que deseamos llevar para una mejora
personal y nacional.

A la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza,
por ser mi segunda casa y darme las bases para ser la mejor
profesionista que pueda llegar a ser.

**A los formadores, maestros y amigos Q. F. B. Ma. Luz López, Dra. Alejandrina Avila, M. en C. Balbina Benítez, M
.en C. Carlos Castillejos, M. en C. Efraín Ángeles , M. en C. Eliseo Cantellano, Biol. Ma. de los Angeles Galvan, M.
en C. Faustino López Barrera por el aprecio, apoyo y porque todos los días se aprende algo nuevo.**

**Al laboratorio del Acelerador Van de Graaff 0.7 MV del Instituto de Física, UNAM, donde se efectuó el análisis por
PIXE.**

**Al Fís. Juan Carlos Pineda por la operación y mantenimiento del Van de Graaff de 0.7 MV. Al M en C. Juan Gabriel
Morales por la preparación de las muestras.**

Al Dr. Luís Rodríguez por la asesoría de los análisis PIXE.

Gracias

*"No existen suficientes experimentos que puedan
demostrar que tengo razón, pero basta uno
sólo para demostrar que estoy equivocado"*
Albert Einstein

*"La mayor sabiduría que existe
es conocerse a uno mismo"*
Galileo Galilei

*En memoria de
Eduardo Escaname
y
Socorro Vargas.*

ÍNDICE

	Págs
I. RESUMEN	1
II. INTRODUCCIÓN	2
III. ANTECEDENTES	
3. 1. El suelo y su importancia	3
3. 2. Interrelación ambiente-especies	4
3. 3. El género <i>Manfreda</i>	8
3. 4. Características de <i>Manfreda scabra</i>	9
3. 5 Características de <i>Manfreda maculata</i>	9
3. 6. Características de <i>Manfreda nanchititlensis</i>	9
IV. HIPÓTESIS	11
V. OBJETIVOS	11
VI. MATERIAL Y MÉTODOS	12
VII. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	
7. 1. Descripción ecológica, morfológica e identificación del tipo de suelo	18
7. 2. Poblaciones de manfredas estudiadas	37
7. 3. Parámetros físicos y químicos del suelo	40
7. 4. Elementos cuantificados en el suelo	47
7. 5. Macromorfológicos	59
7. 6. Estrategias adaptativas.	70
VIII. CONCLUSIONES	74
IX. REFERENCIAS	76

ÍNDICE DE CUADROS

	Pag
Cuadro 1. Métodos o técnicas seguidas para determinar los parámetros físicos y químicos de las muestras de suelo.	14
Cuadro 2. Descripción de los horizontes presentes en el perfil número 1, Zacualtipan, Hidalgo.	19
Cuadro 3. Descripción de los horizontes presentes en el perfil número 2, Sombrerete, Zacatecas.	21
Cuadro 4. Horizontes presentes para el perfil número 3, Ávila Camacho, Estado de México	23
Cuadro 5. Horizontes presentes en el perfil número 4, Almoloya, Estado de México	25
Cuadro 6. Horizontes presentes en el perfil número 5, Macos, Estado de México.	27
Cuadro 7. Horizontes presentes en el perfil número 6, San Simón, Estado de México.	29
Cuadro 8. Horizontes presentes para el perfil número 7, Temascaltepec Valle de Bravo a 2 Km, Estado de México.	31
Cuadro 9. Horizontes presentes en el perfil número 8, Carretera Tejupilco-Temascaltepec, Km 70, Estado de México.	33
Cuadro 10. Horizontes presentes en el perfil número 9, Toluca-Temascaltepec, Km. 63, Estado de México.	35
Cuadro 11. Factores que limitan la presencia y el desarrollo de las etapas fonológicas en las poblaciones de las manfreda.	39
Cuadro 12. Resultados de los análisis de laboratorio realizados a las muestras de suelo.	43
Cuadro. 13. Características ambientales y propiedades del suelo que influyen en la presencia de las especies estudiadas.	46
Cuadro 14. Concentración promedio de nueve repeticiones para los elementos determinados por la técnica PIXE en la muestra de suelo para las tres especies de <i>Manfreda</i>	50
Cuadro 15. Promedios, desviaciones estándar e intervalos normales de concentraciones en el suelo de los elementos cuantificados.	52
Cuadro 16. Promedios y desviaciones para los macromorfológicos por cada etapa fonológica, sitios y espacios.	63
Cuadro 17. Comparación morfología de las poblaciones en las distintas etapas fonológicas para cada una de las especies estudiadas.	68
Cuadro 18. Comparación morfología de las poblaciones, etapas fonológicas y especies estudiadas.	72
Cuadro 19. Relación entre el LRS y longitud de hoja por especie y estadio	73

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág
Figura 1. Mapa de los sitios muestreados para <i>M. scabra</i> (rombo), <i>M. maculata</i> (triángulo) y <i>M. nanchititlensis</i> (círculo) y detalle de los sitios muestreados para las especies <i>M. maculata</i> y <i>M. nanchititlensis</i> .	17
Figura 2. Características del Sitio 1, Zacualtipan, Hidalgo.	20
Figura 3. Características del Sitio 2, Sombrerete, Zacatecas.	22
Figura 4. Características del Sitio 3, Ávila Camacho, Estado de México.	24
Figura 5. Características del sitio 4, Almoloya, Estado de México.	26
Figura 6. Características del Sitio número 5, Macos, Estado de México.	28
Figura 7. Características del sitio 6, San Simón, Estado de México.	30
Figura 8. Características del sitio 7, Temascaltepec Valle de Bravo a 2 Km, Estado de México.	32
Figura 9. Características del Sitio 8, Carretera Tejupilco-Temascaltepec, Km 70, Estado de México.	34
Figura 10. Características del sitio 9, Toluca-Temascaltepec, Km. 63, Estado de México.	36
Figura 11. Concentraciones de P y S por horizonte en los sitios estudiados.	53
Figura 12. Concentraciones de Cl y Ca por horizonte en los sitios estudiados.	54
Figura 13. Concentraciones de Cr por horizonte en los sitios estudiados.	55
Figura 14. Concentraciones de K y Fe por horizonte en los sitios estudiados.	56
Figura 15. Concentraciones de V y Tl por horizonte en los sitios estudiados.	57
Figura 16. Concentraciones de Cu y Zn por horizonte en los sitios estudiados	58

I. RESUMEN

Se estudió la relación suelo-planta de tres especies del género *Manfreda* en la región centro del país, *Manfreda scabra*, especie de amplia distribución geográfica, *M. maculata* distribuida en la región centro del país y *M. nanchititlensis* endémica del sureste del Estado de México.

Las especies del género *Manfreda* tienen requerimientos edáficos distintos que determinan su distribución. En este estudio se encontró que *M. scabra* crece en suelos de alta fertilidad en los primeros 20-30 cm, particularmente donde los contenidos de P son altos, razón por la cual esta dotada de un sistema radical con alta tasa de renovación y de un mecanismo de protección de nutrimentos que involucra la retranslocación, mientras que a *M. maculata* se le localizó en suelos donde el Fe, Cu y Zn son especialmente abundantes y se destacan por su concentración alta los elementos V y Tl en todo el perfil de suelo. Finalmente *M. nanchititlensis* esta adaptada a vivir en suelos lixiviados con baja cantidad de nutrimentos, para lo cual requiere de un sistema radical largo con bajas tasas de renovación y alta eficiencia en la reabsorción y uso de nutrimentos.

La amplitud geológica (rocas calcáreas, basaltos y granitos) y edáfica (Entisoles, Andosoles y Molisoles), así como la tolerancia a las variaciones de pH, textura, materia orgánica y profundidad del suelo donde se distribuye *M. scabra*, pero siempre donde están asegurados procesos ecosistémicos como: tasas de mineralización, ciclos de nutrimentos, hidrología, desarrollo y fertilidad del suelo explican diversidad genotípica que conlleva la plasticidad morfológica que le permite ajustarse a distintas condiciones ecológicas, mientras que *M. maculata* prefiere Entisoles, es decir, suelos someros, pedregosos, de textura gruesa, de pH ácido a muy ácido, pobres en materia orgánica y baja CIC, sin embargo se le encontró también en Alfisoles de los menos desarrollados. Finalmente, *M. nanchititlensis* crece en Entisoles, Alfisoles e Inseptisoles, expuestos a alta lixiviación y por ende de fertilidad limitada, donde los ciclos de nutrimentos están fuertemente influenciados por el mantillo aportado por la cobertura del bosque de Pinus y los materiales geológicos están fuertemente intemperizados.

II. INTRODUCCIÓN

Los seres vivos han desarrollado características morfofisiológicas que reflejan una historia conjunta entre el medio y las adaptaciones que han adquirido y son la base de su permanencia a corto, mediano y largo plazo. El éxito adaptativo de las especies son el producto de un proceso en el que intervienen el ambiente y el genotipo de las especies, que se refleja en las características de las poblaciones.

El género *Manfreda* es casi endémico de México y a la fecha se han descrito aproximadamente 28 especies, sin embargo, en los diferentes estudios realizados en este grupo taxonómico y sus especies, no se ha descrito con detalle su ambiente ecológico y se desconoce si existe algún factor o conjunto de factores que determinan su distribución particular en el ambiente edáfico. Por las características de la especie, se puede esperar que la competencia por agua y nutrimentos en la parte subterránea es el proceso que rige su presencia (Cadwell, 1987). Hasta ahora no se han hecho estudios que contemplen, la caracterización física, química y biológica detallada del ambiente edáfico en los sitios donde crecen las manfredas.

La finalidad de este estudio es identificar y caracterizar los suelos en los que se desarrollan tres especies de *Manfreda* en la región centro del país y relacionar sus propiedades con los atributos de cada una a fin de explicar la relación suelo-planta teniendo en cuenta que el crecimiento y distribución de la región radical son multifactoriales (Salsbury, 1985) e interdependientes (Grime, 1997). Además son modulados por otros factores como: la relación entre biomasa aérea y subterránea en las plantas (Eissenstat, 1991).

III. ANTECEDENTES

3. 1 El suelo y su importancia

El suelo es un componente del ecosistema, en el cual existen un gran número de organismos y procesos individuales (Stone, 1975), es una mezcla compleja de agua, aire, partículas orgánicas y fragmentos de materiales minerales de diversos tamaños, derivados de la alteración física, química y biológica en un periodo de tiempo (Boul, 1990). En la formación del suelo intervienen los factores (clima, topografía, la vegetación, material parental y tiempo) y procesos generales (adición, pérdida, translocación y transformación) que ejercen influencia en diversos grados en su desarrollo originando secciones regularmente paralelas a la superficie del suelo con características específicas denominados horizontes en los que se basa el estudio del suelo.

El sistema de clasificación de suelos utilizado en el desarrollo de este trabajo fue: Soil Taxonomy (Soil Survey Staff, 1999 y 2006), lo anterior porque su estructura, permite integrar información referente a los suelos del mundo además de dar solución a algunos problemas que se presentan en otras clasificaciones, dado que clasifica al recurso suelo y no a los procesos formadores; además se basa en información cuantificada y técnicas específicas determinando a los suelos de forma clara y sin ambigüedades (Boul, 1990 y Soil Survey Staff, 1999).

El estudio de las características edáficas provee de información necesaria para indicar la correlación con alguno de los factores o procesos, ya que al utilizar criterios discretos se puede establecer relaciones estrechas entre ellos, también se ven afectadas características procesos paralelos dentro del ecosistema, tanto en la vegetación como en el suelo (Boul, 1990). En pocas ocasiones los parámetros del suelo cumplen el objetivo de explicar la relación suelo-planta en ecosistemas naturales (Donahue, *et al.*, 1981). La persistencia a largo plazo de una especie dentro de condiciones particulares de suelo, conlleva a un rango de características que dependen de la especie vegetal (como la plasticidad morfológica y fisiológica), más que del suelo. Estudios de este tipo tendrán importancia solo si las características que varían, influyen en la persistencia a largo plazo de dicha especie en el ecosistema (Crick y Grime, 1987).

3. 2 Interrelación ambiente-especies

Comprender como las especies vegetales ejercen influencia sobre los procesos ecológicos es de particular importancia para el entendimiento del funcionamiento de los ecosistemas. En este contexto, Tansley (1917, citado por Etherington, 1978) realizó un experimento sobre la distribución de especies del género *Gallium* y señaló la importancia de relacionar la misma con los suelos calcáreos donde se desarrolla. Por otro lado, Turesson (1922) demostró que cada especie presenta su propia respuesta a las distintas condiciones ambientales, y que diferentes poblaciones de una misma especie que ocupan hábitats diferentes, expresan distintos caracteres morfológicos y fisiológicos de naturaleza adaptativa, a estas poblaciones las denominó ecotipos.

Mitchell (1968) cultivó individuos del complejo *Polygonum amphibium* en microambientes extremos para estudiar la variación morfológica de las poblaciones y establecer respuestas fenotípicas entre los clones. Demostró por un lado, la variación continua de las poblaciones, y por otro, la integridad de las mismas creciendo en hábitats extremos, debido a separaciones ecológicas y fenotípicas. En este mismo sentido, Montagnes (1991) estudió los patrones de variación morfológica en *Meesia triquetra* (Bryosida: Meesiaceae) en un gradiente Ártico-Boreal y estableció que la combinación lineal de los caracteres y la mayoría de los mismos tratados individualmente varían significativamente con la latitud y decrecen cuando la latitud se incrementa, muy probablemente por las diferencias en el hábitat.

Sultan (1993) analizó la plasticidad fenotípica en *Polygonum persicaria* y describió el número de crecimientos y las características reproductivas, en dos sitios donde existía diferencia entre la movilidad de los nutrientes. Concluyó que la variabilidad genotípica ayuda a la supervivencia en ambientes adversos, ya que en ellos observó que las raíces incrementan su diámetro y que el área foliar varía en función de la concentración de nitrógeno.

Nobel (1998) estudió la ecofisiología de las raíces en plantas del desierto haciendo énfasis en los Agaves y Cactus, indicó que las adaptaciones presentes en las plantas están influenciadas con el tipo de estrés que enfrentan y éstas también pueden presentarse cuando las condiciones ambientales son mejores para su desarrollo. Los organismos no únicamente responden a los factores ecológicos, sino que también los modifican. Vinton (1995) encontró que los patrones de cobertura vegetal tienen grandes efectos sobre las

propiedades del suelo estimadas a escala de ecosistema, observó también que los patrones de crecimiento de las plantas tienen evidente influencia en el ciclo de los nutrientes, demostrando de este modo la relación suelo-planta.

Finzi *et al.* (1998a) trabajaron la interacción suelo-árbol de seis especies vegetales en un bosque, encontraron que hay diferencias interespecíficas en la masa, profundidad del piso forestal y en el tamaño y distribución de los bancos de C y N bajo el dosel de cada árbol, cuando cambió la profundidad del suelo. Finzi *et al.* (1998b) trabajaron la interacción suelo-árbol de seis especies vegetales de un bosque templado y encontraron cambios de pH y en la cantidad de iones intercambiables en el suelo en función de cada especie, concluyeron que cada una modifica la química de la capa superficial del suelo. Estos cambios se deben a: 1) diferencias interespecíficas en la producción de ácidos orgánicos del mantillo que se descompone y que cambia las cantidades relativas de cationes ácidos y básicos intercambiables, 2) diferencias en la absorción de cationes y en su aporte al banco de biomasa con diferente tiempo de renovación y 3) variación en el contenido mineral del material parental.

En otro tipo de investigaciones donde se enlistan especies de plantas útiles en la restauración de suelos, Aubert (2000) registró que algunas de ellas acumulan mayores concentraciones de ciertos metales y en otros casos son bioindicadores de suelos contaminados o perturbados que afectan directamente el sistema radical. En este sentido, la interacción de la planta con el suelo, tiene lugar a través del sistema radical, órgano especializado en el soporte y absorción de agua y nutrientes, por lo tanto, se encuentra en contacto con el ambiente edáfico y la rizósfera, de aquí la importancia de destacar su función más detalladamente.

La complejidad anatómica y morfológica del sistema radical es muy amplia, si a ésta se le añade la plasticidad fenotípica de cada especie y los procesos que ocurren en el suelo como la variación en la concentración de los nutrientes (Marschner, 1995) se puede concluir que la raíz, es un órgano difícil de estudio pero de gran importancia con el cual se pueden plantear hipótesis que expliquen la relación en la distribución de las especies vegetales en relación con la región radical y las características del suelo. Ledig (1983), señaló que las plantas son capaces de adecuar su morfología de acuerdo a las condiciones ambientales imperantes, sólo los individuos capaces de adecuar su crecimiento sobreviven y se reproducen.

El centro de atención en los estudios de la rizósfera se enfoca en la raíz, ya que la biodisponibilidad, absorción y transformación de los minerales y elementos inorgánicos a orgánicos de los suelos, depende de la misma (Eissenstat, 1992). Assadian y Fenn (2001) determinaron que los cambios químicos de la rizósfera, provocan la mayor absorción de metales pesados por plantas en suelos calcáreos. Bakker (1999) relacionó las características de raíces y hojas con las del suelo, para establecer cuál de las dos estructuras puede fungir como un mejor indicador de la sustentabilidad de un ecosistema forestal, concluyó que las raíces son mejores indicadores de los parámetros químicos que prevalecen en el ambiente edáfico.

El costo energético para la construcción del sistema radical de una planta tiene dos componentes, uno consume energía en el desarrollo de estructuras y el otro se canaliza hacia la respiración que se realiza durante el crecimiento. La estimación del costo estructural de las raíces, se obtiene al determinar el peso seco, mientras que la otra porción, está en función de la velocidad de crecimiento del sistema radical (Lambers, *et al.*, 1983). El beneficio derivado en invertir mayor energía hacia la biomasa seca de un sistema radical, depende fundamentalmente de la arquitectura del mismo y se puede evaluar midiendo la longitud radical específica (LRS), donde LRS se expresa en cm de raíz/miligramo de raíz. Factores como cantidad de absorción de agua y nutrimentos se correlacionan con la LRS. Aunque, Hodge (2004) al estudiar la plasticidad del sistema radical encontró que la LRS y su relación con las concentraciones de nutrimentos, no ha podido ser comprobada definitivamente y no puede ser un buen criterio para estimar esta relación, concluyó que solamente se ha demostrado que la proliferación radical es benéfica a las plantas en la captura de nitrógeno de los manchones nutrimentales.

En la naturaleza, cuando los factores limitantes son agua o nutrimentos y no la luz, existe un aumento en la biomasa de raíces a expensas de una disminución en la biomasa del vástago. Por lo tanto, las especies vegetales que viven en sitios abiertos acumulan una mayor biomasa en las raíces, mientras que, en las de sitios cerrados ésta se almacena en el vástago (Tilman, 1988). Sin embargo, la raíz ejerce una marcada influencia reguladora sobre el crecimiento del vástago. Condiciones de estrés (insuficiencia de recursos para mantener una tasa de crecimiento máxima), como sequía, anegamiento, deficiencia de nutrimentos minerales, salinidad o compactación del suelo ocasionan que el vástago disminuya su área foliar, cierre de estomas y senescencia de hojas (Flores-Vindas, 1999).

Por otro lado, el vástago es el encargado de producir fotosintatos a partir de dióxido

de carbono y luz, transportarlos a las diferentes áreas de consumo de la planta y de respirar (Flores-Vindas, 1999). El término vástago en el presente escrito se emplea para referirse a la parte aérea de los vegetales. En general, se ha indicado que cuando se incrementa el suministro de nitrógeno, el peso seco del vástago se incrementa más rápido que el de la raíz, ya que aumenta el nivel de citoquininas que promueven el crecimiento principalmente en hierbas perennes (Marschner, 1986; Flores-Vindas, 1999). Con estos antecedentes se establece que el crecimiento, desarrollo y distribución de las especies vegetales depende de la interacción entre el sistema radical y el suelo.

Hasta el momento únicamente Guerrero (2006) realizó una caracterización ecológica de algunas localidades donde se distribuye el género *Manfreda* en México e identificó los tipos de suelos con base a la WRB (Word Reference Base). Este es el primer trabajo en el que se establece la relación entre las especies de este género y los tipos de suelo donde se desarrollan.

3. 3 El género *Manfreda*

Según Dhalgren, Clifford y Yeo (1985) el género *Manfreda* Salisb., pertenece a la familia Agavaceae, orden Asparagales. Las especies de este género son cuasi endémicas de México, ya que de las 26 hasta ahora consideradas como válidas, el 75% son endémicas, únicamente cinco especies se comparten con Estados Unidos de Norteamérica: *Manfreda longiflora*, *M. maculosa*, *M. sileri*, *M. variegata* y *M. virgínica* (García-Mendoza. 1995). Este género se distribuye desde el noreste de los Estados Unidos hasta Nicaragua y el alto endemismo y microendemismo se localiza en la porción central de la República Mexicana, situación indicativa que la especiación del género ha ocurrido en esta área (Ayala, 2006).

Algunas de las especies de este género son útiles como medicinales. Con las hojas y raíces se prepara un cataplasma que se aplica sobre el área afectada por la mordedura de serpientes. El té controla el dolor de estómago. También se emplean como sustitutos del jabón o en la preparación de shampoo, ambos productos se obtienen de los rizomas que contienen un alto contenido de saponinas, éstos se maceran en agua por varios días, el líquido obtenido se emplea para evitar la caída del cabello. De este último uso se deriva el nombre común más difundido “amole” o “amolís”. Además, los cormos que también contienen saponinas se emplean como veneno para peces (Verhoek, 1975; Piña, 1985 y Verhoek-Williams, 1975).

Las manfredas son hierbas perennes, policárpicas, con dos tallos hipogeos, un cormo con yemas de crecimiento y raíces carnosas, contráctiles, por encima de éste se desarrolla un bulbo. Hojas basales y caulinares, lineares, linear-lanceoladas, oblanceoladas, elípticas, ovadas u oblongas; subcoriáceas a suculentas, planas o acanaladas, glabras, raramente pubescentes y en ocasiones con papilas en las nervaduras; márgenes enteros, papilados, dentados o hialinos. Inflorescencia en forma de espiga, provista de brácteas y bractéolas, las brácteas son deltoides a linear-lanceoladas. Flores solitarias, sésiles o cortamente pediceladas, angosta a ampliamente infundibuliformes, verde, verde-amarillento, verdes con manchas pardo-rojizas, rara vez blancas ó rosadas; erectas a divaricadas al madurar, tubo del perianto más corto ó más largo que el ovario, los segmentos oblongos, oblongo-elípticos u oblongo-lanceolados; estambres 6, insertos a diferentes niveles en el tubo, exsertos; anteras lineares, versátiles, dorsifijas; estilo exserto, filiforme; ovario ínfero; estilo alargándose durante la anthesis hasta sobrepasar los lóbulos de la corola y los estambres; estigma claviforme, trígono, 3-surcado o 3-lobado. Cápsula globosa a elipsoide, loculicida,

trilocular; semillas deltoides a semicirculares, planas y negras (Álvarez, 1987; McVaugh, 1989; Lott y García-Mendoza, 1994 y García-Mendoza, 1995).

3. 4 Características de *Manfreda scabra*

Manfreda scabra (Ort.) McVaugh, herbácea perenne de 1.0 a 2.5 m de alto; hojas con láminas lineares a linear-lanceoladas, de 25 a 75 cm (-1.1m) de largo, 5.5 a 6 (-12) cm de ancho, agudas, acanaladas en la mitad inferior, venación prominente en la cara exterior, cada vena lleva por lo general una sola hilera de papilas, reflejas, bordes con una franja angosta, escariosa, lisa o papilosa, vainas de 4.5 a 10 cm de largo, 2.7 a 3.5 cm de ancho , cubierta fibrosa de 5 a 13 cm de largo; inflorescencia en forma de espiga laxa de 12-70 cm de largo, casi horizontales; tubo floral de 16 a 25 mm de largo, los segmentos del perianato reflejos, de color verde-amarillento, frecuentemente con tonos rojizos en la cara exterior al igual que el estilo, filamentos y anteras, los segmentos de la serie externa oblongo-elípticos, de 20 a 22mm de largo, 5 a 7 mm de ancho, agudos y cuculados, los de la serie interna oblanceolados, de 19 a 22 mm de largo, 5 a 7 mm de ancho; estambres exsertos, con inserción en el tercio superior del tubo, anteras linear-oblongas, de 17 a 24 mm de largo, amarillas, estilo sobrepasando en longitud a los estambres; cápsula oblongo-elipsoide, de 18 a 30 mm de largo, 12 a 15 mm de diámetro, apiculada; semillas de 4 a 4.8 mm de largo, 2.8 a 3.2 mm de ancho, punticuladas (Galván, 2005).

3. 5 Características de *Manfreda maculata*

Manfreda maculata (Mart.) Rose, es una hierba perenne, hojas basales, algunas lanceoladas estrechas en la base, acuminadas, 2.5 cm o más de ancho en el punto distal 3 cm. Largas, siempre verdes con manchas pardas, pubescencias en ambos lados, palea abajo, incluyendo la inflorescencia, menos de un metro, con hojas 3 o 4 brácteas; algunas flores inferiores miden 2.5 cm, sésiles y cercanas, subdentadas cerca de la bráctea, tubos del perianto de 12 a 16 mm, largas, violáceas; lóbulo del perianto a veces pequeño, estambres exsertos, cápsula oblonga, lisa y de 2 cm de largo (Rose, 1903).

3. 6 Características de *Manfreda nanchitlensis*

Manfreda nanchitlensis Matuda, herbácea perenne, acaule con rizomas carnosos, flojamente arrosietadas, semicarnosos, gruesas en vivo, hojas lineares de 30 a 35 cm de largo por 6 mm de ancho, amplexicaules, ápice tubulado. Eje de la inflorescencia delgado, cilíndrico, inflorescencia una espiga de 35 a 40 cm de largo, de 6 a 8 brácteas, con 7 flores, brácteas florales filiformes diferentes, de 5 mm de largo, flores sésiles con periantios subcampaniformes, tubo largo campanulado, de 25 mm de largo y 2 mm de ancho en la

base, lóbulos angostos, rectos o extendidos de 6 a 7 mm de largo por 1.5 mm de ancho, subpubescentes, filamentos delgados, iguales de 5.3 cm de largo, estigma capitado, sobresalientes de los filamentos; cápsula globosa de 17 mm de largo por 12 mm de grosor. Las hojas de esta especie son delgadas, largas y algo parecidas a *M. potosina* (Matuda, 1972).

IV. HIPÓTESIS

La distribución edáfica y geográfica de las tres especies del género *Manfreda* estudiadas, estará relacionada con sus características vegetativas y morfológicas del sistema radical.

V. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Describir el hábitat de tres localidades en donde se distribuyen *Manfreda* para analizar la relación suelo-planta.

5.2 Objetivos particulares

Registrar algunos requerimientos ecológicos de *Manfreda maculata* (C. Martius) Rose, *Manfreda nanchititlensis*, Matuda y *Manfreda scabra* (Ortega) McVaugh en tres localidades de la República Mexicana.

Describir las características morfológicas de tres especies del género *Manfreda* y relacionarlas con los suelos donde se distribuyen.

Explicar la relación entre el suelo y la planta correlacionando las características de cada una de las especies con las del suelo.

VI. MATERIAL Y MÉTODOS

Se realizó una investigación bibliográfica exhaustiva sobre la influencia del suelo en la distribución de las especies vegetales, así como de los trabajos realizados que hacen referencia al género *Manfreda*. Se abordó también la importancia que tiene el sistema radical en relación con el ambiente edáfico para explicar la distribución geográfica de las especies.

Con la finalidad de ubicar las localidades en las que se han recolectado a las tres especies del género que se estudiaron y sus épocas de floración y fructificación, se revisaron los ejemplares de las colecciones depositadas en los herbarios ENCB (Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN), FEZA (Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México) y MEXU (Herbario Nacional del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México). Con base en esta consulta y de literatura especializada sobre la distribución geográfica el género estudiado, se diseñaron recorridos de campo y se seleccionaron en diferentes zonas geográficas tres poblaciones de cada una de las especies estudiadas.

Se ubicaron para cada especie tres poblaciones que estuvieran conformadas por más de 100 individuos. Para *Manfreda maculata* y *M. nanchititlensis*, se seleccionaron poblaciones localizadas en el Estado de México, municipio de Temascaltepec y para *M. scabra*, éstas se ubicaron en Zacualtipan, Hidalgo, Manuel González en Zacatecas y Ávila Camacho en el Estado de México.

Cada sitio fue georeferenciado con un geoposicionador Magelan Mod. MAP 330. Se realizó su caracterización ecológica registrando el porcentaje de la pendiente del terreno, grado de erosión, tipos de roca, vegetación, uso actual del suelo y exposición por medio de observación directa; el clima, a través de la carta climática escala 1: 250 000 (INEGI, 1982); el número de horas luz. Por otro lado, se realizó el levantamiento edafológico con la apertura de un perfil de suelo en cada localidad. Cada perfil se describió morfológicamente utilizando los criterios establecidos por Cuanalo (1975). Posteriormente se identificaron los horizontes de diagnóstico superficiales, subsuperficiales y se determinaron los suelos utilizando la nomenclatura de la Soil Taxonomy (Soil Survey Staff, 2006). De cada horizonte genético de los perfiles se tomó una muestra que se colocaron en bolsas de polietileno, debidamente etiquetadas y fueron transportadas al laboratorio de Restauración de Suelos de la F.E.S. Zaragoza donde fueron analizadas.

Las muestras de suelo fueron secadas al aire, posteriormente molidas y tamizadas en una malla del número 10 (2 mm), enseguida se inició la determinación de las propiedades físicas y químicas del suelo. El análisis consistió en las siguientes determinaciones: textura, densidad aparente (DA), densidad real (DR), espacio poroso, color en seco y húmedo, agua a capacidad de campo, pH, capacidad de intercambio catiónico (CIC), materia orgánica, carbono orgánico y conductividad eléctrica. Los métodos empleados se indican en el cuadro 1. Finalmente, con esta información y la clave de la Soil Taxonomy (Soil Survey Staff, 2006), se corroboró el nombre del suelo que fue asignado en campo.

Además, a cada muestra de suelo se le cuantificó: Mg, P, S, Cl, K, Ca, Ti, V, Cr, Mn, Fe, Cu y Zn por el método de PIXE (Emisor de Rayos X inducidos por Partículas), las determinaciones se realizaron en el departamento de Física Experimental del Instituto de Física, U. N. A. M. Las muestras fueron introducidas en una prensa dentro de un cilindro empastillador, a una presión de cuatro toneladas hasta formar una pastilla, por cada muestra se elaboraron tres pastillas de 1 a 1.5 cm de diámetro. Las pastillas fueron introducidas una a una e irradiadas tres veces en el aparato Vande Graff 0.7MV con protones cargados a 750 kev, en total se obtuvieron nueve lecturas para cada muestra y parámetro. El NIST 2704 Buffalo River Sedimente fué utilizado como estándar para la calibración del sistema (Johansson *et al.*, 2001). El espectro emitido por el equipo PIXE para la cuantificación de los elementos mencionado, fue analizado usando los programas AXIL y PIXEINT que interpretan los espectros y los traducen a concentraciones de cada elemento en ppm (Johansson *et al.*, 2001). Las características ambientales y parámetros evaluados del suelo fueron descritos y analizados para establecer los requerimientos ecológicos y edáficos de las especies estudiadas

Cuadro 1. Métodos o técnicas seguidas para determinar los parámetros físicos y químicos de las muestras de suelo.

Parámetro	Método o técnica empleada
Textura	Procedimiento de Bouyoucos. Método AS-09 (Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000).
Densidad Aparente (DA)	Método de la probeta (Braver, <i>et al.</i> , 1980). Método AS-03 (Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000).
Densidad Real (DR)	Picnómetro, Método AS-04 (Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000).
Espacio Poroso	Calculada con la fórmula: $100 [1 - (DA/DR)]$. (Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000).
Color en seco y húmedo	Por comparación con las tablas Munsell. (Tablas Munsell, 1990)
H ₂ O a CC	Por gravimetría. Duchafour, 1978. Método AS-05 (Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000).
pH	Potenciómetro Marca <i>Conductronic</i> Método AS-02 (Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000).
Capacidad de Intercambio Catiónico	Por el método del vercenato (EDTA). (Jackson, 1982). Método AS-13 (Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000).
Materia orgánica	Procedimiento de Walkley y Black (Gavande, 1979), Método AS-07 (Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000).
Carbono orgánico	Calculado con la fórmula % de C = % de M. O. en el suelo /1.724 (Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000).
Conductividad eléctrica	Conductímetro Marca <i>Conductronic</i> . Método AS-18 (Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000).

Para cada especie y localidad se seleccionaron cinco individuos lo más completos posible incluyendo el sistema radical, en tres estadios fenológicos: vegetativo, floración y fructificación. El diseño experimental estuvo conformado por el factorial 5x3x3, que en total sumaron 45 individuos por especie, 3 etapas fenológicas y 3 sitios de muestreo por especie. Si se consideran las tres especies, en total se trabajó con 135 individuos. *In situ* se midieron los ejemplares para registrar caracteres macromorfológicos como número, diámetro y longitud de raíces contráctiles secundarias, bulbos, cormos y ejes florales; número, longitud y ancho de brácteas y hojas. Longitudes y anchos se midieron con una cinta métrica graduada en milímetros, mientras que, el diámetro con un vernier. Cinco ejemplares adicionales fueron recolectados y herborizados para su determinación taxonómica con ayuda de un microscopio estereoscópico marca *Nikon* Mod. XN y utilizando las claves de Verhoek-Williams, (1975) y McVaugh, (1989) bajo la asesoría de personal especializado y posteriormente depositado en la colección del Herbario FEZA.

In situ se registró el peso fresco de los individuos previa eliminación del suelo del sistema radical, las plantas fueron pesadas con una balanza granataria marca *OHAUS* Modelo 700. Los ejemplares fueron transportados al herbario y secados durante 72 horas a 37°C para obtener la biomasa seca (Bautista, 2004) registrada con una balanza digital marca *Metler*, modelo PB303. El porcentaje de agua del tejido vegetal se determinó por diferencia del peso fresco (PF) y peso seco (PS) utilizando la siguiente fórmula:

$$\% \text{ de agua} = \frac{\text{PF} - \text{PS}}{\text{PS}} \times 100$$

El área de exposición radical total de raíces contráctiles y secundarias fue calculada indirectamente con la fórmula siguiente.

$$A_l = 2\pi r \cdot h$$

Donde: A_l = área lateral; π = 3.161459; r = radio y h = altura.

Los datos de las mediciones de los macromorfológicos de raíces fueron utilizados en esta fórmula (Eissenstat, 1991).

El cálculo de la longitud radical específica (LRS) se realizó estableciendo la longitud de las raíces por el peso fresco de las mismas expresada en cm/mg de raíz, para ello se empleó la siguiente fórmula (Fitter, 1985)

$$\text{LRS} = \text{longitud de raíz} / \text{peso de raíz}$$

Para calcular el área foliar, las hojas se dividieron desde la base hasta el ápice en triángulos, posteriormente se sumó la superficie de cada uno de ellos. El área de los triángulos se calculó con la siguiente fórmula (Pearcy, *et al.*, 1989 y Causton, 1991).

$$A = b \cdot h / 2$$

Donde: A= área del triángulo; b= base y h= altura.

La cobertura del vástago es la circunferencia que forma la parte aérea de la planta, esto se establece mediante la fórmula:

$$\text{Cobertura} = \frac{I_1 + I_2}{2}$$

Donde: I_1 es el diámetro del vástago y I_2 es el diámetro del vástago perpendicular a I_1 .

Para conocer la relación vástago:región radical, se calculó la proporción de la longitud más larga del mismo y se dividió entre la longitud de la raíz más larga (Marshcner, 1986).

Los datos obtenidos de las muestras vegetales y de suelo fueron introducidos y ordenados en una matriz de EXEL. A los parámetros evaluados de los ejemplares botánicos se les aplicó una prueba de varianza (ANDEVA) seguida de una prueba no paramétrica Kustral Wallis para determinar si existían diferencias morfológicas entre los individuos de la misma etapa fonológica por especie en las tres localidades estudiadas. Posteriormente los datos de cada población de la misma especie se agruparon por etapas para comparar la respuesta entre especies. Todo lo anterior utilizando el paquete estadístico Statgraphics Plus 5.0 con un nivel de significancia de $p < 0.005$.

Todo este análisis permitió establecer cuales son las características del ambiente edáfico que influyen en la morfología, el establecimiento y abundancia de las poblaciones de cada especie y así explicar la relación suelo-planta.

En la figura 5 se ubican las poblaciones de Manfreda estudiadas y se detalla el nivel cartográfico como se observa en los sitios de *M. maculata* y *M. nanchititlensis*. En estas dos últimas especies las características bióticas y abióticas de las localidades difieren en dos de los tres sitios para cada especie aunque se encuentren próximos.

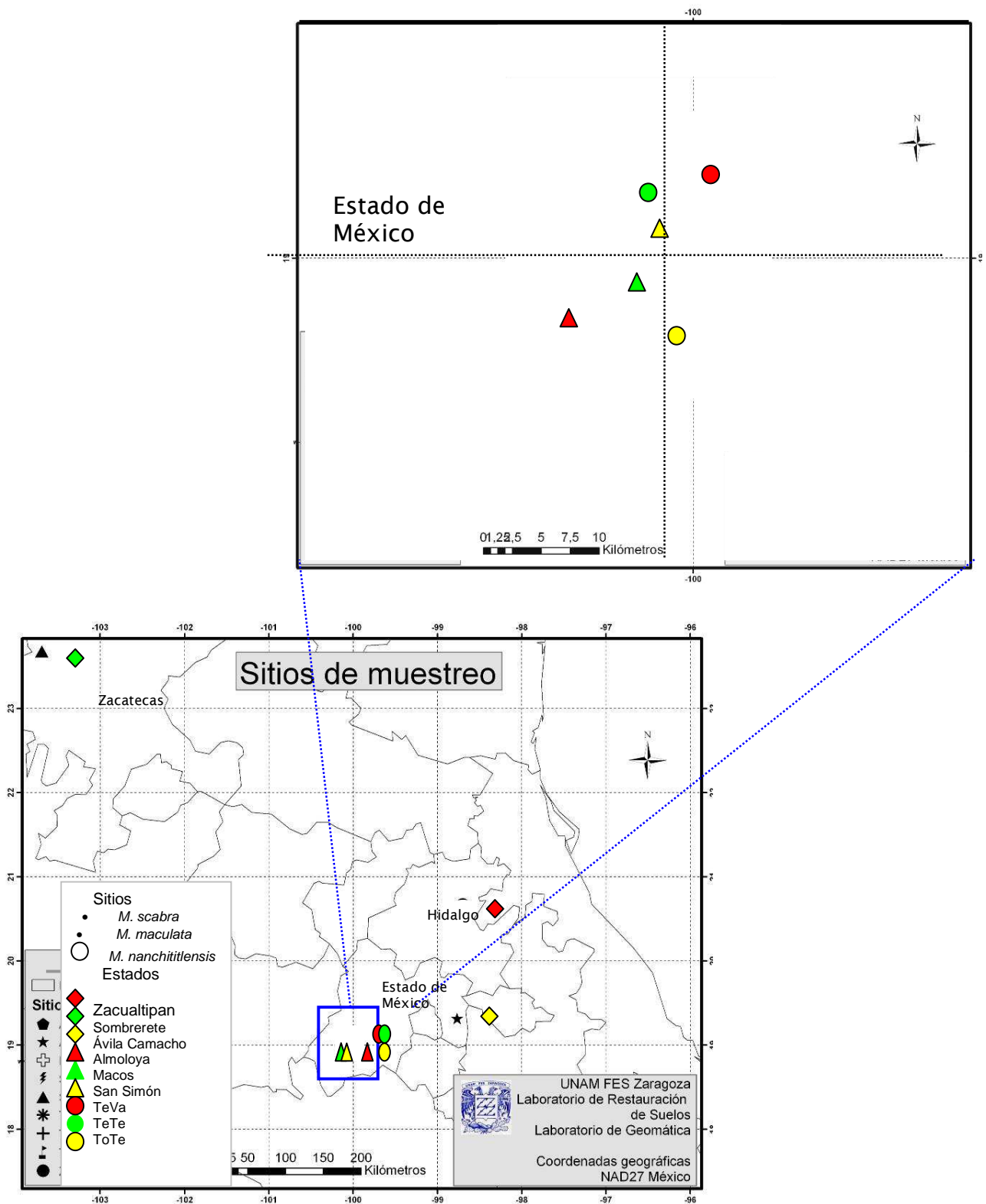


Figura 1. Mapa de los sitios muestreados para *M. scabra* (rombo), *M. maculata* (triángulo) y *M. nanchititlensis* (círculo) y detalle de los sitios muestreados para las especies *M. maculata* y *M. nanchititlensis* (ESRI, 1999). Temascaltepec-Valle de Bravo=Te-Va, Temascaltepec-Tejupilco=TeTe y Toluca-Temascaltepec=ToTe

VII. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

7. 1. Descripción ecología, morfológica e identificación del tipo de suelo

La descripción ecológica de los sitios muestreados y la caracterización morfológica de los perfiles de suelo se presentan en los cuadros 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 y 11, mientras que en las figuras 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 y 10 se puede observar de los sitios muestreados, el perfil de suelo, tipo de vegetación presente así como algunos ejemplares de manfredas con su sistema radical expuesto.

Se encontraron dos tipos de perfil genético de los suelos, el AC y ABC, todos tienen un horizonte A delgado con menos de 25 cm de espesor, regularmente son pedregosos indistintamente del tipo de suelo y la profundidad total del mismo. Con base en el clima local, horizontes genéticos y presencia o ausencia de horizontes de diagnóstico, el suelo de la localidad de la Carretera Tejupilco-Tamazcaltepec, km 70, se ubicó dentro del orden Entisol, suborden Arents, gran grupo Ustarets y al subgrupo de los Haplic Ustarets; al suelo de la localidad de Zacualtipan cuyo horizonte de diagnóstico fue ócrico, se le ubicó dentro del orden Entisol, suborden Psamments, gran grupo Ústands y subgrupo de los Typic Ustapsamments; el suelo de Almoloya con horizonte ócrico pertenece al orden Entisol, suborden Psammets, gran grupo Udipsamments y subgrupo Spodic Udipsamments; la localidad San Simón con epipedón ócrico, pertenece al orden Entisol, suborden Psamments, gran grupo Udipsamments y al subgrupo de Typic Udipsamments; el suelo de Tamazcaltepec carretera Valle de Bravo 2 Km cuyo horizonte de diagnóstico es úmbrico pertenece al orden Inseptisol suborden Ustepts, gran grupo Haplustepts y subgrupo Udertic Haplustepts; el suelo del sitio Ávila Camacho con epipedón mólico se ubicó dentro del orden Andisol, suborden Ustands, gran grupo Haplustands y subgrupo Thaptic Haplustands; al suelo de Sombrerete con horizonte de diagnóstico mólico cuyo orden es Mollisol, suborden Ustolls, gran grupo Vermustolls y subgrupo Entic Vermustolls, por otro lado, al suelo de Macos fue identificado como Alfisol con horizonte ócrico, suborden Udalfs, gran grupo Hapludalfs y subgrupo Typic Hapludalfs, finalmente al suelo de la Carretera Toluca-Temascaltepec Km 63 con horizonte úmbrico se identificó como un Alfisol, suborden Ustalfs, gran grupo Durustalfs y subgrupo Typic Durustalfs.

A continuación se describe cada uno de los sitios, se indica la especie de *Manfreda* estudiada, las características del perfil, los horizontes presentes y finalmente se le da nombre al suelo.

Fecha: 28 de julio de 2006. Clave: Sitio 1, Zacualtipan.

Colecto: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/Eloy Solano.

Descrito por: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/Eloy Solano.

Ubicación: 2 km después de Zacualtipan, carretera Zacualtipan - Molango.

Región fisiográfica: Karst Huasteco. Clima: Cb'(w2).

Coordenadas: 98°42'00"W, 20°40'17"N. Altitud: 2090 m.s.n.m.

Erosión: Hídrica. Pendiente: 45°. Exposición: Este.

Drenaje superficial: Sitio donador. Drenaje del perfil: Excesivamente drenado.

Roca prevaleciente: Sedimentaria. Vegetación: Bosque de encino.

Uso actual: Forestal.

Desarrollo: Bueno, el tipo de vegetación proporciona al suelo gran cantidad de materia orgánica, el más rico de todos los estudiados.

Tipo de suelo: Entisol, Typic Ustipsaments. Horizonte de diagnóstico: Ócrico.

Especie estudiada: *Manfreda scabra*.

Cuadro 2. Descripción de los horizontes presentes en el perfil número 1, Zacualtipan, Hidalgo.

Horizonte genético	Profundidad (cm)	Muestra	Descripción.
A	0-23	1	La transición al horizonte C es marcada e irregular, el suelo esta húmedo, café amarillento (10YR 5/6), cuando seco y húmedo (10YR 5/8), de textura franco arenoso, pedregoso con pequeñas piedras de aristas redondeadas. La estructura es grumosa, la consistencia en seco es ligeramente duro, friable cuando húmedo y no pegajoso cuando muy húmedo. La permeabilidad va de rápida a muy rápida, las raíces son comunes, de delgadas a medias. Los poros son frecuentes, de muy finos a finos, continuos y caóticos.
C	23-36	2	Transición marcada e irregular a la roca, el suelo es húmedo, cuando seco café (10YR 5/3) y cuando húmedo es café amarillento oscuro (10YR 3/4), de textura franco arenoso, pedregoso con rocas pequeñas de aristas redondeadas, sin estructura, ligeramente duro cuando seco, si se encuentra húmedo es friable, no pegajoso si es muy húmedo, la permeabilidad es rápida, las raíces son pocas de delgadas a medianas, los poros son de micro hasta finos, continuos y de orientación caótica, intersticiales y tubulares.



Figura 2. Características del Sitio 1, Zacualtipan, Hidalgo

a). Tipo de vegetación presente Bosque de *Quercus*; b). *M. scabra* esta presente en sitios de pendiente pronunciada (45°), con perturbación severa y c) ejemplares en etapa vegetativa.

Fecha: 31 de agosto de 2006. Clave: Sitio 2, Sombrerete
 Colecto: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/Eloy Solano.
 Descrito por: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/Eloy Solano.
 Ubicación: Kilómetro 7 de la carretera Sombrerete-Hermosillo. Zacatecas.
 Región fisiográfica: Sierras y llanuras de Durango. Clima: BS1 kw.
 Coordenadas: 103°41'34"W, 23°40'42"N. Altitud: 2423 m.s.n.m.
 Erosión: Hídrica imperceptible Pendiente: 3°. Exposición: Oeste.
 Drenaje superficial: Sitio normal. Drenaje del perfil: Bien drenado.
 Roca prevaleciente: Caliza. Vegetación: Pastizal.
 Uso actual: Forestal y agrícola.
 Desarrollo: Bueno, la cubierta vegetal arbórea-pastizal protege al suelo contra la erosión y cuando el uso es agrícola, el suelo no muestra evidencias de degradación importante.
 Tipo de suelo: Mollisol, Entic Vermustolls. Horizonte de diagnóstico: Mólico.
 Especie estudiada: *Manfreda scabra*.

Cuadro 3. Descripción de los horizontes presentes en el perfil número 2, Sombrerete, Zacatecas.

Horizonte genético	Profundidad (cm)	Muestra	Descripción.
A	0-35	3	La transición es media y ondulada al horizonte C, de color café oscuro 7.5YR 4/3 cuando seco y al igual que húmedo (7.5YR 3/3), de textura arena migajonosa, pedregoso con rocas medianas, con estructura poliédrica subangular. La permeabilidad es rápida, las raíces son abundantes finas a gruesas, de consistencia en seco blanda, friable cuando húmedo y no pegajoso si se encuentra muy húmedo. Los poros son numerosos, de muy finos a finos, continuos, caóticos e intersticiales, la permeabilidad es rápida con raíces comunes.
C	35-48		Transición tenue e irregular a la roca, se encuentra ligeramente húmedo y pedregoso, las piedras son grandes, presenta, estructura levemente desarrollada, consistencia en seco blanda y en húmedo friable, cuando muy húmedo no pegajoso y no plástico. Cuenta con poros numerosos, desde micro a finos, son continuos e intersticiales. La permeabilidad es rápida y tiene raíces comunes finas y medias.



a.



b.



c.

Figura 3. Características del Sitio 2, Sombrerete, Zacatecas.

a) y b). Densidades de *M. scabra* en el sitio y c). Variación fenotípica, se observó una disminución del número de hojas y raíces en la etapa vegetativa respecto a Zacualtipan.

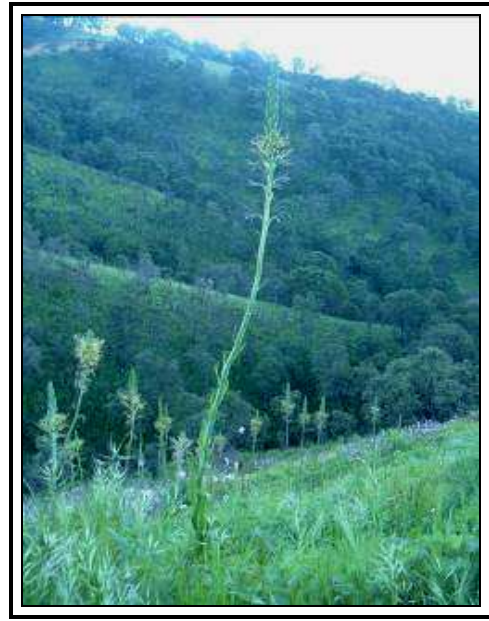
Fecha: 8 de agosto de 2006. Clave: Sitio 3, Ávila Camacho.
 Colecto: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/José Luís Martínez.
 Descrito por: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/José Luís Martínez.
 Ubicación: kilómetro 24 1/2 de la carretera federal México-Puebla, cerca de Loma Ancha y a 4 km de Col. Manuel Ávila Camacho, Ixtapaluca, Edo. de México.
 Región fisiográfica: Lagos y volcanes de Anahuac. Clima: C(w2).
 Coordenadas: 98°46'00"W, 19°19'00"N. Altitud: 2900m.s.n.m.
 Erosión: Hídrica moderada Pendiente: 40°. Exposición: Suroeste.
 Drenaje superficial: Sitio donador Drenaje del perfil: Bien drenado.
 Roca prevaleciente: Granito, basalto. Vegetación: Bosque de encino.
 Uso actual: Forestal y pecuario.
 Desarrollo: Regular, el sobrepastoreo, tala y pendiente han modificado el paisaje y el sitio está desprovisto de vegetación arbórea.
 Tipo de suelo: Andisol, Thaptic Haplustands. Horizonte de diagnóstico: Mólico.
 Especie estudiada: *Manfreda scabra*.

Cuadro 4. Horizontes presentes para el perfil número 3, Ávila Camacho, Estado de México

Horizonte genético	Profundidad (cm)	Muestra	Descripción.
A	0-25.7	4	Transición con el horizonte C marcada con límite irregular, suelo esta húmedo, café oscuro (10YR 4/3) cuando seco y café muy oscuro (10YR 2/2) cuando húmedo, de textura franco arenosa, extremadamente pedregoso con piedras grandes subangulares, estructura moderadamente desarrollada, cuando seco es blando, friable cuando húmedo y muy pegajoso si está muy húmedo. Las raíces son abundantes delgadas a gruesas, los poros son numerosos de orientación caótica, micro y macroporos, macroporos tubulares continuos.
B	25.7-54.5	5	La transición es media y ondulada al horizonte C, se encuentra ligeramente húmedo, cuando seco es café pardo (10YR 6/3) y húmedo es café (10YR 5/3), es franco arenoso, la permeabilidad es lenta, las piedras son medias y subangulares, extremadamente pedregoso. Sin estructura, cuando seco es duro, firme cuando húmedo y ligeramente pegajoso cuando muy húmedo. Las raíces son medias y abundantes. Los poros son frecuentes y finos tubulares, continuos, discontinuos, caóticos.



a.



b.



c.



d.

Figura 4. Características del Sitio 3, Ávila Camacho, Estado de México.

a). Perfil del suelo Andisol; b). Alta densidad de *M. scabra*, compitiendo con vegetación herbácea; c). Altura promedio de un ejemplar 210 cm y d). Abundante desarrollo de la raíz en esta especie en la etapa de floración.

Fecha: 8 de julio de 2006.

Clave: Sitio 4, Almoloya.

Colecto: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/Magdalena Ayala.

Descrito por: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/Magdalena Ayala.

Ubicación: Entrada a Almoloya de las Granadas en el interior de Conlolanco.

Región fisiográfica: Depresión del Balsas.

Clima: (A)C(w2).

Coordenadas: 100°07'30"W, 18°57'18"N.

Altitud: 1716 m.s.n.m.

Erosión: Hídrica imperceptible.

Pendiente: 12°. Exposición: Oeste.

Drenaje superficial: Sitio donador.

Drenaje del perfil: Bien drenado.

Roca prevaeciente: Sedimentaria.

Vegetación: Bosque de pino-encino.

Uso actual: Forestal.

Desarrollo: Bueno, el tipo de vegetación confiere diversos nutrimentos al suelo, en su mayoría el suelo esta desprovisto de vegetación herbácea y arbustiva.

Tipo de suelo: Entisol, Spodic Udipsamments. Horizonte de diagnóstico: Ócrico.

Especie estudiada: *Manfreda maculata*.

Cuadro 5. Horizontes presentes en el perfil número 4, Almoloya, Estado de México

Horizonte genético	Profundidad (cm)	Muestra	Descripción.
A	0-9	6	De transición marcada e irregular, se encuentra muy húmedo, es café amarillento claro (10YR 6/4) cuando seco y 10YR 7/3 café muy pardo cuando húmedo, franco arenoso y la permeabilidad es lenta, extremadamente pedregoso, con piedras, subangulares, redondas y laminares de tamaño medio. Sin estructura, ligeramente duro cuando seco, friable cuando húmedo, ligeramente pegajoso cuando muy húmedo. Las raíces son abundantes, de todo tamaño; mientras que los poros son frecuentes, de finos a gruesos, discontinuos caóticos y tubulares.
C	9-22cm	7	La transición es media y ondulada se encuentra muy húmedo, cuando seco es café muy pardo (10YR 7/4) y cuando húmedo es café amarillento (10YR 5/6), textura franco arenosa, las piedras son dominantes y grandes con forma subangular y laminar. Duro cuando seco, firme si esta ligeramente húmedo y ligeramente pegajoso si está muy húmedo. Sin estructura y la permeabilidad es lenta. Las raíces son abundantes gruesas a muy gruesas. Los poros son pocos, de muy finos a medianos, tubulares, continuos y caóticos.



a.



b.



c.



d.

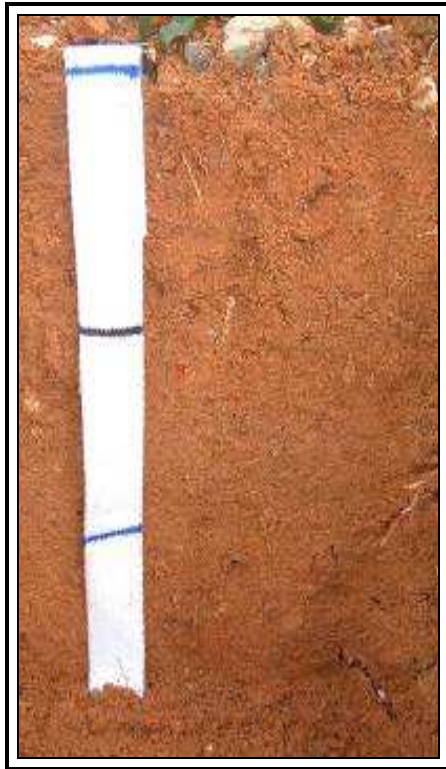
Figura 5. Características del sitio 4, Almoloya, Estado de México.

a). Perfil del Entisol de 22cm de profundidad; b). Bosque de *Pinus-Quercus* en el área de distribución de *M. maculata* c). Ejemplar en fructificación y d) Desarrollo del sistema radical.

Fecha: 8 de julio de 2006. Clave: Sitio 5, Macos.
 Colecto: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/Magdalena Ayala.
 Descrito por: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/Magdalena Ayala.
 Ubicación: Rancho los Corrales de Macos, Temascaltepec Tejupilco, Edo. de México.
 Región fisiográfica: Depresión del Balsas. Clima: (A)C(w2).
 Coordenadas: 100°04'04"W, 18°59'08"N. Altitud: 1711 m.s.n.m.
 Erosión: Hídrica moderada. Pendiente: 8°. Exposición: Noroeste.
 Drenaje superficial: Sitio normal. Drenaje del perfil: Bien drenado.
 Roca prevaeciente: Sedimentaria/metamórfica.
 Vegetación: Bosque de pino-encino.
 Uso actual: Forestal.
 Desarrollo: Bueno, la evolución conjunta del suelo y la vegetación confiere al sitio atributos como profundidad y nutrimentos suficientes para mantenimiento de la productividad.
 Tipo de suelo: Alfisol, Typic Hapludalfs. Horizonte de diagnóstico: Ócrico.
 Especie estudiada: *Manfreda maculata*.

Cuadro 6. Horizontes presentes en el perfil número 5, Macos, Estado de México

Horizonte genético	Profundidad (cm)	Muestra	Descripción.
A	0-12	8	Transición media e irregular, muy húmedo colores que van de amarillo rojizo (7.5YR 6/6) cuando seco a café fuerte (7.5YR 5/8) cuando húmedo y textura franco arenoso. Es de muy a extremadamente pedregoso, con grava, piedras pequeñas y medianas, angulares y redondas. Sin estructura. La permeabilidad es muy lenta. Duro cuando seco, firme si está húmedo y pegajoso cuando muy húmedo; en cuanto a las raíces, estas son de pocas a comunes y delgadas. Los poros son frecuentes y muy finos, discontinuos, tubulares y caóticos.
B	12-28	9	Transición tenue e irregular, muy húmedo, amarillo rojizo (7.5YR 6/6) cuando seco y café fuerte (7.5YR 5/8) cuando seco, cuya textura es franco arenoso, es muy pedregoso, con piedras angulares, redondas, pequeñas. Sin estructura, cuando seco es ligeramente duro, friable si se encuentra húmedo y pegajoso si está muy húmedo. El drenaje es excesivamente lento. Las raíces son comunes y finas. En cuanto a los poros son frecuentes, muy finos, tubulares continuos y caóticos.



a.



b.



c.



d.

Figura 6. Características del Sitio número 5, Macos, Estado de México.

a) Perfil de suelo ABC (Alfisol), b). Bosque de Quercus-Pinus, *M. maculata* se establece en lugares donde el suelo es somero, c). y d). Ejemplares en estado vegetativo, observe las hojas pequeñas, raíces de mayor diámetro y más largas en comparación con el sitio anterior, repitiéndose el patrón de distribución, horizontal.

Fecha: 8 de julio de 2006.

Clave: Sitio 6, San Simón.

Colecto: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/Magdalena Ayala.

Descrito por: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/Magdalena Ayala.

Ubicación: 1 km antes de llegar a la desviación a San Simón de Guerrero, Tejupilco, Edo. de México.

Región fisiográfica: Depresión del Balsas. Clima: (A)C(w2).

Coordenadas: 100°02'59"W, 19°01'04"N. Altitud: 1872 m.s.n.m.

Erosión: Hídrica severa.

Pendiente: 3°. Exposición: Este.

Drenaje superficial: Sitio donador. Drenaje del perfil: Excesivamente drenado.

Roca prevaleciente: Sedimentaria muy intemperizada.

Vegetación: Bosque de pino-encino.

Uso actual: Forestal.

Desarrollo: Bueno, la vegetación presenta un desarrollo moderado cuya altura no sobrepasa los 10m, pero asegura la presencia de mantillo.

Tipo de suelo: Entisol, Typic Udipsamments. Horizonte de diagnóstico: Ócrico.

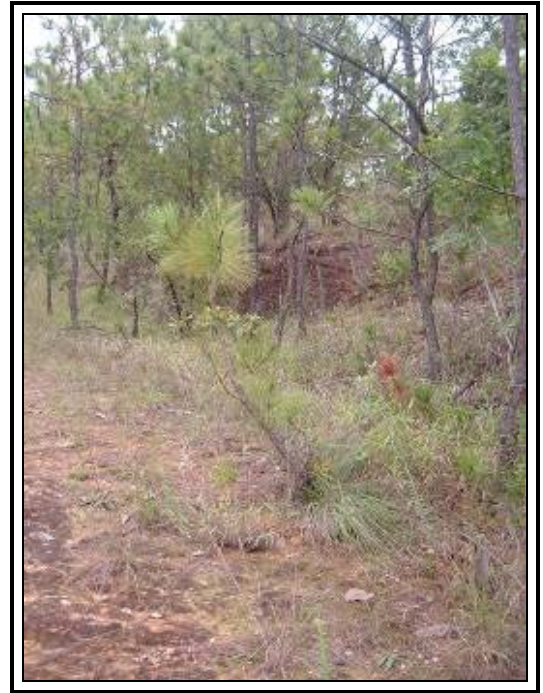
Especie estudiada: *Manfreda maculata*.

Cuadro 7. Horizontes presentes en el perfil número 6, San Simón, Estado de México

Horizonte genético	Profundidad (cm)	Muestra	Descripción.
A	0-8	10	Transición tenue e irregular, cuando muy húmedo, amarillo rojizo (7.5YR 7/8), cuando seco y café fuerte (7.5YR 5/8) cuando húmedo, textura arena migajonosa, pedregoso a muy pedregoso, con piedras pequeñas y medias, con forma angular y laminar; sin estructura. Duro cuando seco, firme cuando húmedo y ligeramente pegajoso si se encuentra muy húmedo. La permeabilidad es muy lenta. Las raíces son abundantes y de finas a medias. En cuanto a los poros son de frecuentes a numerosos y de muy finos a medios, tubulares, discontinuos y caóticos.
C	8-30	11	Transición marcada e irregular, muy húmedo, amarillo rojizo (7.5YR 7/6) seco y café fuerte (7.5YR 5/8) cuando húmedo, arena migajonosa con piedras abundantes, de medias a muy grandes, angulares y laminares. Sin estructura, cuando seco es duro, firme si esta ligeramente húmedo, ligeramente pegajoso cuando muy húmedo, la permeabilidad es excesivamente lenta. Las raíces son excesivamente abundantes y gruesas. En cuanto a los poros, estos son frecuentes, de finos a medios, tubulares continuos y caóticos.



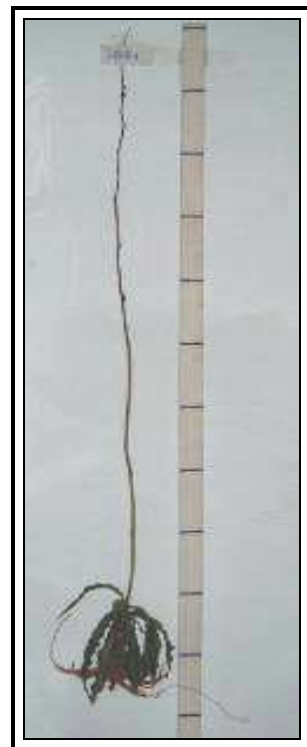
a.



b.



c.



d.

Figura 7. Características del sitio 6, San Simón, Estado de México.

Suelo Entisol, de 30cm, con material parental muy intemperizado a). Vegetación de *Pinus*, la competencia entre *M. maculata* con herbáceas es pobre b). Los ejemplares que se observan en etapa vegetativa c) y en fructificación d) se consideran los de mayor talla estudiada para la especie.

Fecha: 13 de octubre de 2006

Calve: Sitio 7, Temascaltepec Valle de Bravo a 2 Km.

Colecto: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/José Luís Martínez/María Cristina Nava.

Descrito por: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/José Luís Martínez/María Cristina Nava.

Ubicación: Carretera Temascaltepec-Valle de Bravo a 2 Km de Temascaltepec, Estado de México

Región fisiográfica: Depresión del Balsas. Clima: (A)C(w2).

Coordenadas: 100°00'26"W, 19°04'14"N Altitud: 2060 m.s.n.m.

Erosión: Hídrica moderada. Pendiente: 4°. Exposición: Suroeste.

Drenaje superficial: Sitio donador. Drenaje del perfil: Bien drenado.

Roca prevaleciente: Basalto, andesita. Vegetación: Bosque de pino-encino.

Uso actual: Forestal limitado.

Desarrollo: Bueno, la vegetación densa esta dominada por herbáceas que determinan un flujo dinámico de los nutrimentos, los arbustos y árboles son escasos y maduros.

Tipo de suelo: Inseptisol, Udertic Haplustepts. Horizonte de diagnóstico: Úmbrico.

Especie estudiada: *Manfreda nanchitlensis*.

Cuadro 8. Horizontes presentes para el perfil número 7, Temascaltepec Valle de Bravo a 2 Km, Estado de México.

Horizonte genético	Profundidad (cm)	Muestra	Descripción.
A1	0-11	12	La transición es marcada y ondulada; se encuentra húmedo, cuando seco es café (10YR 5/3) y café amarillento oscuro (10YR 4/4) cuando húmedo, textura franco arenoso y permeabilidad moderada; con piedras de todo tamaño, subangulares y extremadamente pedregoso. Estructura poliédrica subangular poco desarrollada. Cuando seco es ligeramente duro, si se encuentra ligeramente húmedo es firme y es ligeramente pegajoso cuando muy húmedo. Las raíces son extremadamente abundantes y de diámetros variados. Los poros son numerosos, de todos tamaños, tubulares, discontinuos y caóticos.
A2	11-23	13	Transición tenue y ondulada, se encuentra muy húmedo, de color amarillo (10YR 7/6) cuando seco y cuando húmedo es café amarillento (10YR 5/6), textura franco arenoso, permeabilidad lenta, las rocas son laminares, de tamaño medio a grandes. La estructura poliédrica subangular poco desarrollada, cuando seco es ligeramente duro, cuando húmedo es friable, muy pegajoso cuando se encuentra muy húmedo. Con raíces abundantes a extremadamente abundantes y diámetro medias a gruesas. Los poros son de frecuentes a numerosos, medianos, tubulares, continuos, discontinuos y caóticos.
B	23-38	14	La transición es marcada y ondulada, permeabilidad lenta, se encuentra húmedo, cuando seco es amarillo pardo 10YR 6/6 y cuando húmedo café 10YR 5/3, la textura es franco arenoso la estructura es poliédrica subangular poco desarrollada. Tiene de grava a piedras medias laminares, extremadamente pedregoso. Cuando seco es duro, cuando húmedo es friable y cuando muy húmedo es muy pegajoso. La cantidad de raíces es abundante y son gruesas; en cuanto a los poros son frecuentes, finos, tubulares, vesiculares, continuos, discontinuos y caóticos.



a.



b.



c.

Figura 8. Características del sitio 7, Temascaltepec Valle de Bravo a 2 Km, Estado de México.

Suelo Inceptisol, profundidad de 38 cm, predomina el color pardo amarillento (a), la competencia entre las manfredas y herbáceas es muy intensa así como con algunos arbustos (b) y el desarrollo radical de *M. nanchititlensis* es diferente, se observa un mayor vigor de raíces (c).

Fecha: 13 de octubre de 2006. Clave: Sitio 8, Carretera Tejupilco-Temascaltepec, Km 70.

Colecto: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/José Luís Martínez/María Cristina Nava.

Descrito por: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/José Luís Martínez/María Cristina Nava.

Ubicación: Carretera Tejupilco-Temascaltepec, km 70, Edo. de México.

Región fisiográfica: Depresión del Balsas. Clima: (A)C(w2).

Coordenadas: 100°03'22"W, 19°03'10"N. Altitud: 1917m.s.n.m.

Erosión: Hídrica Moderada.

Pendiente: 25°.

Exposición: Oeste.

Drenaje superficial: Sitio donador.

Drenaje del perfil: Excesivamente drenado.

Roca prevalectante: Sedimentaria.

Vegetación: Bosque de pino-encino.

Uso actual: Forestal.

Desarrollo: Bueno, árboles de 10 a 15 m de altura que aseguran la permanencia de un espesor de mantillo que protege al suelo contra la erosión.

Tipo de suelo: Entisol, Haplic Ustarents. Horizonte de diagnóstico: Sin horizonte.

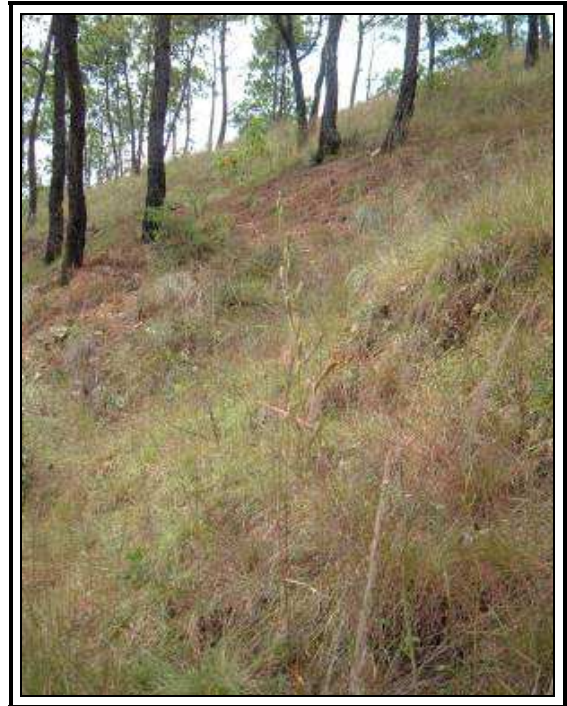
Especie estudiada: *Manfreda nanchitlensis*.

Cuadro 9. Horizontes presentes en el perfil número 8, Carretera Tejupilco-Temascaltepec, Km 70, Estado de México.

Horizonte genético	Profundidad (cm)	Muestra	Descripción.
A	0-7	15	La transición es marcada e irregular, húmedo, café amarillento claro (10YR 6/4) cuando seco y café (10YR 5/3) cuando húmedo, textura franco arcillo arenoso y la permeabilidad es moderada. Las piedras son grandes y es excesivamente pedregoso. La estructura es laminar; cuando seco es duro, cuando húmedo es firme y ligeramente pegajoso cuando muy húmedo. Las raíces son abundantes y gruesas mientras que los poros son numerosos, muy finos, intersticiales, tubulares, continuos, discontinuos y caóticos.
C	7-58	16	La transición es marcada e irregular, se encontró húmedo, amarillo (10YR 8/6) cuando seco y amarillo pardo (10YR 6/8) cuando húmedo, franco arcillo arenoso, extremadamente pedregoso, con permeabilidad lenta a moderada, las piedras son grandes a muy grandes, con estructura laminar; cuando seco es blando, friable cuando húmedo y cuando muy húmedo es ligeramente pegajoso. Las raíces son extremadamente abundantes y de todos tamaños. Los poros son frecuentes, de finos a medianos, continuos y discontinuos.



a.



b.



c.

Figura 9. Características del Sitio 8, Carretera Tejupilco-Temascaltepec, Km 70, Estado de México.

Perfil de suelo AC (Entisol) con material parental muy intemperizado de 58 cm de profundidad, con colores rojizos y amarillentos a) Bosque de *Pinus* con fuerte pendiente, se destaca la gran perturbación de éste b), como se observa en c), durante el estado vegetativo tiene un gran número de hojas y el número de raíces es bajo.

Fecha: 22 de noviembre de 2006. Clave: Sitio 9, Toluca-Temascaltepec, Km. 63.

Colecto: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/José Luís Martínez/María Cristina Nava.

Descrito por: Ramiro Ríos/Nadia Martínez/José Luís Martínez/María Cristina Nava.

Ubicación: Carretera Toluca-Temascaltepec, Km. 63, antes de llegar a Temascaltepec.

Región fisiográfica: Depresión del Balsas. Clima: C(w2).

Coordenadas: 100°02'4.07"W, 18°56'4.07"N. Altitud: 2137 m.s.n.m.

Erosión: Hídrica severa. Pendiente: 16°. Exposición: Este.

Drenaje superficial: Sitio donador Drenaje del perfil: Bien drenado.

Roca prevaeciente: Sedimentaria. Vegetación: Bosque de pino-encino.

Uso actual: Forestal y pecuario.

Desarrollo: Regular, la erosión hídrica y eólica debida a la escasa cubierta vegetal arbórea además de la pendiente pronunciada favorece la erosión y el lavado de nutrimentos.

Tipo de suelo: Alfisol, Typic Durastalfs. Horizonte de diagnóstico: Úmbrico.

Especie estudiada: *Manfreda nanchitlensis*.

Cuadro 10. Horizontes presentes en el perfil número 9, Toluca-Temascaltepec, Km. 63, Estado de México

Horizonte genético	Profundidad (cm)	Muestra	Descripción.
A1	0-15	17	La transición es tenue e irregular, el suelo se encuentra húmedo, de color amarillo (10YR 7/6) cuando seco y café amarillento (10YR 5/4) cuando húmedo, textura franco arcillo-arenosa, permeabilidad moderada, ligeramente pedregoso con piedras medias angulares y subangulares, angulares, la estructura es poliédrica subangular. Las raíces son abundantes, finas a gruesas. Cuando seco es duro, si se encuentra húmedo es firme y cuando muy húmedo es pegajoso. Los poros frecuentes son de finos a medianos, tubulares, discontinuos y caóticos.
A2	15-40	18	La transición es tenue e irregular, se encuentra húmedo, cuando seco es amarillo (10YR 7/6) y cuando húmedo es café amarillento (10YR 5/6), la textura es franco arenosa. El horizonte es pedregoso con piedras subangulares, la permeabilidad es de moderada a lenta, la estructura es poliédrica subangular. Si esta seco es duro, firme cuando húmedo y ligeramente pegajoso cuando muy húmedo. Las raíces van de delgadas a medias y son comunes mientras que los poros son tubulares, intersticiales, muy finos, frecuentes, continuos, discontinuos y caóticos.
B	40-67	19	La transición es media y ondulada, se encuentra húmedo, el suelo es amarillo pardo (10YR 6/6) en seco y café amarillento (10YR 5/8) cuando húmedo, de textura franco arenoso, permeabilidad lenta, las raíces son finas, pocas y delgadas. Con piedras grandes subangulares. La estructura es poliédrica subangular; si se encuentra seco es ligeramente duro, cuando húmedo es firme y ligeramente pegajosos si se encuentra muy húmedo. Los poros son de muy finos a finos, tubulares, continuos, discontinuos y caóticos.



a.



b.



c.

Figura 10. Características del sitio 9, Toluca-Temascaltepec, Km. 63, Estado de México.

Perfil del suelo ABC (Alfisol), (67 cm de profundidad), con una alta densidad de raíces, de tonalidades rojizas y amarillentas (a), Bosque de *Quercus* con problemas de erosión, pendiente pronunciada (16°), alta pedregosidad y sitio muy erosionado (b). Los ejemplares de *M. nanchitlensis* son más finos ya que presentan menor biomasa (c).

7.2 Poblaciones de *Manfreda* estudiadas

M. scabra

Los sitios de estudios de *M. scabra* están ubicados en Bosque de *Quercus* con clima Cb'(w2) semifrío subhúmedo con temperatura media anual entre 5 y 12 °C, en pastizal con Enebro (*Juniperus communis*) en un clima BS1kw, semiárido templado con temperatura media anual entre 12 y 18 °C y en un bosque de *Quercus* ubicado en un clima C(w2), templado subhúmedo con temperatura media anual entre 12 y 18 °C (Cuadro 11). En los tres casos *M. scabra* se encuentra ocupando un hábitat con exposición este u oeste, en donde la radiación solar es directa con un número de horas luz que varía de 8 a 12, en los tres sitios se presenta afloramiento de rocas que pueden ser sedimentaria (caliza) o volcánica como granito o basalto, en suelos Entisol con epipedón ócrico o bien en Molisol con epipedón mólico y Andisol con epipedón úmbrico (Soil Survey Staff, 1999) en pendientes entre 40 y 45°, pese a ello la erosión es casi imperceptible. Los suelos en los sitios específicos donde se localizó a la especie son más someros en comparación con el resto del área donde la vegetación silvestre es arbórea y típica de cada ambiente, excepto en Sombrerete donde el uso del suelo circundante a la población de manfredas tiene un uso agrícola-pecuario o bien se encuentra una vía de comunicación terrestre y cuya pendiente es de 3° aproximadamente. La especie normalmente se encuentra compitiendo con un estrato arbustivo y herbáceo bien representados, cuya cobertura total varía de 60 a 80%, es decir, la competencia por los recursos entre *Manfreda* y las demás especies es fuerte, pese a ello *Manfreda* tiene poblaciones numerosas con 150 a 500 individuos y densidades de 3 a 10 especímenes por metro cuadrado (cuadro 12).

M. maculata

La vegetación donde se encuentra *M. maculata* es esencialmente Bosque de *Pinus*, y solo en uno de los sitios se encontró Bosque mixto *Pinus-Quercus* siempre en el clima (A)C(w2), semicálido subhúmedo del grupo C, con temperatura media anual mayor a 18 °C (Cuadro 11). Generalmente se le encuentra en exposiciones este y oeste en donde la radiación solar varía de 10 a 11 horas y puede ser directa o filtrada en un 50% de las horas luz, debido a que la densidad de la vegetación arbórea les genera sombra. La especie se encuentra uniformemente distribuida en sus hábitats naturales (no tiene distribución localizada) en extensas áreas de superficie cuyo material geológico es siempre roca sedimentaria con grados variables de intemperismo, en algunos casos con intrusiones de rocas metamórficas; principalmente en suelos Entisoles y en menor grado en Alfisoles, siempre con epipedón ócrico. Las pendientes son suaves de 3 a 12° en

donde la erosión varía desde imperceptible hasta severa y se debe a un efecto combinado de la intensidad del deterioro de los ecosistemas, abundancia de la precipitación y pendiente. En las áreas en que se distribuye *M. maculata*, compite más con la vegetación arbórea por luz y nutrimentos, y en menor grado con la vegetación herbácea por nutrimentos, esta especie tiene densidades que varían de 7 a 9 individuos por m² y sus poblaciones son numerosas de 300 a más de 1000 individuos. Se le encontró en suelos ácidos y poco fértiles (NOM-021-SEMARNAT-2000), sometidos al lavado por las altas precipitaciones y lo somero de los suelos.

M. nanchititlensis

La vegetación donde se encuentra *M. nanchititlensis* es principalmente Bosques de *Pinus* con *Quercus* asociado o bien Bosques de *Quercus* con *Pinus* asociado, cuyo clima dominante es (A)C(w2) subhúmedo del grupo C, con temperatura media anual mayor de 18°C y C(w2) templado subhúmedo con temperatura media anual entre 12 y 18°C (Cuadro 11). Se le encuentra en exposiciones oeste y este en donde la radiación solar varía de 10 a 12 horas y es directa o filtrada en un 50% de las horas luz, debido a que la densidad de la vegetación arbórea le genera sombra. La especie se encuentra uniformemente distribuida en sus hábitats naturales (no tiene distribución localizada) ocupa extensas áreas de superficie cuyo material geológico es roca sedimentaria, sin embargo se le encontró en una de las localidades sobre basalto y andesita, crece en suelos profundos o bien donde el material geológico esta fuertemente intemperizado. Ésta especie se distribuye en diferentes tipos de suelo, en este estudio se le encontró en Entisoles (Soil Survey Staff, 1999) sin horizonte de diagnóstico, en Inseptisoles y Alfisoles, ambos con epipedón úmbrico, en estos últimos en vegetación de *Pinus* con *Quercus*, donde el mantillo aportado por la cubierta vegetal influencia su establecimiento y desarrollo al favorecer los procesos de mineralización de los residuos, ciclo de nutrimentos, infiltración de la precipitación, almacenamiento de la humedad y aporte de una mayor cantidad de compuestos ácidos al suelo (Chapin *et al.*, 1995; Carney, 2005). *M. nanchititlensis* tiene baja densidad poblacional no mayor a 3 individuos por m² sin embargo, sus poblaciones son grandes, de 200 a más 500 individuos y compiten por luz y nutrimentos con la vegetación herbácea principalmente y en menor grado con la arbustiva y arbórea (Howard, 1998).

Cuadro 11. Factores que limitan la presencia y el desarrollo de las etapas fonológicas en las poblaciones de las manfreda.

Especie de Manfreda	Sitio	Nombre del sitio	Vegetación	Clima:	Tipo desuelo	Pendiente	Roca	Competencia	Tamaño de población	Densidad (ind/m²)	Radiación solar	Radiación (hrs)	Grado de erosión	Exposición
<i>M. scabra</i>	1	Zacualtipan.	Bosque de <i>Quercus</i>	Cb'(w2).	Typic Ustipsamments	45°	Sedimentaria	Arbustivas (50%)y herbáceas(30%)	150	5	Directa.	8	Hídrica imperceptible	Este.
	2	Sombrerete.	Pastizal natural con <i>Juniperus</i>	BS1kw.	Entic Vermustolls	3°	Caliza	Arbustivas (20%)y herbáceas(40%)	500	10	Directa.	12	Hídrica imperceptible	Oeste.
	3	Ávila Camacho.	Bosque de <i>Quercus</i>	C(w2).	Thaptic Haplustands	40°	Granito, basalto	Arbórea (30%), arbustivas (10%) y herbáceas (30%)	400-300	3	Directa y filtrada.	8	Hídrica moderada	Suroeste.
<i>M. maculata</i>	4	Almoloya.	Bosque de <i>Pinus</i>	(A)C(w2).	Spodic Udipsamments	12°	Sedimentaria	Arbórea (30%), arbustiva (10) y herbáceas (20%)	300	9	Directa y filtrada.	10	Hídrica imperceptible.	Oeste
	5	Macos.	Bosque de <i>Pinus</i> con <i>Quercus</i>	(A)C(w2).	Typic Hapludalfs	8°	Sedimentaria-Metamórfica	Arbórea (20%), arbustivas (20%) y herbáceas (20%)	900	7	Directa y filtrada.	10	Hídrica moderada.	Noroeste.
	6	San Simón.	Bosque de <i>Pinus</i>	(A)C(w2).	Typic Udipsamments	3°	Sedimentaria-intemperizada	Arbórea (20%), arbustivas (40%) y herbáceas(30%)	1000	9	Directa y filtrada.	11	Hídrica severa.	Este.
<i>M. nanchitlensis</i>	7	Temascaltepec-Valle de Bravo	Bosque de <i>Pinus</i> con <i>Quercus</i>	(A)C(w2).	Udertic Haplustepts	4°	Basalto. Andesita	Arbórea (20%), arbustivas (20%)y herbáceas (60%).	500	3	Directa.	12	Hídrica moderada	Suroeste.
	8	Temascaltepec-Tejupilco	Bosque de <i>Pinus</i>	(A)C(w2).	Haplic Ustarents	2°	Sedimentaria	Arbórea (20%), arbustivas (20%) y herbáceas (40%)	300	2	Directa y filtrada.	10	Hídrica Moderada.	Oeste.
	9	Toluca-Temasaltepec	Bosque de <i>Pinus</i> con <i>Quercus</i>	C(w2).	Typic Durustalfs	16°	Sedimentaria	Arbórea (20%), arbustiva (10%) y herbáceas (30%)	200	1	Directa y filtrada.	10	Hídrica severa.	Este.

Descripción de la simbología ocupada para tipo de clima:

(A)C(w2) Semicálido subhúmedo del grupo C, temperatura media anual mayor de 18°C, temperatura del mes más frío menor de 18°C, temperatura del mes más caliente mayor de 22°C

BS1kw: Semiárido, templado, temperatura media anual entre 12°C y 18°C, temperatura del mes más frío entre -3°C y 18°C, temperatura del mes más caliente menor de 22°C

Cb'(w2): Semifrío, subhúmedo con verano fresco largo, temperatura media anual entre 5°C y 12°C, temperatura del mes más frío entre -3°C y 18°C, temperatura del mes más caliente bajo 22°C

C(w2): Templado, subhúmedo, temperatura media anual entre 12°C y 18°C, temperatura del mes más frío entre -3°C y 18°C y temperatura del mes más caliente bajo 22°C

7.3 Parámetros físicos y químicos del suelo

En el cuadro 12 se muestran los resultados de la caracterización física y química del laboratorio realizada a las muestras de suelo recolectadas en cada uno de los sitios en que se localizaron a las poblaciones de *Manfreda*; con base en estos resultados se describe a continuación el ambiente edáfico para las tres especies.

M. scabra

Esta especie se distribuye en suelos someros (<36cm) hasta profundos (>54cm), pedregosos con rocas desde pequeñas hasta muy grandes que favorecen el almacenamiento de humedad, de textura franco arenosa principalmente, sin embargo *M. scabra* también puede encontrarse en suelos de textura más gruesa, los suelos para esta especie pueden ser café amarillento hasta café oscuro (Munsell Soil Color Chart, 1990), estos últimos son los más frecuentes, las densidades aparentes oscilan desde 1.04 hasta 1.37 g/cc, bien drenados con adecuada porosidad que oscilan entre los 43.38 a 55.62% (NOM-021-SEMARNAT-2000). Se encontró de buena a alta retención de humedad, pH de neutros a ligeramente alcalinos excepto para Ávila Camacho que es moderadamente ácido (5.8-6.7), *M. scabra* crece en suelos no salinos con conductividades eléctricas no mayores a 0.77 dS m⁻¹, los contenidos de materia orgánica varían de 0.98 a 15.48 en cuanto a este componente (NOM-021-SEMARNAT-2000), cabe señalar que cuando el suelo es más somero el contenido de materia orgánica es mayor y contribuye favorablemente en los procesos ecosistémicos favoreciendo un ambiente edáfico propicio para esta especie cuya talla es de las más grandes encontrada en el género. El alto contenido de M. O. del suelo de Zacualtipan explica la elevada capacidad de intercambio catiónico y retención de humedad contribuyendo de manera más efectiva a la fertilidad del suelo y disponibilidad de recursos para el crecimiento de esta especie en el sitio (NOM-021-SEMARNAT-2000), puede observarse que en este sitio tenemos el más grande de los almacenes de carbono en el suelo de los 9 sitios que comprende este estudio. Desde luego este punto, Bosque de *Quercus*, es donde *M. scabra* se establece en un suelo en donde la cubierta vegetal y particularmente la composición de las especies tienen influencia directa en sus propiedades como estructura (Scott, 1998), pH (Binkley, 1996) y reservas de nutrimentos (Howard, 1998), favoreciendo la estabilidad del ecosistema (González, 1994).

M. maculata

Esta especie tiene una fuerte tendencia a distribuirse en suelos someros (<22cm), donde sus densidades poblaciones son mayores y cuando son más profundos las densidades de las manfredas se reducen considerablemente (Cuadro 12), siempre en suelos muy pedregosos, tiene afinidad por texturas franco arenosas o más gruesa como arena migajonosa, de colores mas bien claros a amarillo rojizos (Munsell Soil Color Chart, 1990), con densidades aparentes desde 0.97 hasta 1.19 g/cm³, con buen espacio poroso que oscila entre 51.57 y 58.4%, normalmente con buena retención de humedad. *M. maculata* esta presente en suelos ácidos a muy ácidos, no salinos, pobres en materia orgánica, para dos de los sitios es tan bajo como 0.77% o menos y cuando muy alto es de 2.11%; por su textura y contenido de materia orgánica los suelos son de baja capacidad de intercambio catiónico (4.23- 12.46 cmol kg⁻¹, NOM-021-SEMARNAT-2000). Cabe señalar que *M. maculata* es la especie cuyos individuos son los de menor talla de las aquí estudiadas y se distribuye en suelos forestales que soportan comunidades de pino-encino, todos ellos con alta precipitación, sujetos al lavado de bases, con fuerte intemperismo de los materiales geológicos que heredan al suelo un color influenciado por las formas químicas de hierro, hematita y limolita, en general de baja fertilidad. Para esta especie se encontró que los suelos en que se distribuye tienen los almacenes de carbono más pequeños de los registrados en este estudio y no son mayores a 3.6% de la masa total del suelo.

M. nanchitlensis

Se encuentra presente en suelos profundos (>67 cm), pedregosos a extremadamente pedregosos, con rocas de todos tamaños y con grados variables de intemperismo, esta especie se distribuye en suelos donde la clase textural es de franco arenosa a franco arcillo-arenosa, éstas últimas con el mayor contenido de arcillas de todos los suelos aquí estudiados, estos fueron los suelos más húmedos con colores de amarillo a café (Munsell Soil Color Chart, 1990), lo cual indica claramente el alto contenido de hierro en forma de limolita, las densidades del suelo también fueron bajas, desde 0.93 a 1.11g cm⁻³ con buen porcentaje de espacio poroso (52.39-58.98%) y moderada retención de humedad (Cuadro 12). Por otra parte *M. nanchitlensis* demanda de suelos con pH bastante homogéneo en el medio edáfico, que oscila de 4.8 a 5.59 indistintamente de la profundidad del suelo, no salinos, con conductividades eléctricas cercanas a la unidad en dos de los tres sitios muestreados y de pobres a moderadamente ricos en materia orgánica (1.77-5.99%); son

suelos con poca capacidad de almacenar nutrimentos pues tiene un complejo de cambio que no permite una capacidad de intercambio catiónico superior a los $8.47 \text{ cmol kg}^{-1}$ (NOM-021-SEMARNAT-2000). *M. nanchititlensis* se distribuye en sitios cuyo tipo de vegetación es el bosque de *Pinus* con *Quercus*, en algunas localidades el tipo de vegetación es bosque de *Pinus*, esto la ubica espacialmente a mayor altitud con respecto a *M. maculata*, es decir se presenta un desplazamiento espacial a lo largo de un gradiente altitudinal cuando ambas especies están puras. Cuando coexisten formando poblaciones mixtas *M. maculata-M. nanchititlensis* en bosque de *Pinus* con *Quercus*, presentan similitudes en sus requerimientos edáficos, es decir, suelos ácidos, lavados, pobres en M. O. y baja CIC.

Finalmente es importante señalar que en los tres sitios estudiados para *M. nanchititlensis*, se encontró que los almacenes de carbono son mayores que los observados para *M. maculata* e incluso para *M. scabra* excepto para la localidad de Zacualtipan. Desde luego en función de los almacenes de carbono están también los bancos de otros nutrimentos (Hooper, 1998), sobre todo en aquellas formas químicas orgánicas, de este modo, cuanto mayor es el almacén de carbono y nutrimentos en el suelo mayor es el espesor del piso forestal aportado por la cubierta vegetal y por lo tanto este tiene influencia en los procesos ecosistémicos como flujo de nutrimentos, tasas de mineralización de la materia orgánica (García-Oliva, 2006), biomasa microbiana, tasas de infiltración, cambios de estructura, porcentaje de saturación de bases, entre otros, todos ellos en conjunto determinan la estabilidad del ambiente edáfico (Scott, 1998) que hace posible el establecimiento o permanencia y desarrollo de las comunidades y sus componentes específicos.

Cuadro 12. Resultados de los análisis de laboratorio realizados a las muestras de suelo.

Sitio	Nombre del sitio	Muestra	Horizonte	Profundidad (cm)	%arc	%limo	%arena	Clase textural	Color seco	Color húmedo
1	Zacualtipan	1	A	0-23	12	10	78	Franco arenoso	10YR 5/6 Café amarillento	10YR 5/8 Café amarillento
		2	C	23-36	17.36	2	81	Franco arenoso	10YR 5/3 Café	10YR 3/4 Café amarillento obscuro
2	Sombrerete	3	A	0-35	5.86	10.5	84	Arena migajonosa	7.5YR 4/3 Café obscuro	7.5YR 3/3 Café obscuro
3	Ávila Camacho	4	A	0-25.7	4.64	12	83	Franco arenoso	10YR 4/3 Café obscuro	10YR 2/2 Café obscuro
		5	B	25.7-54.5	0.64	17	82	Franco arenoso	10YR 6/3 Café pardo	10YR 5/3 Café
4	Almoloya	6	A	0-9	7	17	76	Franco arenoso	10YR 6/4 Café amarillento claro	10YR 7/3 Café muy pardo
		7	C	9-22cm	9	20	71	Franco arenoso	10YR 7/4 Café muy pardo	10YR 5/6 Café amarillento
5	Macos	8	A	0-12.3	19.86	11.5	69	Franco arenoso	7.5YR 6/6 Amarillo rojizo	7.5 YR 5/8 Café fuerte
		9	B	12.3-28.3	20	10	70	Franco arenoso	7.5YR 6/6 Amarillo rojizo	7.5YR 5/8 Café fuerte
6	San Simón	10	A	0-7.5	17.5	10.5	72	Arena migajonosa	7.5YR 7/8 Amarillo rojizo	7.5YR 5/8 Café fuerte
		11	C	7.5-29.5	17	8	75	Arena migajonosa	7.5YR 7/6 Amarillo rojizo	7.5YR 5/8 Café fuerte
7	Temascaltepec-Valle de Bravo	12	A1	0-11	15.72	20	64	Franco arenoso	10YR 5/3 Café	10YR 4/4 Café amarillento obscuro
		13	A2	11-22.5	18.72	20	61	Franco arenoso	10YR 7/6 Amarillo	10YR 5/6 Café amarillento
		14	B	22.5-37.5	18.72	20	61	Franco arenoso	10YR 6/6 Amarillo pardo	10YR 5/3 Café
8	Temascaltepec-Tejupilco	15	A	0-7	21.72	9	69	Franco arcillo-arenoso	10YR 6/4 Café amarillento claro	10YR 5/3 Café
		16	C	7-58,2	33.72	0	66	Franco arcillo-arenoso	10YR 8/6 Amarillo	10YR 6/8 Amarillo pardo
9	Toluca-Temascaltepec	17	A1	0-15	25.72	3	71	Franco arcillo-arenoso	10YR 7/6 Amarillo	10YR 5/4 Café amarillento
		18	A2	15-40	24.72	13	62	Franco arenoso	10YR 7/6 Amarillo	10YR 5/6 Café amarillento
		19	B	40-67	23.72	7	69	Franco arenoso	10YR 6/6 Amarillo pardo	10YR 5/8 Café amarillento

Cuadro 12. (Continuación).

Sitio	Nombre del sitio	Muestra	Horizonte	Profundidad (cm)	Agua a CC (%)	Densidad aparente (g/cc)	Densidad real (g/cc)	Espacio Poroso (%)	M. O. (%)	C (%)	CIC (cmol kg ⁻¹)	pH	C.E. (dS m ⁻¹)
1	Zacualtipan	1	A	0-23	90.23	1.04	2.35	55.62	15.49	27	55.29	7.65	0.30
		2	C	23-36	118.31	1.05	1.85	43.38	14.79	25	44.46	7.35	0.77
2	Sombrerete	3	A	0-35	51.40	1.30	2.41	46.05	2.32	4	14.70	7.27	0.19
3	Ávila Camacho	4	A	0-25.7	56.94	1.257	1.66	24.64	3.02	5.2	15.29	5.81	0.12
		5	B	25.7-54.5	38.31	1.37	1.98	30.83	0.98	1.7	16.77	6.7	0.64
4	Almoloya	6	A	0-9	79.17	1.06	2.24	52.672	2.11	3.6	7.29	3.81	0.1
		7	C	9-22	60.57	1.19	2.67	55.41	1.55	2.7	4.23	4.23	0.95
5	Macos	8	A	0-12.3	63.27	1.07	2.52	57.47	0.77	1.3	9.64	4.83	0.4
		9	B	12.3-28.3	63.64	1.01	2.42	58.04	0.36	0.6	7.99	4.77	0.10
6	San Simón	10	A	0-7.5	59.12	1.10	2.27	51.57	0.36	0.6	12.46	4.57	0.03
		11	C	7.5-29.5	60.16	0.97	2.27	57.27	0.63	1.1	11.99	4.48	0.121
7	Temascaltepec-Valle de Bravo	12	A1	0-11	41.99	0.93	2.27	58.98	5.99	10	6.58	5.26	0.98
		13	A2	11-22.5	33.56	1.06	2.44	56.40	3.53	6.1	7.29	5.6	0.9
		14	B	22.5-37.5	36.99	1.07	2.46	56.44	3.53	6.1	8.47	5.59	0.95
8	Temascaltepec-Tejupilco	15	A	0-7	34.67	0.93	1.99	52.85	2.57	4.4	5.64	5.52	1.13
		16	C	7-58,2	30.95	1.11	2.58	56.77	1.42	2.4	3.76	4.8	0.28
9	Toluca-Temascaltepec	17	A1	0-15	32.47	1.07	2.36	54.32	2.82	4.9	5.17	4.98	0.39
		18	A2	15-40	28.80	1.07	2.55	57.84	2.12	3.7	5.88	5.57	0.18
		19	B	40-67	37.32	1.08	2.27	52.39	1.77	3.1	5.88	5.43	0.16

De las tres especies de manfredas aquí estudiadas, es importante establecer las diferencias edáficas más importantes que permitan entender la relación suelo-planta y por ende explicar en parte su distribución ecológica; para ello fue necesario elaborar el cuadro 13, en el cual se muestran los intervalos de los factores ambientales: altitud, vegetación, tipo de material geológico y edáficos pH, C. I. C. y M.O. que permiten establecer diferencias de los ambientes para las tres especies. De este modo para *M. scabra* se observó que no existe especificidad en el tipo de material geológico, se distribuye en contrastantes tipos de vegetación y climas y se le encontró en una amplia altitud, en suelos desde ácidos 5.85 hasta ligeramente alcalinos 7.65, con las conductividades eléctricas más altas y de moderada hasta alta CIC (14.7-55.2 cmol kg⁻¹, NOM-021-SEMARNAT-2000).

Por otra parte *M. maculata* y *M. nanchititlensis* se distribuyen en un ambiente más homogéneo pero que entre sí difiere de manera sobresaliente, así al comparar el ambiente de *M. maculata* con el de *M. nanchititlensis*, en este mismo cuadro 13, encontramos que a la primera se le encuentra exclusivamente en rocas sedimentaria, suelos pedregosos, en bosques dominados por el género *Pinus*, cuyos pH son más ácidos, más pobres en materia orgánica, con mayor CIC y las más bajas CE entre todas las muestras (NOM-021-SEMARNAT-2000). Mientras que los suelos donde está *M. nanchititlensis* presentan mayor contenido de materia orgánica y C.I.C. menor, pero son de pH ligeramente menos ácido, se distribuye en suelos excesivamente pedregosos, derivados de rocas sedimentarias, andesitas o basalto, en cuya cubierta vegetal domina el género *Pinus* con *Quercus* asociados, en altitudes por arriba de las que ocupa *M. maculata*.

Cuadro. 13. Características ambientales y propiedades del suelo que influyen en la presencia de las especies estudiadas.

Sitios	Nombre del sitio	Especie estudiada	Altitud (m.s.n.m.)	Vegetación	Pedregosidad	Tipo de roca	Propiedades de los suelos			Grado de intemperismo
							pH	CE (dS m ⁻¹)	M.O. (%)	
1	Zacualtipan									
2	Sombrerete	<i>M. scabra</i>	2090-2900	Muy variable desde Bosque de <i>Quercus</i> hasta Pastizal	Pedregoso	Sedimentaria, Caliza y Granito	5.85-7.65	0.64-0.77	15.49-0.98	+
3	Ávila Camacho									
4	Almoloya									
5	Macos	<i>M. maculata</i>	1711-1872	Bosque de <i>Pinus</i> .	Pedregoso Excesivamente	Sedimentaria-metamórfica-intemperizada	3.81-4.83	0.1-0.95	2.11-0.36	++
6	San Simón									
7	Temascaltepec-Valle de Bravo									
8	Temascaltepec-Tejupilco	<i>M. nanchititlensis</i>	1917-2137	Bosque de <i>Pinus</i> con <i>Quercus</i>	Excesivamente	Basalto y sedimentaria	4.8-5.59	0.16-1.13	1.42-5.99	+++
9	Toluca-Temascaltepec									

7.4 Elementos cuantificados en el suelo

Los nutrientes esenciales determinados por la técnica PIXE fueron P, S, Cl, K, Ca, Fe, Cu y Zn, y algunos necesarios como el Cr, V y Tl, en los cuadros 14 y 15 se pueden observar las concentraciones de estos, así como en las Figuras 11, 12, 13, 14, 15 y 16 se muestran la variabilidad de las concentraciones por horizonte y perfiles de suelo.

M. scabra.

Una mayor concentración de los elementos P, S, Cl, Ca y Cr (Figuras 11, 12 y 13) se presenta en los hábitats que ocupa esta especie, mientras que el Fe, V, Tl y Cu (Figuras 14, 15 y 16) presentan las más bajas concentraciones respecto a las encontradas para las otras dos especies, el resto de los nutrientes tiene una concentración intermedia, con base en esto puede señalarse que el ambiente edáfico para esta especie es relativamente homogéneo, en cuanto a la disponibilidad de nutrientes se refiere, pese a la amplia distribución geográfica, climática y de vegetación que tiene la especie. Hobbs *et al.* (1995) reportan que cuanto mayor es la diversidad y riqueza de especies están asegurados los procesos ecosistémicos como: productividad primaria, productividad secundaria, descomposición, ciclos de nutrientes, hidrología, desarrollo y fertilidad del suelo.

M. maculata

Para esta especie se encontró una mayor concentración de K, Fe, V, Tl, Cu y Zn (cuadro 14 y 15; Figuras 14, 15 y 16) en su ambiente edáfico, sin embargo son los suelos más pobres en P, el resto de los elementos tiene concentraciones intermedias. En los suelos que ocupa esta especie se encontró la mayor variabilidad en la concentración de nueve de los nutrientes, lo cual habla de la heterogeneidad en cuanto a la disponibilidad de nutrientes se refiere, esto se explica porque en el área de distribución de esta especie encontramos como dominantes ecológicos a los componentes del género *Pinus*, cuya calidad del mantillo es, desde del punto de vista composición química elemental más pobre, comparada con el género *Quercus*, la vegetación está más alterada (Kappelle, 1996). Los suelos para *Manfreda maculata* son particularmente ricos en micronutrientes entre los que se incluye al Fe (Figura 14), cuarto elemento más abundante en la corteza terrestre, creemos que la distribución de *M. maculata* puede estar ligada a la abundancia de los micronutrientes Fe, Cu y Zn (Figura 14 y 16), cabe señalar que estos tres micronutrientes se hacen más disponibles a medida que el pH desciende como se puede observar en la

figura 7 (Evans, 1995), esto concuerda con el pH más ácido para los suelos de esta especie de todos los aquí estudiados (cuadro 12). En el cuadro 14 se puede observar que la muestra 8 presenta las concentraciones más altas de S, Ca, Fe, Ti, Cu y Zn

M. nanchititlensis

Esta especie se desarrolla en suelos con baja disponibilidad de recursos nutrimentales para los procesos fisiológicos de las plantas, pues 6 de los 12 elementos analizados tienen las más bajas concentraciones de todas las muestras y ningún nutriente tiene las más altas concentraciones. Estos resultados se corroboran con los datos presentados en el cuadro 14, sin embargo es importante resaltar que a pesar de ser los suelos más infértiles tienen los intervalos de concentración más uniformemente establecidos para todos los nutrientes, lo cual habla de una mayor homogeneidad edáfica. Se cree que tanto la baja fertilidad del suelo como su homogeneidad son dos cualidades que hacen posible que *M. nanchititlensis* sea la única especie de este grupo que puede habitar estas áreas como resultado de una historia evolutiva conjunta al desarrollo del suelo. Esto ubica a *M. nanchititlensis* como eficiente en el uso de nutrientes (Binkley *et al.*, 1992). No se descarta la posibilidad de que los componentes del género *Quercus* como grupo asociado al *Pinus* tenga influencia en estas propiedades edáficas pues está documentado, que los dominantes ecológicos tienen influencia directa sobre el pH, bases intercambiables (Finzi, *et al.*, 1998b), tasas de mineralización del nitrógeno y carbono en el suelo (Knops *et al.*, 2001), composición y diversidad de las comunidades microbianas y desde luego en el espesor del piso forestal (Kappelle, 1996).

En el cuadro 15, es posible observar que los suelos para las tres especies de *Manfreda* tienen concentraciones similares de Cl, K, V y Cu. La misma situación es observada para el S con la excepción de las muestras 2, 3 y 8 (Figuras 11, 14, 15 y 16). Los nutrientes minerales como Fe, Cu y Zn están asociados con la activación de muchas enzimas de las plantas (Purves, *et al.*, 2003).

Debido a la escasez de los nutrientes minerales en los suelos relacionados a *M. nanchititlensis*, esta planta podría estar adaptada para tener una absorción fisiológica eficiente y obtener del suelo varios de estos nutrientes, o bien ésta planta está adaptada con un sistema fisiológico que le permite vivir con bajos requerimientos de estos iones metálicos (Evans, 1995). También estos procesos fisiológicos podrían estar más bajos que para las otras dos especies de *Manfreda*. Por estas razones, para un mejor entendimiento de

las condiciones endémicas de *M. nanchitlensis* en la región de Temazcaltepec, es necesario realizar más estudios acerca de los procesos fisiológicos, para relacionarlos a las características del suelo (Li y Suman, 1996).

Por ejemplo las concentraciones del aminoácido prolina en las células de la raíz está directamente relacionada al potencial osmótico y este a la capacidad de las plantas para extraer más agua del suelo (Purves, *et al.*, 2003). Una gran cantidad de prolina incrementa la capacidad para obtener más nutrimentos minerales. Una comparación de la cantidad de prolina en las células de la raíz para las tres especies de *Manfreda* estudiadas puede proporcionar información acerca de la habilidad de *M. nanchitlensis* para crecer en suelos con baja concentración de elementos minerales.

Cuadro 14. Concentración promedio de nueve repeticiones para los elementos determinados por la técnica PIXE en la muestra de suelo para las tres especies de *Manfreda*

Sitio	Nombre del sitio	Muestra	Horizonte	Profundidad (cm)	Tipo desuelo	P(ppm)	S(ppm)	Cl(ppm)	K(ppm)	Ca(ppm)	Fe(ppm)
1	Zacualtipan.	1	A	0-23	Typic Ustipsamments	2727	667	33	7299	26427	18421
		2	C	23-36		2137	2005	62	14333	30730	13029
2	Sombrerete.	3	A	0-35	Entic Vermustolls	1357	1258	64	17893	7485	7238
3	Ávila Camacho.	4	A	0-25.7	Thaptic Haplustands	1432	389	43	6171	19446	18529
		5	B	25.7-54.5		1107	468	134	11120	29324	34719
4	Almoloya.	6	A	0-9	Spodic Udipsamments	1150	610	114	32873	1286	42816
		7	C	9-22		649	160	45	26416	317	15148
5	Macos.	8	A	0-12.3	Typic Hapludalfs	819	3564	90	20576	25899	46553
		9	B	12.3-28.3		1071	493	50	2760	0	16190
6	San Simón.	10	A	0-7.5	Typic Udipsamments	1096	250	34	14020	588	17875
		11	C	7.5-29.5		768	229	19	11427	244	21703
7	Temascaltepec-Valle de Bravo	12	A1	0-11	Udertic Haplustepts	1232	439	72	4142	3997	26694
		13	A2	11-22.5		882	385	44	12231	303	20852
		14	B	22.5-37.5		961	327	21	5962	601	23949
8	Tejupilco-Temascaltepec	15	A	0-7	Haplic Ustarents	1304	543	14	15460	2962	15026
		16	C	7-58,2		951	622	28	21503	0	14492
9	Toluca-Temascaltepec	17	A1	0-15	Typic Durustalfs	1044	445	32	2734	414	20028
		18	A2	15-40		842	434	51	2032	100	20395
		19	B	40-67		1040	494	55	2256	0	17657

0= no significa nula concentración del elemento, sino mas bien baja con base en la sensibilidad definida para el análisis.

Cuadro 14 (continuación).

Sitio	Nombre del sitio	Muestra	Horizonte	Profundidad (cm)	Tipo desuelo	Cr(ppm)	V(ppm)	Tl(ppm)	Cu(ppm)	Zn(ppm)
1	Zacualtipan	1	A	0-23	Typic Ustipsamments	320	101	6256	53	0
		2	C	23-36		194	70	3374	39	0
2	Sombrerete	3	A	0-35	Entic Vermustolls	48	54	1534	35	124
3	Ávila Camacho	4	A	0-25.7	Thaptic Haplustands	156	57	3495	43	0
		5	B	25.7-54.5		329	79	4669	60	184
4	Almoloya	6	A	0-9	Spodic Udipsamments	219	146	8002	146	581
		7	C	9-22cm		110	65	3933	28	81
5	Macos	8	A	0-12.3	Typic Hapludalfs	163	110	5715	202	763
		9	B	12.3-28.3		141	64	3513	89	125
6	San Simón	10	A	0-7.5	Typic Udipsamments	40	104	3397	44	0
		11	C	7.5-29.5		0	80	3570	0	0
7	Temascaltepec-Valle de Bravo	12	A1	0-11	Udertic Haplustepts	80	81	5803	54	0
		13	A2	11-22.5		51	101	3458	73	135
		14	B	22.5-37.5		118	91	5526	63	94
8	Tejupilco-Temascaltepec	15	A	0-7	Haplic Ustarents	0	72	3272	0	0
		16	C	7-58,2		0	121	3853	48	0
9	Toluca-Temascaltepec	17	A1	0-15	Typic Durustalfs	0	72	5537	64	0
		18	A2	15-40		0	70	4834	92	103
		19	B	40-67		0	56	4162	34	0

0= no significa nula concentración del elemento, sino mas bien baja con base en la sensibilidad definida para el análisis.

Cuadro 15. Promedios, desviaciones estándar e intervalos normales de concentraciones en el suelo de los elementos cuantificados.

Elemento/ Especie	<i>M. scabra</i>	<i>M. maculata</i>	<i>M. nanchititlensis</i>	Concentración normal en suelos
P	1752 (666)	926 (206)	1032 (162)	45-900*
S	957 (677)	884 (1324)	4623 (93)	100-500*
Cl	67 (39)	59 (36)	40 (9)	máx 50*
K	11363 (4873)	18012 (10862)	8290 (7276)	1 700-20 000*
Ca	22682 (9544)	4722 (10384)	1047 (1540)	70-35 000*
Fe	18387 (10244)	26714 (14147)	19886 (4170)	12 000-43 000*
Mn	415 (243)	222 (307)	44 (53)	45-9 200***
Cr	209 (118)	112 (81)	31 (46)	5-500***
V	72 (19)	95 (32)	83 (21)	10-500***
Tl	3866 (1745)	4688 (1839)	4556 (1003)	5-21***
Cu	46 (11)	85 (77)	52 (28)	10-80**
Zn	62 (87)	259 (329)	41 (58)	10-570***

En la parte superior se observa el promedio y entre paréntesis la desviación estándar de los datos por especie.

* Johnson, 1979; ** Allow, 1990 y *** Pendías, 2000

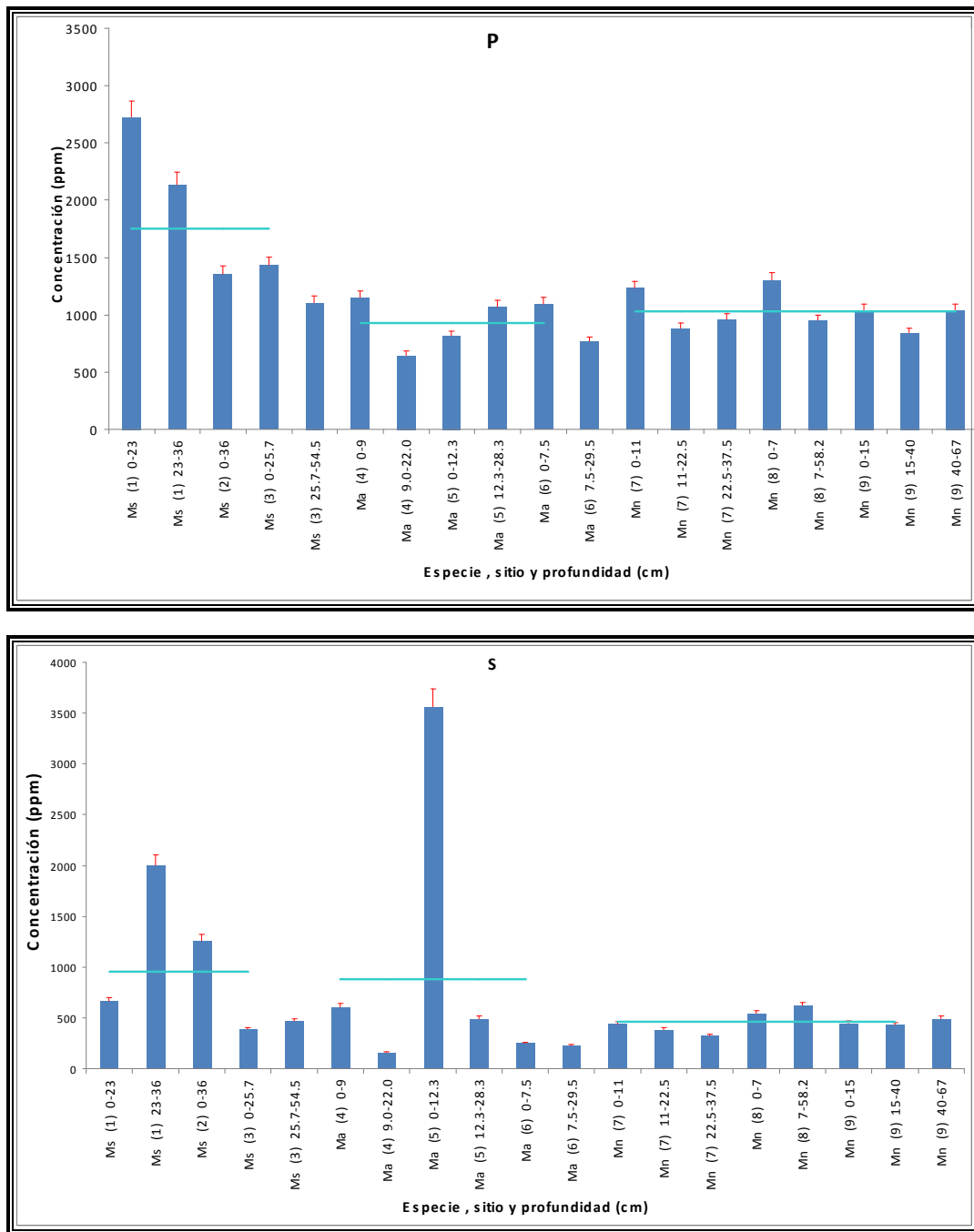


Figura 11. Concentraciones de P y S por horizonte en los sitios estudiados.

Las líneas horizontales representan los valores promedio de concentración del elemento para cada especie estudiada.

Simbología.

Especie: Ms: *Manfreda scabra*, Ma: *Manfreda maculata* y Mn: *Manfreda nanchititlensis*

Sitios entre paréntesis: 1: Zacualtipan, 2: Sombreroete, 3: Ávila Camacho, 4: Almoloya, 5: Macos, 6: San Simón, 7: Temascaltepec-Valle de Bravo, 8: Temascaltepec-Tejupilco y 9: Toluca-Temascaltepec

Profundidad del horizonte en cm.

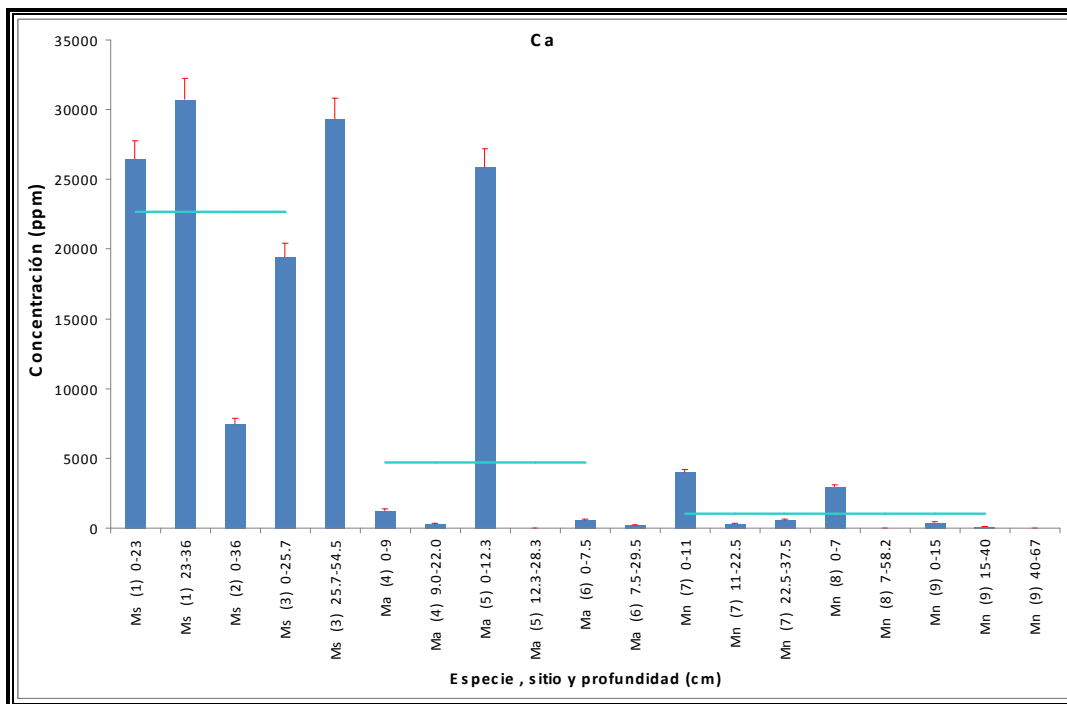
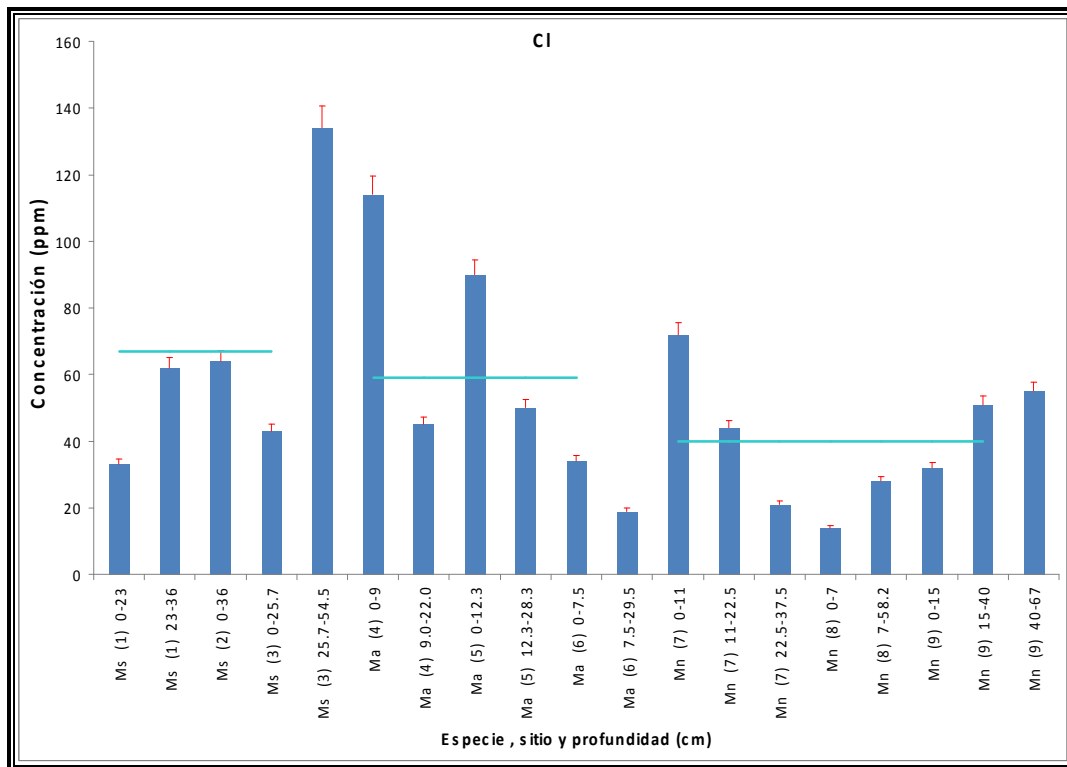


Figura 12. Concentraciones de Cl y Ca por horizonte en los sitios estudiados.

Las líneas horizontales representan los valores promedio de concentración del elemento para cada especie estudiada.

Simbología.

Especie: Ms: *Manfreda scabra*, Ma: *Manfreda maculata* y Mn: *Manfreda nanchititlensis*

Sitios entre paréntesis: 1: Zacualtipan, 2: Sombreroete, 3: Ávila Camacho, 4: Almoloya, 5: Macos, 6: San Simón, 7: Temascaltepec-Valle de Bravo, 8: Temascaltepec-Tejupilco y 9: Toluca-Temascaltepec

Profundidad del horizonte en cm

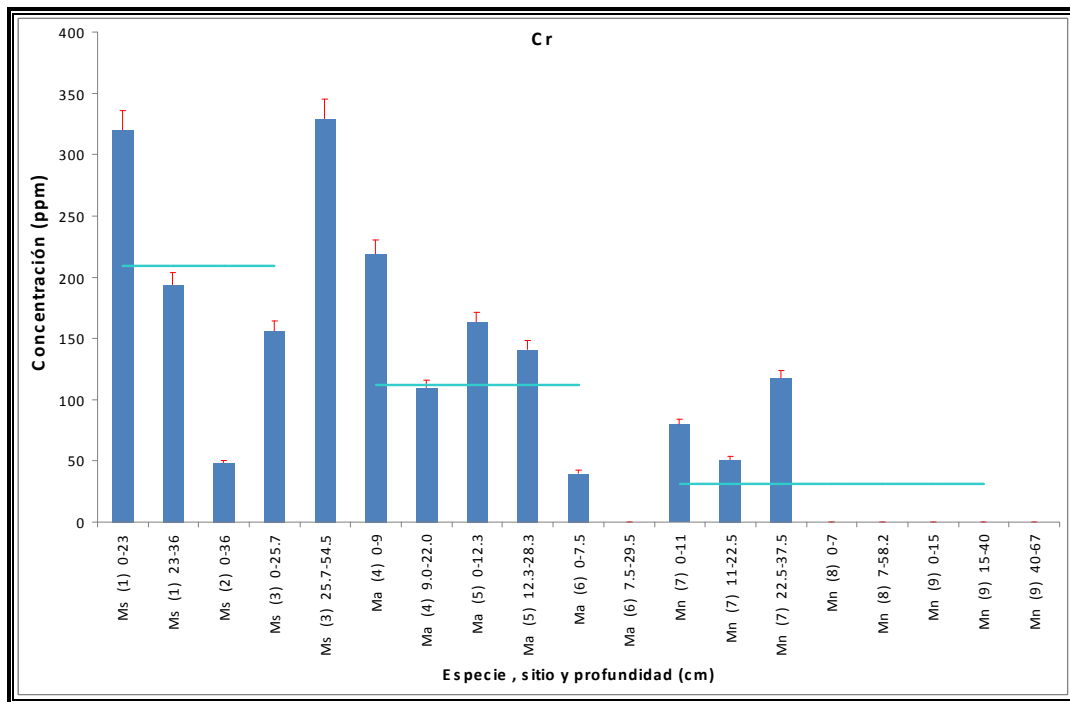


Figura 13. Concentraciones de Cr por horizonte en los sitios estudiados.

Las líneas horizontales representan los valores promedio de concentración del elemento para cada especie estudiada.

Simbología.

Especie: Ms: *Manfreda scabra*, Ma: *Manfreda maculata* y Mn: *Manfreda nanchititlensis*

Sitios entre paréntesis: 1: Zacualtipan, 2: Sombreroete, 3: Ávila Camacho, 4: Almoloya, 5: Macos, 6: San Simón, 7: Temascaltepec-Valle de Bravo, 8: Temascaltepec-Tejupilco y 9: Toluca-Temascaltepec

Profundidad del horizonte en cm

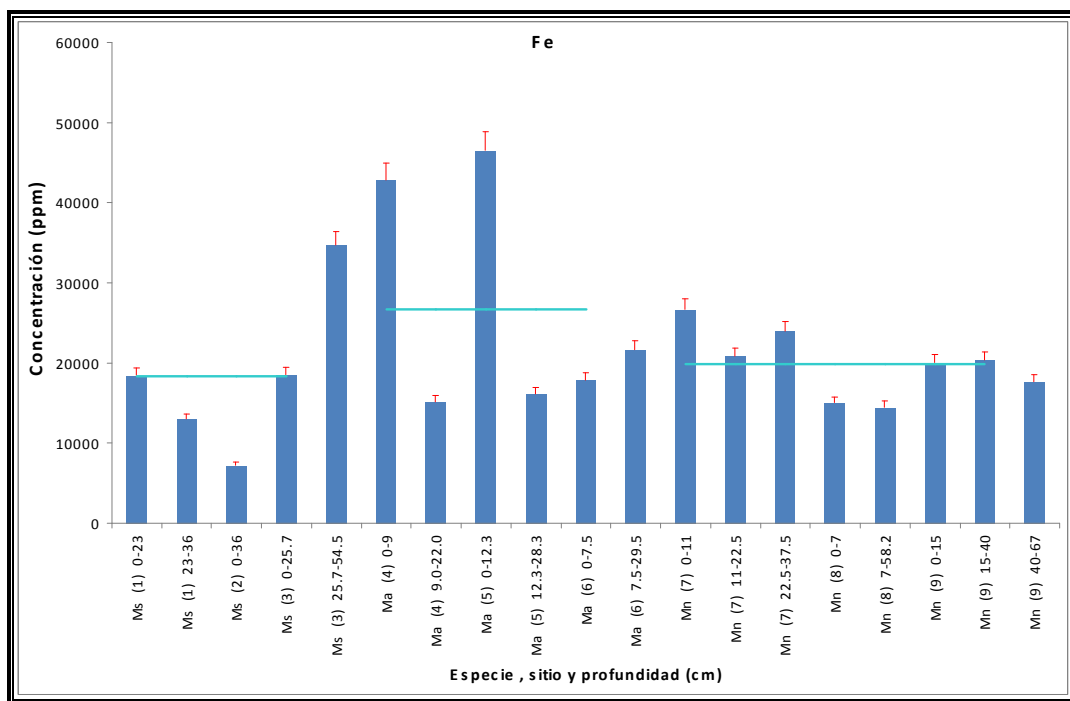
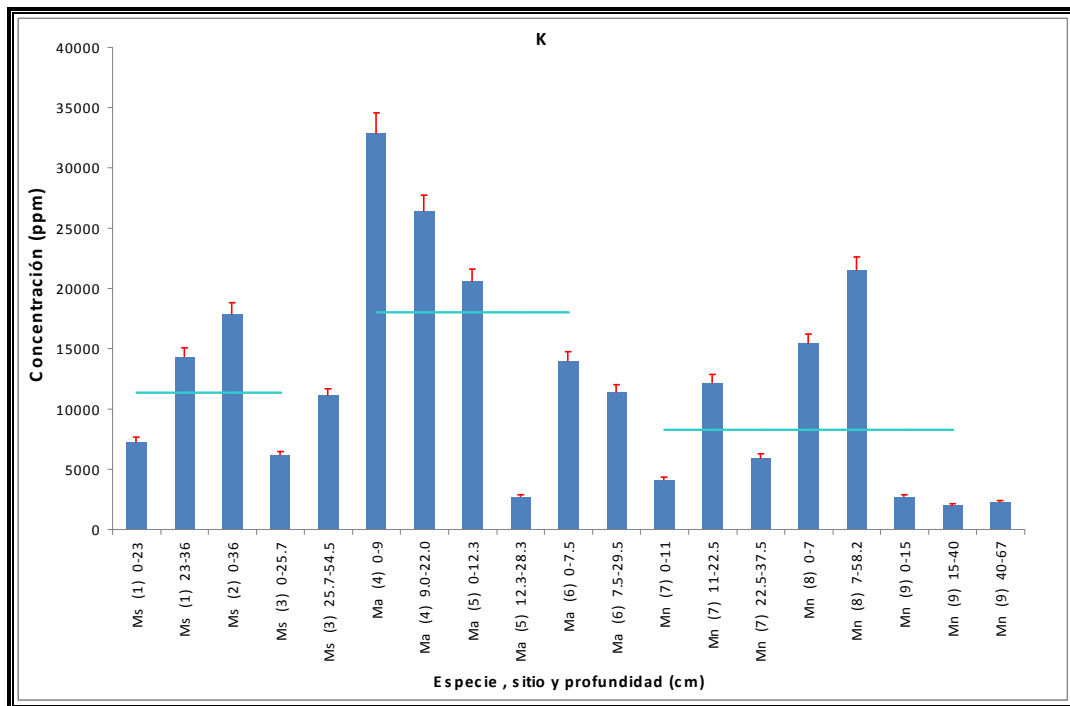


Figura 14. Concentraciones de K y Fe por horizonte en los sitios estudiados.

Las líneas horizontales representan los valores promedio de concentración del elemento para cada especie estudiada.

Simbología.

Especie: Ms: *Manfreda scabra*, Ma: *Manfreda maculata* y Mn: *Manfreda nanchititlensis*

Sitios entre paréntesis: 1: Zacualtipan, 2: Sombrerete, 3: Ávila Camacho, 4: Almoloya, 5: Macos, 6: San Simón, 7: Temascaltepec-Valle de Bravo, 8: Temascaltepec-Tejupilco y 9: Toluca-Temascaltepec

Profundidad del horizonte en cm

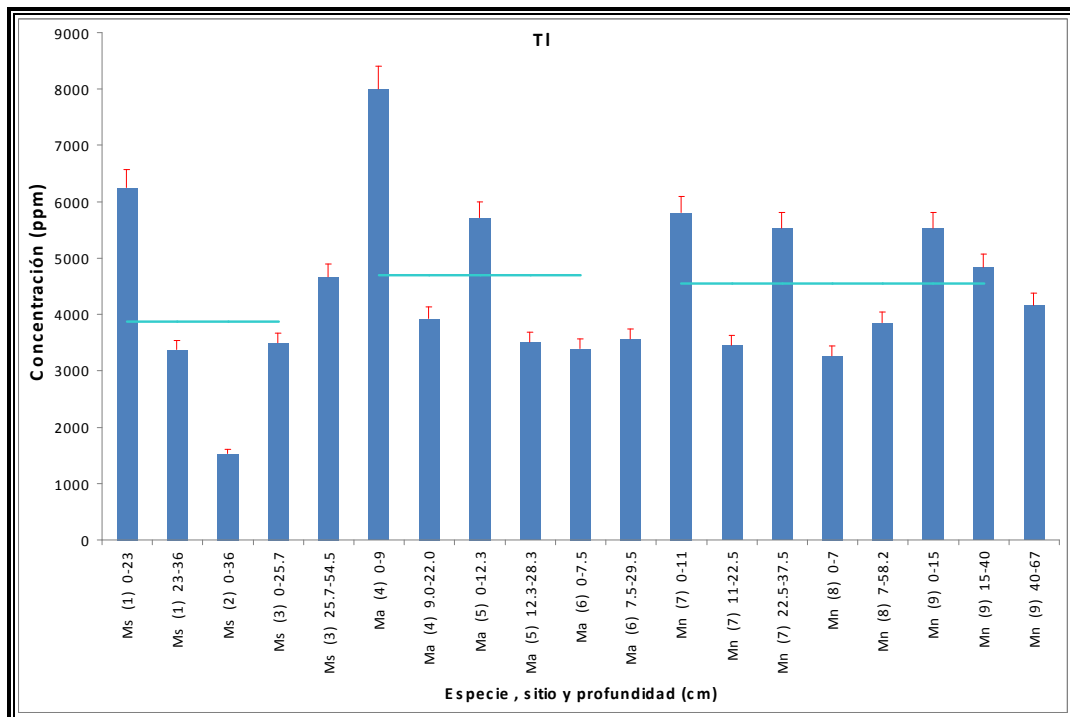
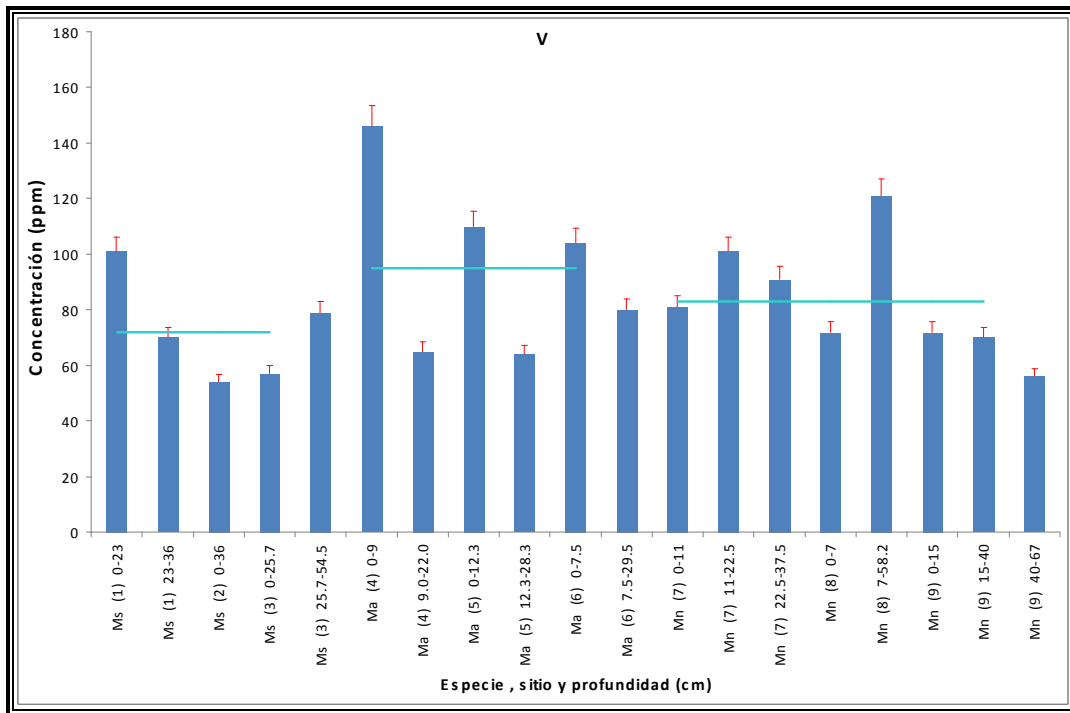


Figura 15. Concentraciones de V y TI por horizonte en los sitios estudiados.

Las líneas horizontales representan los valores promedio de concentración del elemento para cada especie estudiada.

Simbología.

Especie: Ms: *Manfreda scabra*, Ma: *Manfreda maculata* y Mn: *Manfreda nanchititlensis*

Sitios entre paréntesis: 1: Zacualtipan, 2: Sombreroete, 3: Ávila Camacho, 4: Almoloya, 5: Macos, 6: San Simón, 7: Temascaltepec-Valle de Bravo, 8: Temascaltepec-Tejupilco y 9: Toluca-Temascaltepec

Profundidad del horizonte en cm.

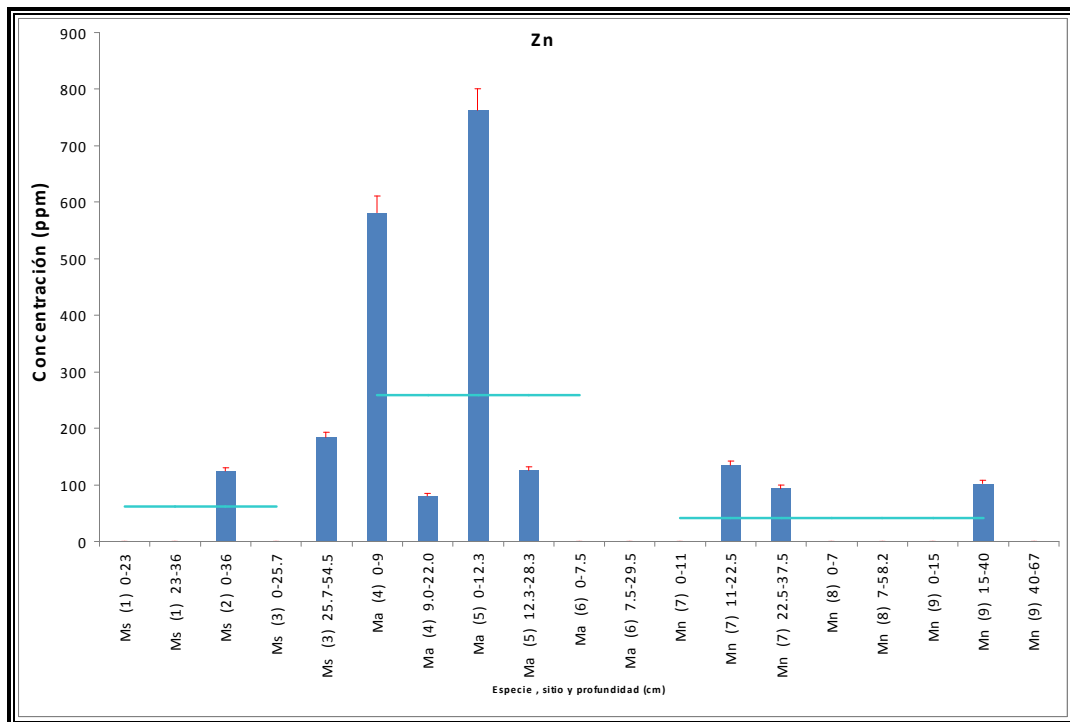
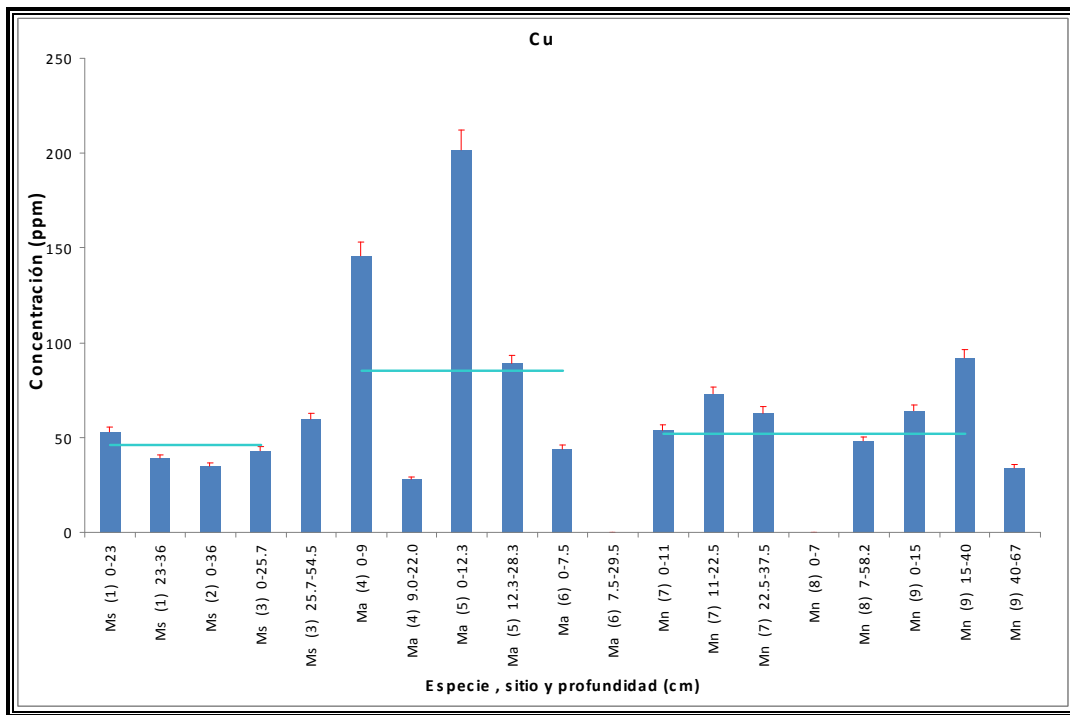


Figura 16. Concentraciones de Cu y Zn por horizonte en los sitios estudiados. Las líneas horizontales representan los valores promedio de concentración del elemento para cada especie estudiada.
 Simbología.
 Especie: Ms: *Manfreda scabra*, Ma: *Manfreda maculata* y Mn: *Manfreda nanchititlensis*
 Sitios entre paréntesis: 1: Zacualtipan, 2: Sombrerete, 3: Ávila Camacho, 4: Almoloya, 5: Macos, 6: San Simón, 7: Temascaltepec-Valle de Bravo, 8: Temascaltepec-Tejupilco y 9: Toluca-Temascaltepec
 Profundidad del horizonte en cm

7.5 Macromorfológicos

En el cuadro 16 se observan los valores promedio, desviaciones estándar y valor de P de la prueba estadística Kruskal-Wallis con un nivel de significancia de $p < 0.05$ para las dimensiones de las estructuras evaluadas en las Manfredas. En el cuadro 17 y 18 se sintetiza la información del cuadro 16 donde se determinan las asociaciones en los sitios, las tres etapas vegetativas y las especies.

M. scabra

Todos los individuos de esta especie indistintamente de la etapa fonológica presentaron los mayores valores cuantitativos en los parámetros evaluados en la localidad Ávila Camacho, esto lo ubica como el sitio que reúne las mejores condiciones edáficas para proporcionar los recursos requeridos a la especie respecto a los medidos a los ejemplares de las otras localidades. Por otro lado en Zacualtipan y Sombrerete, presentan semejantes grados de desarrollo (Cuadro 16 y 17). Puede observar que esto se ve reforzado con los valores de P obtenidos para los diferentes parámetros vegetativos evaluados en las diferentes etapas del desarrollo.

Cabe señalar que el largo del bulbo y número y largo del corno son estructuras que varían en la etapa vegetativa, ya que son los órganos donde se almacenan las sustancias nutritivas, además de que esta especie es la de mayor talla por lo que requiere concentraciones elevadas de nutrimentos, esto puede atribuirse a las concentraciones de fósforo en el suelo más alta para la especie (Cuadro 16 y 17). (Eissanstat, 1991, 1992 y Chapin, 1988).

Además se encontró un mayor diámetro de raíces contráctiles y secundarias en aquellos sitios donde la disponibilidad de recursos es más permanente (Cuadros 12) y los factores del ambiente (cuadro 13) son menos severos, de este modo en Sombrerete (Cuadro 3) en una región semiárida con marcada estacionalidad se encontró que el sistema radical está menos desarrollado y se sacrifica paulatinamente para translocar sus recursos al corno según el déficit de agua, sin embargo, cuando este recurso está disponible el sistema radical se regenera para cumplir con su función (Kuzaykov, 2002 West, *et al.*, 2003).

Bajo estas condiciones la estrategia de la planta se traduce en un desarrollo vegetativo rápido y vigoroso porque las reservas de nutrimentos son altas, en contra posición se encuentra el sitio de Ávila Camacho donde el clima es menos estresante, el suelo más profundo y el agua está disponible en un periodo más prolongado y de manera continua, de manera que la planta sacrifica en menor grado su sistema radical encontrando a este mucho más desarrollado (Borken, 2007). En resumen como estrategia la planta eficientiza el uso de su energía y le cuesta menos mantener su sistema radical en Ávila Camacho

mientras que en Sombrerete a la planta le cuesta más mantener un sistema radical en condiciones adversas (Eissenstat, *et al.*, 2000)

Con base en lo anterior, puede generalizarse que la localidad de Ávila Camacho ofrece las mejores condiciones edáficas para *M. scabra*, seguido por Sombrerete para finalmente encontrar Zacualtipan. A pesar de que el suelo de Zacualtipan es el más somero de los tres muestreados para *M. scabra*, la población en Zacualtipan encuentra condiciones apropiadas para su desarrollo pues en el sitio habita formando parte de la vegetación primaria *Alnus sp* y es conocida la habilidad de esta especie para mejorar la fertilidad del suelo (Binkley *et al.*, 1992). En el desarrollo de los sitios donde se distribuye *M. scabra* existen características en común como lo son el epipedón mólico que promueve el incremento de la concentración de elementos nutrimentales edáficos, pendientes elevadas que provocan la pérdida de los mismos aunada a la erosión hídrica propia del sitio, en las etapas de floración y fructificación es indispensable que la planta obtenga la mayor concentración de nutrimentos y lo logra al promover la retención del suelo con el incremento radical (Escamilla, 2005; Assadian, 2000 y Eissanstat, 1992)

M. maculata

Para esta especie se establece baja variabilidad morfológica, exclusivamente la longitud de brácteas, ancho de hojas y número de raíces secundarias de los ejemplares (Cuadro 17 y 18) presentan inestabilidad dimensional, esto se atribuye a la homogeneidad genotípica que se expresa por la estabilidad morfológica para las distintas etapas fenológicas además de ser de talla pequeña, no mayores de 100 cm. La homogeneidad genética se debe a que esta especie se encuentra distribuida de manera continua en el área aquí estudiada lo cual garantiza el flujo genético en esta macropoblación. El sitio San Simón presenta las mejores condiciones para el desarrollo de esta especie debido a la uniforme concentración y balance nutrimental así como la estrategia adquirida por la especie para obtener recursos que la lleva a ser la más exitosa observándose hasta 1000 individuos en San Simón y 300 en Almoya (Daubenmire, 1988 y Eissenstat, 1997).

M. nanchititlensis

Las características evaluadas en *M. nanchititlensis* no muestran una tendencia como se establece en las otras dos especies, ya que en la etapa vegetativa y fructificación se orientan los recursos en exploración edáfica, manifestado con el aumento del sistema radical, mientras que en la floración los encamina para desarrollar mayor follaje incrementando así la actividad fotosintética; además es de gran importante resaltar que esta especie tiene la mayor variabilidad de tipos de suelo donde se distribuye. El sitio más apropiado para su establecimiento es Temazcaltepec-Valle de Bravo, con suelo Udertic Haplustepts (Cuadro 13) con buenos contenidos de materia orgánica, CIC y por ende reservas de nutrimentos, lo cual se relaciona positivamente con los individuos de mayor tamaño de acuerdo con las dimensiones en los parámetros evaluados en las diferentes etapas (Cuadro 16 y 17), además es el sitio donde existe la población más numerosa con 3 individuos por metro cuadrado (Groff y Kaplan, 1988, Escamilla, *et al.*, 1991 y Mordechai, *et al.*, 2001).

Al comparar las tres especies, en la etapa vegetativa se encontró que el número de raíces contráctiles es constante ello nos habla de la habilidad del género para mantenerse en diversas condiciones ecológicas y edáfica con la misma estrategia, mantener sus raíces para obtener recursos (Daubenmire, 1988, Eissenstat, 1992 y Escamilla, 1999).

En la etapa de floración la administración de los recursos al igual que su absorción se da a un ritmo diferente debido a las características edáficas, sin embargo, la planta también tiene reservas que utiliza con eficiencia para asegurar el éxito reproductivo, de este modo el cormo juega un papel importante en esta etapa del desarrollo, puede observarse en el cuadro 17 que hay diferencias significativas en el tamaño de este órgano entre especies, la utilización de esta energía almacenada puede orientarse a las necesidades de la planta para asegurar su permanencia, la variabilidad es significativa, única y exclusivamente en esta etapa que define el mayor requerimiento energético para la planta, si la disponibilidad de recursos disminuye en las dos alternativas anteriores una tercer estrategia para la planta consiste en acrecentar el largo de las raíces contráctiles, por ende el número de raíces secundaria que conlleva al aumento considerable del área de exploración. Los resultados concuerdan con lo antes señalado (Cuadro 16 y 17), particularmente en lo que se refiere a la longitud del sistema radical que se ve incrementado principalmente en las etapas de floración y fructificación, momento en el que la planta demanda gran cantidad de nutrimentos mismos que invierte en el esfuerzo reproductivo. (Ehrington, 1978, Farley, 1999 y Grime, 1994).

En el estadio de fructificación *M. scabra* y *M. nanchititlensis* se desempeñan de la misma manera, a ello se debe que en esta etapa se observa la mayor asociación morfología entre

estas dos especies, ejemplo claro es el número de raíces contráctiles y diámetro de raíces secundarias. Entre los sitios donde se distribuyen estas dos especies existen diferencias importantes, la concentración de nutrientes, siempre siendo más elevada para los sitios donde se ubica a *M. scabra* y escasa o nula para *M. nanchitilensis* de acuerdo a los estándares reportados, esto revela que la estrategia desarrollada por *M. nanchitilensis* puede llegar a ser de gran éxito evolutivo y progresar hasta colonizar nuevos espacios como lo realizó *M. scabra* (Grime, 1994, Hooper, 1998 y Ezpeleta 2002).

Cuadro 16. Promedios y desviaciones para los macromorfológicos por cada etapa fonológica, sitios y espacios.

Parámetro Evaluado	Especie					Especie					Especie							
	Etapa Fonológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P	Etapa Fonológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P	Etapa Fonológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P			
Diámetro de escape	Ms	V	1	SD	SD	SD	Ma	V	4	SD	SD	SD	Mn	V	7	SD	SD	SD
		V	2	SD				V	5	SD				V	8	SD		
		V	3	SD				V	6	SD				V	9	SD		
		Fl	1	6.2	8.980	0.011		Fl	4	8.2	0.709	0.702		Fl	7	10.6	6.168	0.046
		Fl	2	5				Fl	5	6.8				Fl	8	9		
		Fl	3	12.8				Fl	6	9				Fl	9	4.1		
		Fr	1	7	10.652	0.005		Fr	4	9.8	2.593	0.273		Fr	7	11.6	5.885	0.053
		Fr	2	4				Fr	5	8.5				Fr	8	5		
		Fr	3	13				Fr	6	5.7				Fr	9	7.4		
Largo de escape	Ms	V	1	SD	SD	SD	Ma	V	4	SD	SD	SD	Mn	V	7	SD	SD	SD
		V	2	SD				V	5	SD				V	8	SD		
		V	3	SD				V	6	SD				V	9	SD		
		Fl	1	3.8	10.820	0.004		Fl	4	8.6	0.180	0.914		Fl	7	4.8	5.840	0.054
		Fl	2	7.2				Fl	5	7.4				Fl	8	11.6		
		Fl	3	13				Fl	6	8				Fl	9	7.6		
		Fr	1	5.4	9.380	0.009		Fr	4	7.8	1.820	0.403		Fr	7	8.6	0.381	0.083
		Fr	2	5.6				Fr	5	10				Fr	8	7		
		Fr	3	13				Fr	6	6.2				Fr	9	8.4		
Ancho de bráctea	Ms	V	1	SD	SD	SD	Ma	V	4	SD	SD	SD	Mn	V	7	SD	SD	SD
		V	2	SD				V	5	SD				V	8	SD		
		V	3	SD				V	6	SD				V	9	SD		
		Fl	1	4.5	9.893	0.007		Fl	4	3	11.383	0.001		Fl	7	11.3	6.748	1.595 E-8
		Fl	2	6.5				Fl	5	8.6				Fl	8	8.6		
		Fl	3	13				Fl	6	12.4				Fl	9	4.1		
		Fr	1	5.3	9.409	0.009		Fr	4	3.8	8.157	0.017		Fr	7	8.8	0.251	0.882
		Fr	2	5.5				Fr	5	11.7				Fr	8	7.3		
		Fr	3	13				Fr	6	8.5				Fr	9	7.7		
Largo de bráctea	Ms	V	1	SD	SD	SD	Ma	V	4	SD	SD	SD	Mn	V	7	SD	SD	SD
		V	2	SD				V	5	SD				V	8	SD		
		V	3	SD				V	6	SD				V	9	SD		
		Fl	1	5	9.517	0.036		Fl	4	6.5	5.505	0.044		Fl	7	10.8	3.686	0.158
		Fl	2	6				Fl	5	5.7				Fl	8	7.8		
		Fl	3	13				Fl	6	11.8				Fl	9	5.4		
		Fr	1	7.2	10.839	0.004		Fr	4	6.1	1.370	0.541		Fr	7	6.2	1.718	0.424
		Fr	2	3.8				Fr	5	8.8				Fr	8	7.9		
		Fr	3	13				Fr	6	9.1				Fr	9	9.9		
Número de brácteas	Ms	V	1	SD	SD	SD	Ma	V	4	SD	SD	SD	Mn	V	7	SD	SD	SD
		V	2	SD				V	5	SD				V	8	SD		
		V	3	SD				V	6	SD				V	9	SD		
		Fl	1	10.2	9.644	0.008		Fl	4	6.3	1.370	0.505		Fl	7	6.9	0.836	0.658
		Fl	2	3				Fl	5	8.5				Fl	8	9.4		
		Fl	3	10.8				Fl	6	9.2				Fl	9	7.7		
		Fr	1	8.5	9.112	0.011		Fr	4	11.4	4.830	0.039		Fr	7	9.8	1.925	0.382
		Fr	2	3.6				Fr	5	7				Fr	8	8.1		
		Fr	3	11.9				Fr	6	5.6				Fr	9	6.1		
Ancho de hoja	Ms	V	1	4.8	8.976	0.011	Ma	V	4	3.4	8.006	0.018	Mn	V	7	9.8	3.285	0.193
		V	2	6.4				V	5	10.1				V	8	9.1		
		V	3	12.8				V	6	10.5				V	9	5.1		
		Fl	1	3.8	8.820	0.012		Fl	4	8.8	3.126	0.030		Fl	7	10.3	4.814	0.090
		Fl	2	8				Fl	5	5.2				Fl	8	9.2		
		Fl	3	12.2				Fl	6	10				Fl	9	4.5		
		Fr	1	3.6	11.220	0.004		Fr	4	6.7	0.924	0.630		Fr	7	13	9.522	0.009
		Fr	2	7.4				Fr	5	9.4				Fr	8	5.8		
		Fr	3	13				Fr	6	7.4				Fr	9	6.2		

Especie de manfreda: Ms: *Manfreda scabra*, Ma: *Manfreda maculata* y Mn: *Manfreda nanchitlensis*.
 Etapas fonológicas: V: vegetativa, Fl: floración y Fr: fructificación. SD: Sin Dato.

Cuadro 16 (continuación).

Parámetro Evaluado	Especie						Especie						Especie										
	Etapa Fenológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P	Etapa Fenológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P	Etapa Fenológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P	Etapa Fenológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P			
Largo de hoja	Ms	V	1	4.3	8.660	0.013	Ma	V	4	8.5	3.889	0.149	Mn	V	7	10	1.912	0.384	V	Ms	9.000	25.772	0.000
		2	7.2			5		5			8	7.9				Ma	28.933						
		3	12.5			6		10.5			9	6.1				Mn	31.067						
	Fl	1	6.2	7.340	0.025	Fl	4	8.8	3.126	0.310	Fl	7	10.4	6.080	0.048	Fl	Ms	30.500	29.352	0.000			
		2	5.4				5	5.2				8	9.6					Ma			8.000		
		3	12.4				6	10				9	4					Mn			30.500		
	Fr	1	8.6	8.540	0.014	Fr	4	11	4.220	0.121	Fr	7	10.5	2.449	0.294	Fr	Ms	33.000	30.441	0.000			
		2	3.6				5	7.8				8	6.3					Ma			8.000		
		3	11.8				6	5.2				9	7.2					Mn			28.000		
Número de hojas	Ms	V	1	11.2	7.066	0.029	Ma	V	4	8.7	0.359	0.836	Mn	V	7	5.1	7.468	0.024	V	Ms	22.667	0.129	0.938
		2	3.9			5		8.2			8	12.3				Ma	22.667						
		3	8.9			6		7.1			9	6.6				Mn	22.667						
	Fl	1	13	11.322	0.003	Fl	4	8.9	3.503	0.174	Fl	7	12.4	7.65852	0.022	Fl	Ms	26.733	12.251	0.002			
		2	3.6				5	9.9				8	6.3					Ma			13.500		
		3	7.4				6	5.2				9	5.3					Mn			28.767		
	Fr	1	11.9	9.332	0.009	Fr	4	11.2	4.213	0.122	Fr	7	6.8	1.233	0.540	Fr	Ms	21.167	4.275	0.118			
		2	3.4				5	7.1				8	9.7					Ma			19.267		
		3	8.7				6	5.7				9	7.5					Mn			28.567		
Diámetro de bulbo	Ms	V	1	10.1	5.746	0.057	Ma	V	4	6.1	2.052	0.359	Mn	V	7	7.9	0.067	0.967	V	Ms	29.200	9.938	0.007
		2	4.1			5		7.8			8	8.9				Ma	14.600						
		3	9.8			6		10.1			9	7.7				Mn	25.200						
	Fl	1	11.2	6.271	0.447	Fl	4	7.4	1.793	0.408	Fl	7	12.1	6.451	0.040	Fl	Ms	33.367	29.101	4.794 E-7			
		2	4.2				5	6.5				8	5.5					Ma			8.533		
		3	8.6				6	10.1				9	6.4					Mn			27.100		
	Fr	1	10.2	5.499	0.064	Fr	4	9	2.691	0.260	Fr	7	10.6	4.194	0.123	Fr	Ms	35.900	26.827	0.000			
		2	4.2				5	9.6				8	4.9					Ma			11.167		
		3	9.6				6	5.4				9	8.5					Mn			21.936		
Largo de Bulbo	Ms	V	1	4.9	4.672	0.027	Ma	V	4	7.6	1.355	0.508	Mn	V	7	11.1	4.200	0.122	V	Ms	29.133	22.969	0.000
		2	8.1			5		6.6			8	5.4				Ma	9.767						
		3	11			6		9.8			9	7.3				Mn	36.100						
	Fl	1	7.3	11.015	0.004	Fl	4	7.9	0.560	0.756	Fl	7	9.8	1.730	0.421	Fl	Ms	30.567	19.711	0.000			
		2	3.7				5	7				8	8.1					Ma			10.833		
		3	13				6	9.1				9	6.1					Mn			27.600		
	Fr	1	8.1	12.277	0.002	Fr	4	6.7	2.002	0.367	Fr	7	10.8	2.971	0.226	Fr	Ms	28.400	6.782	0.034			
		2	3				5	10.3				8	6.8					Ma			16.167		
		3	12.9				6	7				9	6.4					Mn			24.433		
Número de bulbo	Ms	V	1	SD	SD	SD	Ma	V	4	SD	SD	SD	Mn	V	7	SD	SD	SD	V	Ms	SD	SD	SD
		2	SD			5		SD			8	SD				Ma	SD						
		3	SD			6		SD			9	SD				Mn	SD						
	Fl	1	9	2.000	0.368	Fl	4	SD	SD	SD	Fl	7	9	2.000	0.368	Fl	Ms	23.500	1.023	0.600			
		2	7.5				5	SD				8	7.5					Ma			22.000		
		3	7.5				6	SD				9	7.5					Mn			23.500		
	Fr	1	SD	SD	SD	Fr	4	SD	SD	SD	Fr	7	SD	SD	SD	Fr	Ms	SD	SD	SD			
		2	SD				5	SD				8	SD					Ma			SD		
		3	SD				6	SD				9	SD					Mn			SD		
Diámetro de corno	Ms	V	1	9.5	4.923	0.075	Ma	V	4	5.1	3.178	0.204	Mn	V	7	5.7	4.762	0.092	V	Ms	34.4667	17.218	0.000
		2	4.4			5		9.4			8	11.5				Ma	16.800						
		3	10.1			6		9.5			9	6.8				Mn	17.733						
	Fl	1	11.8	6.872	0.062	Fl	4	8	1.337	0.512	Fl	7	10.6	6.813	0.033	Fl	Ms	37.067	36.291	1.316 E-8			
		2	4.4				5	9.6				8	9.6					Ma			8.233		
		3	7.8				6	6.4				9	3.8					Mn			23.700		
	Fr	1	7.5	8.270	0.016	Fr	4	9.8	4.914	0.086	Fr	7	9.7	1.644	0.440	Fr	Ms	36.700	27.147	0.000			
		2	3.4				5	9.8				8	6.1					Ma			12.267		
		3	11.1				6	4.4				9	8.2					Mn			20.033		

Especie de manfreda: Ms: *Manfreda scabra*, Ma: *Manfreda maculata* y Mn: *Manfreda nanchititlensis*.
 Etapas fonológicas: V: vegetativa, Fl: floración y Fr: fructificación. SD: Sin Dato.

Cuadro 16 (continuación).

Parámetro Evaluado	Especie						Especie						Especie										
	Etapa Fenológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P	Etapa Fenológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P	Etapa Fenológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P	Etapa Fenológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P			
Largo de corimos	Ms	V	1	7.4	6.271	0.043	Ma	V	4	5.9	30.581	0.167	Mn	V	7	3.6	7358.000	0.023	V	Ms	29.533	25.791	0.000
		2	4.8			5		11			8	11°				Ma	8.967						
		3	11.8			6		7.1			9	9.4				Mn	30.500						
	Fl	1	8.2	12.020	0.002	Fl	4	11.1	4.827	0.089	Fl	7	3	9.505	0.009	Fl	Ms	29.533	25.706	0.000			
		2	3				5	7.9				8	10.8				Ma	8.967					
		3	12.8				6	5				9	10.2				Mn	30.500					
	Fr	1	8.5	11.395	0.003	Fr	4	10.3	2.444	0.295	Fr	7	9.7	1.237	0.529	Fr	Ms	27.600	7.001	0.003			
		2	3				5	5.9				8	2.7				Ma	15.767					
		3	12.5				6	7.8				9	6.6				Mn	25.634					
Número de corimos	Ms	V	1	5.6	6.924	0.031	Ma	V	4	SD	SD	SD	Mn	V	7	7	4.308	0.116	V	Ms	25.200	3.266	0.195
		2	5.6			5		SD			8	10				Ma	26.500						
		3	11			6		SD			9	7				Mn	23.300						
	Fl	1	7.9	0.031	0.985	Fl	4	8.5	2.000	0.368	Fl	7	8.6	2.618	0.270	Fl	Ms	24.400	5.564	0.062			
		2	7.9				5	7				8	9.4				Ma	18.757					
		3	8.2				6	8.5				9	6				Mn	25.867					
	Fr	1	8.2	2.034	0.362	Fr	4	SD	SD	SD	Fr	7	9	2.000	0.368	Fr	Ms	25.500	3.747	0.154			
		2	6.5				5	SD				8	7.5				Ma	21.000					
		3	9.3				6	SD				9	7.5				Mn	22.500					
Diámetro de raíces contráctiles	Ms	V	1	5.3	7.166	0.028	Ma	V	4	5.6	2.515	0.283	Mn	V	7	10	6.316	0.425	V	Ms	27.800	10.154	0.006
		2	6.5			5		10			8	10				Ma	14.267						
		3	12.2			6		8.4			9	4				Mn	26.933						
	Fl	1	7.1	8.745	0.013	Fl	4	3	10.441	0.005	Fl	7	13	9.744	0.008	Fl	Ms	26.800	28.283	0.218			
		2	4.5				5	9.7				8	6				Ma	8.867					
		3	12.4				6	11.3				9	5				Mn	33.333					
	Fr	1	6.9	8.233	0.016	Fr	4	7.2	0.442	0.802	Fr	7	10.5	3.616	0.162	Fr	Ms	28.735	17.275	0.000			
		2	4.7				5	7.8				8	5.2				Ma	11.633					
		3	12.4				6	9				9	8.3				Mn	28.633					
Largo de raíces contráctiles	Ms	V	1	7.1	2.850	0.324	Ma	V	4	6.6	4.380	0.112	Mn	V	7	5.8	4.049	0.122	V	Ms	25.200	6.418	0.004
		2	6.2			5		11.4			8	11.2				Ma	16.373						
		3	10.7			6		6			9	7				Mn	27.667						
	Fl	1	5.5	6.136	0.047	Fl	4	7	4.580	0.101	Fl	7	5	5.227	0.073	Fl	Ms	26.000	25.838	0.000			
		2	6.5				5	5.6				8	11.4				Ma	9.600					
		3	12				6	11.4				9	7.6				Mn	33.400					
	Fr	1	9.5	3.852	0.146	Fr	4	8.5	5.064	0.079	Fr	7	12.2	7.740	0.029	Fr	Ms	25.100	12.134	0.002			
		2	4.8				5	4.6				8	4.4				Ma	13.800					
		3	9.7				6	10.9				9	7.4				Mn	30.100					
Número de raíces contráctiles	Ms	V	1	9.6	7.467	0.024	Ma	V	4	5.3	8.044	0.018	Mn	V	7	4	6.042	0.049	V	Ms	25.667	1.303	0.521
		2	3.6			5		12.6			8	9				Ma	23.133						
		3	10.8			6		6.1			9	10.2				Mn	20.200						
	Fl	1	7.8	7.703	0.021	Fl	4	5.4	8.360	0.015	Fl	7	12	6.081	0.048	Fl	Ms	25.867	15.403	0.000			
		2	4.2				5	5.9				8	6.1				Ma	12.500					
		3	12				6	12.7				9	5.9				Mn	30.633					
	Fr	1	8.8	1.091	0.580	Fr	4	9.5	1.774	0.412	Fr	7	8.2	1.142	0.565	Fr	Ms	28.367	11.622	0.003			
		2	6.3				5	5.9				8	6.4				Ma	13.600					
		3	8.9				6	8.6				9	9.4				Mn	27.033					
Diámetro de raíces secundarias	Ms	V	1	7	6.700	0.035	Ma	V	4	SD	SD	SD	Mn	V	7	7.5	2.000	0.368	V	Ms	24.433	1.026	0.4357
		2	5.8			5		SD			8	7.5				Ma	21.500						
		3	11.2			6		SD			9	9				Mn	23.067						
	Fl	1	6	10.182	0.006	Fl	4	9.8	4.503	0.105	Fl	7	7	4.308	0.116	Fl	Ms	26.333	4.227	0.121			
		2	6				5	8.5				8	7				Ma	19.400					
		3	12				6	5.7				9	10				Mn	23.367					
	Fr	1	6	10.000	0.007	Fr	4	SD	SD	SD	Fr	7	9.7	3.556	0.169	Fr	Ms	24.233	5.823	0.054			
		2	6				5	SD				8	5.5				Ma	18.500					
		3	12				6	SD				9	8				Mn	26.267					

Especie de manfreda: Ms: *Manfreda scabra*, Ma: *Manfreda maculata* y Mn: *Manfreda nanchitlensis*.
 Etapas fonológicas: V: vegetativa, Fl: floración y Fr: fructificación. SD: Sin Dato.

Cuadro 16 (continuación).

Parámetro Evaluado	Especie					Especie					Especie					Especie									
	Etapa Fonológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P	Etapa Fonológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P	Etapa Fonológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P	Etapa fonológica	Etapa fonológica	Promedio	Prueba estadística	Valor P					
Largo de raíces secundarias	Ms	V	1	7	4.596	0.100	Ma	V	4	7	1.099	0.577	Mn	V	7	10.1	3.568	0.168	V	Ms	26.100	8.583	0.014		
			2	5.6					5	9.7					8	5					Ma	14.967			
			3	11.4					6	7.3					9	8.9					Mn	27.935			
	Fl	1	8.9	0.306	0.858		Fl	4	4.4	5.227	0.073		Fl	7	11.8	5.439	0.066	Fl	Ms	23.700	13.703	0.001			
			2	7.5					5	9					8	6					Ma	13.800			
			3	7.6					6	10.6					9	6.2					Mn	51.500			
	Fr	1	8.2	10.140	0.006		Fr	4	11.2	5.460	0.065		Fr	7	12.2	7.460	0.024	Fr	Ms	29.167	10.649	0.005			
			2	3.4					5	4.6					8	4.6					Ma	14.200			
			3	12.4					6	8.2					9	7.2					Mn	25.633			
	Número de raíces secundarias	Ms	V	1	9.6	7.114	0.029	Ma	V	4	5	4.243	0.120	Mn	V	7	3.9	6.490	0.039	V	Ms	30.900	8.738	0.013	
				2	3.7					5	10.8					8	10.6					Ma	20.667		
				3	10.7					6	8.2					9	9.5					Mn	17.233		
Fl		1	6.7	4.182	0.124		Fl	4	7.5	0.457	0.796		Fl	7	13	9.586	0.008	Fl	Ms	28.233	20.022	0.000			
			2	6					5	9.1					8	5					Ma	10.667			
			3	11.3					6	47.4					9	6					Mn	30.100			
Fr		1	6.4	2.240	0.326		Fr	4	11.5	6.942	0.031		Fr	7	7.2	1.220	0.543	Fr	Ms	31.453	15.793	0.000			
			2	7.2					5	4.1					8	7.6					Ma	12.667			
			3	10.4					6	8.4					9	9.8					Mn	24.900			
Exposición radical		Ms	V	1	8.6	7.75.385	0.021	Ma	V	4	5.2	7.440	0.024	Mn	V	7	4.2	5.660	0.059	V	Ms	27.267	2.858	0.240	
				2	3.8					5	12.4					8	9.2					Ma	19.200		
				3	11.6					6	6.4					9	10.6					Mn	22.533		
	Fl	1	6.2	8.820	0.012		Fl	4	6.2	3.020	0.221		Fl	7	12.6	8.089	0.018	Fl	Ms	28.133	28.345	6.996 E-7			
			2	5					5	7					8	5.2					Ma	8.467			
			3	12.8					6	10.8					9	6.2					Mn	32.400			
	Fr	1	8.6	10.260	0.006		Fr	4	10.6	5.660	0.059		Fr	7	9.6	5.460	0.065	Fr	Ms	30.033	19.973	0.000			
			2	3.2					5	4.2					8	4.2					Ma	10.667			
			3	12.2					6	9.2					9	10.2					Mn	28.300			
	Longitud radical específica (SRL)	Ms	V	1	7.8	3.660	0.056	Ma	V	4	11.4	4.340	0.114	Mn	V	7	7.2	0.560	0.756	V	Ms	12.200	15.214	0.000	
				2	10.8					5	6.2					8	7.6					Ma	28.400		
				3	5.4					6	6.4					9	9.2					Mn	28.400		
Fl		1	5.8	7.260	0.027		Fl	4	9.2	2.160	0.340		Fl	7	8.6	0.740	0.691	Fl	Ms	12.667	19.317	0.000			
			2	12.4					5	5.6					8	6.6					Ma	22.600			
			3	5.8					6	9.2					9	8.8					Mn	33.733			
Fr		1	5.2	5.360	0.069		Fr	4	8.4	5.180	0.075		Fr	7	11.2	4.340	0.114	Fr	Ms	10.800	19.414	0.000			
			2	11.6					5	4.6					8	5.4					Ma	29.133			
			3	7.2					6	11					9	7.4					Mn	2*9.0667			
Exposición de área foliar		Ms	V	1	8	6.480	0.039	Ma	V	4	5.6	2.340	0.310	Mn	V	7	9.4	3.404	0.182	V	Ms	36.000	24.180	0.000	
				2	4.4					5	8.6					8	9.6					Ma	13.000		
				3	11.6					6	9.8					9	5					Mn	20.000		
	Fl	1	6.4	6.080	0.048		Fl	4	6.4	1.280	0.527		Fl	7	10.6	4.757	0.093	Fl	Ms	35.067	26.959	0.000			
			2	5.6					5	8					8	8.8					Ma	10.200			
			3	12					6	9.6					9	4.6					Mn	23.733			
	Fr	1	9.2	9.360	0.009		Fr	4	10	3.120	0.210		Fr	7	9.8	1.340	0.512	Fr	Ms	37.800	31.353	1.555 E-7			
			2	3.2					5	8.8					8	7.6					Ma	11.600			
			3	11.6					6	5.2					9	6.6					Mn	19.600			
	Cobertura de vástago	Ms	V	1	4.3	8.660	0.013	Ma	V	4	8.5	3.889	0.143	Mn	V	7	10	1.912	0.384	V	Ms	31.067	25.772	0.000	
				2	7.2					5	5					8	7.9					Ma	9.000		
				3	12.5					6	10.5					9	6.1					Mn	28.933		
Fl		1	6.2	7.340	0.025		Fl	4	8.8	3.126	0.048		Fl	7	10.4	6.080	0.048	Fl	Ms	30.500	29.352	4.230 E-7			
			2	5.4					5	5.2					8	9.6					Ma	8.000			
			3	12.4					6	10					9	4					Mn	30.500			
Fr		1	8.6	8.540	0.014		Fr	4	11	4.220	0.121		Fr	7	10.5	2.449	0.294	Fr	Ms	33.000	30.441	2.453 E-7			
			2	3.6					5	7.8					8	6.3					Ma	8.000			
			3	11.8					6	5.2					9	7.2					Mn	28.000			

Especie de manfreda: Ms: *Manfreda scabra*, Ma: *Manfreda maculata* y Mn: *Manfreda nanchitlensis*.
 Etapas fonológicas: V: vegetativa, Fl: floración y Fr: fructificación. SD: Sin Dato.

Cuadro 16 (continuación).

Parámetro Evaluado	Especie						Especie						Especie										
	Etapa Fonológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P	Etapa Fonológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P	Etapa Fonológica	Sitio	Promedio	Prueba estadística	Valor P	Etapa fonológica	Especie	Promedio	Prueba estadística	Valor P			
Relación A-B	Ms	V	1	5.6	2.880	0.237	Ma	V	4	9.1	3.972	0.138	Mn	V	7	11.4	4.580	0.101	V	Ms	31.133	11.895	0.003
			2	10.4					5	4.8					8	7				Ma	14.600		
			3	8					6	10.1					9	5.6				Mn	23.267		
	Fl	1	8.4	0.080	0.234	Fl	4	10.2	2.660	0.264	Fl	7	10.8	3.440	0.179	Fl	Ms	32.200	13.464	0.001			
			2	8					5	8.2					8		7.6			Ma	14.667		
			3	7.6					6	5.6					9		5.6			Mn	22.133		
	Fr	1	7.6	1.040	0.595	Fr	4	8.6	8.540	0.014	Fr	7	4.6	6.540	0.038	Fr	Ms	31.500	20.417	0.000			
			2	9.6					5	11.8					8		11.8			Ma	10.800		
			3	6.8					6	3.6					9		7.6			Mn	26.700		
% Humedad	Ms	V	1	8.8	0.960	0.619	Ma	V	4	10.8	5.360	0.069	Mn	V	7	8	8.000	0.018	V	Ms	35.333	21.108	0.000
			2	8.8					5	4.4					8	12				Ma	14.133		
			3	6.4					6	8.8					9	4				Mn	19.533		
	Fl	1	4.4	5.040	0.083	Fl	4	8.4	0.380	0.827	Fl	7	12.4	7.760	0.021	Fl	Ms	33.200	25.170	0.000			
			2	9.2					5	8.6					8		4.8			Ma	9.733		
			3	10.2					6	7					9		6.8			Mn	26.067		
	Fr	1	4.8	4.560	0.102	Fr	4	6.8	1.040	0.595	Fr	7	11.6	6.480	0.039	Fr	Ms	33.533	26.743	0.000			
			2	8.4					5	7.6					8		4.4			Ma	9.333		
			3	10.8					6	9.6					9		8			Mn	26.133		

Especie de manfreda: Ms: *Manfreda scabra*, Ma: *Manfreda maculata* y Mn: *Manfreda nanchititlensis*.
 Etapas fonológicas: V: vegetativa, Fl: floración y Fr: fructificación. SD: Sin Dato.

Cuadro 17. Comparación morfológica de las poblaciones en las distintas etapas fonológicas para cada una de las especies estudiadas.

Especie	Estructuras Dimensiones/ etapa fonológica	Escapo			Bráctea			Hoja			Bulbo		
		d (cm)	l (cm)	n	a (cm)	l (cm)	n	a (cm)	l (cm)	n	d (cm)	l (cm)	n
Ms	V Ms Valores	SD	SD	SD	SD	SD	SD	3 7.2-8.8#3.4-6.8	3 34.2-69.6 #26.2-34.2	1 #2 6-11 #2-5	= 0.6-3.9	1#3 3.4-4.4#3-10.3	SD
	FI Valores	3 1.2-1.6	3 0.9-162 # 1 z67-220	SD	3 3.7-6.1# 1.7-3.5	3 34.2-40.6#11-27.4	2 4-7 # 8-14	1 #3 4.1-5.5#7.7-10.4	3 42.3-51.7 #30.1-50.1	= 3-13	1#3 2.9-4.9#1.4-4.2	3 6-10.8#3.7-6.6	= 1-2.0
	Fr Valores	3 1.5-1.8	3 0.93-171 # 196-232	SD	3 4.5- 6.15# 1.8-3.3	3 36.6-43.7 #11.2-27.4	2 5-9 #7-13	# 4.1-6#4.8-7.2#7.69.1	1 #3 36.2-50.1 #44.2-62.4	1 #3 6-16 #5-10	= 1.4-4.4	= 2.2-12.45	SD
Ma	V Valores	SD	SD	SD	SD	SD	SD	4 1.3-2.2#2-2.7	= 8.9-18.2	= 3.0-9.0	= 0.95-1.7	= 2-3.9	SD
	FI Valores	=	=	SD	4 0.2-0.5# 0.6-1.1	5#6 2-3.6#5.6-9.4	= 4-7.0	4#6 1.4-2.3#2-2.8	= 10.15.5	= 4.0-6.0	= 0.6-1.4	= 1.5-5.7	SD
	Fr Valores	=	=	SD	4 #5 0.2-0.5# 0.6-0.8	4 #6 2.2-7.4# 1.4-8.4	4 #6 4-8#3-6	= 1.15-2.9	= 5.9-15.2	= 4.0-9.0	= 1-1.7	= 1.7-5.5	SD
Mn	V Valores	SD	SD	SD	SD	SD	SD	= 1-1.8	= 25.8-45.8	8 6-9 # 4-7	= 1.2-2.1	= 3.4-6.2	SD
	FI Valores	7#9 0.5-0.81# 0.4-1.5	7#8 80.8-128 #139-182	= 1	= 0.6-1.9	= 4.5-12.2	= 1-11.0	= 1-1.8	7 #9 43-46.1# 26.6-42.3	7 9-12# 6-10	7 1.8-3.2# 1.3-2.1	= 3.5-6.4	= 1-2.0
	Fr Valores	=	=	= 1	= 0.6-1.5	= 5.6-16.5	= 08-10	7 1.4-1.6# 0.5-1.3	= 30.2-48.4	= 2.0-12.0	= 1.1-2.1	= 2.6-5.5	SD
Spp	V Valores	SD	SD	SD	SD	SD	SD	# 2.8-8.8#1.3-3.5 #0.6-2.1	Ma 8.9-18.2 # 25.8-169.9	= 2.0-9.0	Ma #Ms 0.95-1.7# 1.2-2.1	Ma 2-39# 3-10.3	SD
	FI Valores	# 1.5-1.8#0.2- 0.4#0.4-1.5	# 90-220 #33- 865# 80.8-182	SD	Ms 1.9-6.1# 0.2-1.9	Ma 4.5-40.6 # 2-11.5	Ma 5-7 # 6-14	Ms 0.6-1.8# 1.3-10-4	Ma 8.15.5 # 24.6-51.9	Ma 4-6 # 2-13	Ma 1.4-4.9#1.3-3.2 #0.6-1.4	Ms 3.7-10.8# 1.5-6.4	SD
	Fr Valores	# 0.4-0.8	Ma 41-92# 92.8-232	SD	Ms 1.8-6.9# 0.3-1.4	Ms 1.8-6.9 # 0.3-1.4	Ma 3-8 # 5-13	# 4.1-9.1#1.15- 2.9#0.5-1.6	Ma 5.9-14.6 # 29.2-62.4	Ms 1-12# 4-16	Ms 1.4-4.4# 1-2.1	Ma 1.7-55# 2.2-12.45	SD

Simbología.

Dimensiones: d: diámetro, a: ancho, l: largo, n: número y spp: especies

Etapa fonológica: V: vegetativa, FI: floración y Fr: fructificación.

Sitios: 1: Zacualtipan, 2: Sombrerete, 3: Ávila Camacho, 4: Almoloya, 5: Macos, 6: San Simón, 7: Temascaltepec-Valle de Bravo, 8: Temascaltepec-Tejupilco ó 9: Toluca-Temascaltepec . SD: Sin Dato.

Especie de *Manfreda* Ms: *M. scabra*, Ma: *M. maculata* o Mn: *M. nanchititlensis*

=: todos son iguales significativamente (>0.05).

#: todos son diferentes significativamente (<0.05).

Ejemplos. (1): indica que los ejemplares del sitio uno son diferentes significativamente de los otros sitios al comparar.

(Ma#Mn): indica que *M. maculata* es diferente significativamente de *M. nanchititlensis* y *M. scabra* tiene similitudes con las dos antes mencionadas.

Cuadro 17 (Continuación).

Especie	Estructuras Dimensiones/ etapa fenológica	Cormo			Raíces contráctiles			Raíces secundarias		
		d (cm)	l (cm)	n	d (cm)	L	N	d (cm)	l (cm)	n
Ms	V	=	1#3	3	3	=	3	3	=	=
	Valores	1-7.2	1.9-5#6.4-21.9	1.5#1	0.3-1.3 #0.6-1	10.2-42	12-93 #10-28	0.1-0.2 #0.1	32.-11.3	34-305
	Fl	=	3	=	3	3	1 #3	3	=	=
	Valores	3.3-8.2	8.7-14#2-6.6	1-4.0	0.8-1 #0.5-1	18.5-32.3 #9.6-23.2	20-32 #22-60	0.1-0.2 #0.1	2.1-25.6	34-189
Ma	Fr	1#3	#	=	3	=	=	3	3	=
	Valores	5.2-8.2#4.5-9.7	5.4-9#2.2-4.4#8-15.7	1-4.0	0.9-1.1 #0.6-1	13.6-38.5	11-78	0.1-0.2 #0.1	8.1-22 #3.6-10.2	31-147
	V	=	=	=	=	=	5	SD	=	=
	Valores	1-2.5	1.2-5.6	1	0.4-0.9	6.8-22.6	24-40 #5-31	=	1.2-8.8	09-93
Mn	Fl	=	=	=	4	=	6	=	=	=
	Valores	0.7-1.7	2-3.5	1	0.2-0.4 #0.7-0.9	2.5-22.5	16-23 #9-14	0.5-0.2	2.7-6.9	13-57
	Fr	=	=	=	=	=	=	SD	=	4 #6
	Valores	1.4-2.3	1.8-5.7	1	0.4-0.8	6.5-21.5	8.0-43	=	1.4-4.8	14-69 #9-19
Spp	V	=	7 #8	=	9	=	7 #9	=	=	7
	Valores	0.7-3.6	0.4-2.7#4-10	1-3.0	0.4-0.8#0.7-0.9	8.6-47	6-8 #4-46	0.1	2.8-55.2	8-15 #8-61
	Fl	8#9	8	=	7	=	8	=	=	7
	Valores	1.7-5.3#1.4-2.4	4.4-13.8#3.7-7.3	1-3.0	1.1-1.9#0.4-0.95	18.2-33.3	15-37 #27-35	0.1	4.3-18.3	90-108 #26-58
Spp	Fr	=	=	=	=	7 #8	=	7	=	=
	Valores	1.3-9.7	3.1-15.7	1-3.0	0.6-1.21	23-37.8 #8.2-22	9-78	0.1-0.3	7.2-22 #3.6-14.3	11-135
	V	Ms	Ma	=	Ms #Ma	Ma #Mn	=	Mn	Ma	Mn
	Valores	4.5-9.7#0.7-3.6	1.2-56 #0.4-21.9	1-5.0	0.3-1.1#0.4-0.9	6.8-22.6 #8.6-47	4-93	0.1 #0.1-0.2	1.2-8.8 #2.8-55.2	8-61 #9-305
Spp	Fl	#	Ma	=	Ma	#	Ma	=	Ma #Mn	Ma
	Valores	3.3-8.2#0.7-1.7#1.4-5.3	2-3.5-#2-14	1-4.0	0.2-0.6#0.5-1.9	9.6-32.3 #2.5-22.5 #18.2-33.25	9-23 #15-37	0.1-0.2	2.7-6.9 #4.3-18.3	13-57 #26-189
	Fr	Ms	Ma	=	Ma	Ma	Ma #Mn	Ma #Mn	Ma	Ms #Mn
	Valores	4.5-9.7 #1.3-9.7	1.8-5.7#3.1-15.7	1-4.0	0.4-0.8#0.6-1.21	6.5-21.5#8.2-38.5	8-43 #9-78	0.1 #0.1-0.3	1.4-4.8 #3.6-22	31-147 #11-135

Simbología.

Dimensiones: d: diámetro, a: ancho, l: largo, n: número y spp: especies

Etapa fonológica: V: vegetativa, Fl: floración y Fr: fructificación.

Sitios: 1: Zacualtipan, 2: Sombrerete, 3: Ávila Camacho, 4: Almoloya, 5: Macos, 6: San Simón, 7: Temascaltepec-Valle de Bravo, 8: Temascaltepec-Tejupilco ó 9: Toluca-Temascaltepec . SD: Sin Dato.

Especie de *Manfreda* Ms: *M. scabra*, Ma: *M. maculata* o Mn: *M. nanchitlensis*

=: todos son iguales significativamente (>0.05).

#: todos son diferentes significativamente (<0.05).

Ejemplos. (1): indica que los ejemplares del sitio uno son diferentes significativamente de los otros sitios al comparar.

(Ma#Mn): indica que *M. maculata* es diferente significativamente de *M. nanchitlensis* y *M. scabra* tiene similitudes con las dos antes mencionadas.

7.6 Estrategias adaptativas

Los datos que se observan en el cuadro 18, son parámetros determinados de manera indirecta que nos indican como es el establecimiento y competencia intraespecífica e interespecífica, además de la interacción con el ambiente edáfico; todos los datos fueron analizados con la prueba estadística Krustal Wallis con un nivel de significancia de $p < 0.005$.

M. scabra

Para esta especie la exposición radical de los ejemplares recolectados en la localidad Ávila Camacho presentan los valores más elevados durante la etapa de floración y fructificación. Para esta misma especie la exposición foliar y la cobertura del vástago presentan valores cuantitativos muy semejantes entre los ejemplares en Zacualtipan y Sombrerete, esto indica que la población de Ávila Camacho designa la mayor parte de sus recursos a la parte área especialmente los canaliza hacia las estructuras reproductivas (Shipley, 1990; Farley y Fitter, 1999).

M. maculata con excepción de la exposición radial en al etapa vegetativa y cobertura del vástago en la floración y fructificación, todos los parámetros biológicos evaluados para esta especie indica una homogeneidad fenotípica como resultado de la estrecha relación suelo-planta donde se desarrolla, particularmente el pH ácido y las concentraciones de Fe, Cu y Zn juegan un papel importante (Chapin, 1988 y Escamilla, 2005).

M. nanchitlensis crece en suelos de baja concentración de nutrientes, lo cual guarda relación directa con su biomasa. Ante la baja disponibilidad de nutrientes para poder sobrevivir, ha desarrollado dos estrategias fundamentales, en la primera canaliza su energía hacia un incremento de la LRS que se traduce en una aumento de la exposición radical para absorción de nutrientes. La otra estrategia consiste en el empleo y desarrollo de un mecanismo de protección de nutrientes para su reabsorción (Eissenstat, 1992 y Wijesinghe, *et al.*, 2001 y Escamilla, 2005).

La relación LRS/longitud de la hoja, es un índice que permite conocer la estrategia que la planta sigue durante su desarrollo para hacer un uso eficiente de la energía en respuesta a las condiciones ambientales, de este modo a medida que se incrementa el valor cuantitativo del cociente, la planta canaliza su energía en la construcción del sistema radical más que a la producción de biomasa en el vástago. En este estudio se encontró que *M. scabra* canaliza su energía primero a la construcción de un sistema radical vigoroso que soporte el desarrollo del vástago en las etapas posteriores del desarrollo (Cuadro 19).

M. maculata sigue una estrategia opuesta la de *M. scabra* ante un ambiente con bajos recursos, esto se explica porque *M. maculata* presenta una tasa de renovación del sistema radical baja. Cuando la planta cuenta con este órgano se inicia la absorción de nutrimentos cuando las condiciones climáticas se vuelven favorables y canaliza los recursos a la construcción de un nuevo vástago, lo cual se ve reflejado con el incremento del valor cuantitativo de la relación LRS/largo de hoja. *M. nanchitlensis* sigue este mecanismo pero menos acentuado.

Por todos los aspectos anteriores se afirma que *M. maculata* establece una relación íntima con el tipo de suelo, no solo por las características específicas con los elementos Fe, Cu y Zn del suelo, también porque esta especie tiene mayor área de exploración, lo cual constituye un mecanismo de la planta para ajustarse al ambiente y obtener la cantidad de nutrimentos necesaria para su desarrollo, la LRS es baja, por ello se considera que este mecanismo representa mayor gasto energético pero a largo plazo ha conducido al establecimiento permanente de la especie.

El desarrollo de la región radical *M. nanchitlensis* las condiciones edáficas no son las mejores en cuanto a concentración de nutrimentos y fertilidad, esta se hace de recursos aumentando su LRS, mecanismo diferente a las demás especies estudiadas, ya que estas son las de mayor éxito en suelos perturbados, a fin de invadir porciones del suelo con mayores concentraciones de los nutrimentos necesarios.

Cuadro 18. Comparación morfológica de las poblaciones, etapas fonológicas y especies estudiadas.

Etapa fonológica	Exposición Radical(cm ²)	LRS (cm/mg)	Exposición Foliar (cm ²)	Cobertura de Vástago	Vástago:región radical	Humedad (%)
<i>Manfreda scabra</i>						
V	2	=	1#3	3	=	=
Valores	55.24-254.29 #166.72-4644.7	0.515-5.950	765.6-1674.84 #525.72-6599.1	68.4-139.8 #52-103.2	0.9097-2.38	55.6993-758.369
Fl	3	2	1#3	3	=	=
Valores	605.82-1575.82 #138.30-3012.18	1.44-8.36 #0.42-1.94	95.8-4428.44 #1891.44-4456.85	84.6-103.4 #56-100.2	0.85-1.91	39.774-473.536
Fr	2#3	=	1#3	1 #3	=	=
Valores	128.06-298.04 #337.14-3732.03	0.64-5.007	1121.52-4478 #1774.4-4637.52	72.4-100.2 #88.4-124.8	0.809-2.092	148.218-356.204
<i>Manfreda maculata</i>						
V	5	=	=	=	=	=
Valores	131.36-352.15 #16.80-219.84	2.518-13.49	189.84-418.8	17.8-36.4	0.3178-1.45	61.455-150.841
Fl	=	=	=	5	=	=
Valores	31.10-207.67	1.642-9.027	181.6-319.44	16-26 #22-31	0.43-2.15	49.407-137.209
Fr	=	=	=	5	5#6	=
Valores	28.85-396.97	1.967-12.333	156.68-434.28	18-28.8 #11.8-32	0.50-1.54 #0.23-0.58	25.690-201.642
<i>Manfreda nanchititlensis</i>						
V	=	=	=	=	=	8#9
Valores	24.56-1290.31	3.295-15.673	105.8-555.6	51.6 #91.6	0.23-2.40	124.409-221.75 #100.828-123.601
Fl	7	=	=	7#9	=	7#8
Valores	600.124-817.53 #252.28-569.19	3.073-16.148	273-1054.8	86-100 #53.2-84.6	0.50-1.263	178.989-231.595 #87.605-210.359
Fr	=	=	=	=	7 #8	7#8
Valores	139.91-1296.34	3.838-8.266	233.2-775.92	60.4-96.8	0.80-1.19 #1.29-2.4	193.085-296.808 #145.639-179.472
Comparación entre especies						
V	=	Ms	Ms	Ma	Ms#Ma	Ms
Valores	24.56 #1290.31	0.515-5.950 #2.518-15.673	525.726599- #105.8-555.6	17.8-36.4 #51.6-91.6	0.9097-2.38 #0.3178-1.45	55.693-758.369 #61-221.75
Fl	Ma	Mn	Ms	Mn	Ms	Ms
Valores	31.10-207.67 #12481-1575.82	3.073-16.148 #0.42-9.027	95.8-4456.85 #181.6-1054.8	53.2-100 #16-103	0.85-1.91 #0.43-2.15	39.774-473.536 #49.407-231.595
Fr	Ma	Ms	Ms	Ma	Ma	Ms#Ma
Valores	28.85-396.97 #128.6-3732.03	0.64-5.007 #1.967-12.333	1121.54-4637.52 #156.68-775.92	11.8-32 #60.4-124.8	0.23-1.54 #0.80-2.4	148.218-356.204 #25.690-201.642

Simbología.

Dimensiones: d: diámetro, a: ancho, l: largo, n: número y spp: especies

Etapa fonológica: V: vegetativa, Fl: floración y Fr: fructificación.

Sitios: 1: Zacualtipan, 2: Sombrerete, 3: Ávila Camacho, 4: Almoloya, 5: Macos, 6: San Simón, 7: Temascaltepec-Valle de Bravo, 8: Temascaltepec-Tejupilco ó 9: Toluca-Temascaltepec. SD: Sin Dato.

Especie de *Manfreda* Ms: *M. scabra*, Ma: *M. maculata* o Mn: *M. nanchititlensis*

=: todos son iguales significativamente (>0.05).

≠: todos son diferentes significativamente (<0.05).

Ejemplos. (1): indica que los ejemplares del sitio uno son diferentes significativamente de los otros sitios al comparar.

(Ma≠Mn): indica que *M. maculata* es diferente significativamente de *M. nanchititlensis* y *M. scabra* tiene similitudes con las dos antes mencionadas.

Cuadro 19. Relación entre el LRS y longitud de hoja por especie y estadio fenológico.

Etapa / Especie	<i>M. scabra</i>	<i>M. maculata</i>	<i>M nanchititlensis</i>
Vegetativa	1.35	0.98	0.91
Floración	0.41	2.82	1.11
Fructificación	0.32	3.64	1.35

VIII. CONCLUSIONES

Manfreda scabra se establece en una amplia diversidad de suelos (Typic Ustipsamments, Entic Vermustolls y Thaptic Haplustands) en rocas calcáreas basaltos o granitos, normalmente en distribución localizada, compitiendo por los recursos con un denso estrato herbáceo. Las características del suelo a las que tiene mayor tolerancia son pH, textura, materia orgánica y profundidad del suelo, sin embargo, requiere suelos con moderada a alta fertilidad en los primeros 20 a 30 cm de espesor. Así mismo, las áreas de distribución de esta especie, tienen asegurados procesos ecosistémicos como: tasas de mineralización, ciclos de nutrimentos, hidrología, desarrollo y fertilidad del suelo, característicos de un ambiente estable. Con base en las características morfológicas, *M. scabra* tiene como mecanismo de protección de nutrimentos la retranslocación que le permite promover estructuras reproductoras más grandes, gran número de semillas y una mayor diseminación de las mismas. El ciclo de vida de las raíces de *M. scabra* es más rápido, el gasto energético es menor y todos estos procesos se controlan por señales internas que dependen del ambiente.

M. maculata se distribuye en Spodic Udipsamments, Typic Hapludalfs y Typic Udipsamments siempre con horizontes de diagnóstico ócricos (los menos desarrollados), crece en suelos someros, pedregosos de textura gruesa, de pH ácido a muy ácido, pobres en materia orgánica, baja CIC y donde el Fe, Cu y Zn son especialmente abundantes y se destaca las concentraciones de V y TI a lo largo de todo el perfil. Esta especie está uniformemente distribuida en el área y compete con vegetación arbórea del género *Pinus* por la luz y nutrimentos y en menor grado con herbáceas. Las dimensiones estructurales son homogéneas con énfasis en la región radical, tiene como mecanismo de protección de nutrimentos la eficiencia de reabsorción, así como una longevidad mayor de las raíces, disminuyendo su gasto energético e incrementando sus posibilidades de un mejor desarrollo.

M. nanchitlensis está asociada al bosque mixto de *Pinus* y *Quercus*, distribuida uniformemente en sus hábitats naturales en suelo Haplic Ustarents sin horizontes de diagnóstico derivados de lutitas o en Typic Durustalfs o Udertic Haplustepts derivados de basalto y riolitas con epipedón úmbrico, exige suelos profundos, pedregosos, de textura media a arcillosos, húmedos, ácidos, pobres a moderadamente ricos en materia orgánica y baja CIC. De las tres especies estudiadas, *M. nanchitlensis* crece en los suelos de baja fertilidad y lixiviados, donde los ciclos de los nutrimentos están fuertemente influenciados

por el mantillo aportado por la cobertura del bosque de *Pinus* y los materiales geológicos están fuertemente intemperizados, enfrenta moderada competencia con herbáceas, es una especie endémica cuyo LRS es alta por lo que tiene la habilidad en invadir y reabsorber con eficiencia nutrientes, debido a la evolución conjunta suelo-planta.

Las raíces de *M. scabra* son de mayor diámetro y tienen una tasa de renovación alta cuando esta especie esta en suelos fértiles y las condiciones del ambiente atmosférico son estresantes. Mientras que *M. nanchititlensis* presentó la mayor longevidad de su sistema radical por encontrarse en suelos infértiles.

Durante la floración las tres especies de manfredas incrementan el largo de las raíces, principalmente las secundarias para aumentar el área de exploración y obtener el agua y nutrientes demandados durante el esfuerzo reproductivo.

IX. REFERENCIAS

- Álvarez, A. 1987. Sistemática y filogenia de la familia Agavaceae, Endlicher. Tesis, Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad de la Habana. Facultad de Biología, Jardín Botánico Nacional. La Habana. 208 pp.
- Alloway, B. J. 2005. Heavy metals in soils. Halsted Press, John Wiley Sons, Inc. N. Y. 339 pp.
- Assadian, N. y Fenn, L. B. 2000. Rhizosphere Chemical Enhance Heavy Metal Absorption by Plants Growing in Calcareous Soils p 43-60. En: Trace Elements in the Rhizosphere. Eds. Gobran, G.R. Wenzel, W.W. y Lombi, E. CRC Press. Boca Raton.
- Aubert, H. y Pinta, M. 1997. Trace elements in soil. OSTOM. Elsevier Scientific Publishing Company.
- Ayala, M. M. 2006. Patrones de Diversidad y Distribución del género *Manfreda* Salisb. Agavaceae. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 86 pp.
- Bakker, M. R. 1999. Fine-roots parameters as indicators of sustainability of forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* **122**: 7-16.
- Bautista, A. Z. 2004. Técnicas de muestreo para manejadores de recursos naturales. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 507 pp.
- Binkley, D. 1992. Biogeochemistry of adjacent conifer and alder-conifer stands. *Ecology* **73**: 2022-2033.
- Binkley D, Dunkin K. A, DeBell D. y Ryan M. G. 1992. Production and Nutrient cycling in mixed plantations of Eucalyptus and Albizia in Hawaii. *Forest Science*. **38**: 393-408.
- Binkley, D. y Rhoades, C. 1996. Factors influencing decline in soil pH in Hawaiian Eucalyptus and Albizia plantations. *Forest Ecology and Management*. **80**: 47-56.
- Braver, L. D., Goldner, W. H. y Gardbner, W. R. 1980. Física de suelo. Ed. UTEHA. México. D.F. 529 pp.
- Boul S.W. y Mc Craeken R. J. 1990. Génesis y clasificación de suelos. Segunda edición. Ed. Trillas. México, D. F. 417 pp.
- Caldwell, M.M. 1987. Competition between root systems in natural communities. p. 167-186. En Gregory, P.J.; Lake, J.V. y D. Rose (eds.). Root development and function. Society for experimental biology seminar series. No. 30. University Press, Cambridge. 306 pp.
- Carney, K. M. y Matson, P. A. 2005. Plant communities, soil microorganisms, and soil carbon cycling: does altering the world belowground matter to ecosystem functioning? *Ecosystems*. **8**: 928-940.
- Causton, D.R. 1991. The variability of relative growth rate within a sample. *Annals of Botany*. **67**: 137-

144.

- Crick, J.C. y Grime, J. P. 1987. Morphological plasticity and nutrient capture in herbaceous species of contrasted ecology. *The New Phytologist*. **28**: 403-414.
- Cuanalo, C. de la H. 1975. Manual para la descripción de perfiles de suelo en el campo. Colegio de Postgraduados. Escuela Nacional de Agricultura Chapingo. Chapingo, México. D. F. 85 pp
- Chapin, F.S.III. 1988. Ecological aspects of plant mineral nutrition. En *Advances in plant nutrition*. Vol 3. Tinker, B. and A. Uichli (eds.). Praeger, N. Y. 469 pp.
- Chapin, F. S.III., Lubchenco, J. y Reynolds, H. L. 1995. Biodiversity effects on patterns and processes of communities and ecosystems. p 289-301. **In:** United Nations Environment Programmed. Global biodiversity assessment Cambridge University Press. Cambridge. UK. 376 pp.
- Dahlgren, R. M., Clifford, H. T. y Yeo, D.F. 1985. The families of the monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy. Springer Velag. New York.
- Daubenmire, R. F. 1988. Ecología vegetal. Tratado de Autoecología de plantas. Limusa. Segunda reimpresión. México. 496 pp
- Ducafour. P. 1987 Manual de Edafología. Ed. Toray-Masson, S. A. Barcelona.
- Eissenstat, D. M. 1991. On the relationship between specific root length and the rata of root proliferation: a field study using citrus rootstoeks. *New Phytologist*. **118**: 63-68.
- Eissenstat, D. M. 1992. Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition*.**15**: 763-782.
- Eissenstat, D.M y Yanai, R.D. 1997. The ecology of rootlifespan. *Advances in Ecological Research* **27**:2-60.
- Escamilla, J. A., Comerford, N. B. y Neary, D. G. 1991. Spatial pattern of slash pine roots and its effect on nutrient uptake. *Soil Science Society of American Journal*. **55**: 1716-1721.
- Escamilla, J. A. 1999. Estudio de suelos y de ecosistemas vegetales. En: Orellana, R; Escamilla, J. A. y A. Larqué-Saavedra (eds.) *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Mérida, México. 222 pp.
- Escamilla, B. 2005. Relaciones suelo-planta en ecosistemas naturales de la Península de Yucatán: comunidades dominadas por palmas. En Orellana, R Escamilla, J. A. y A. Larqué-Saavedra (eds.) *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Mérida. p 159-172.
- ESRI. 1999. *Arc View 3.2 GIS*. Environmental Systems Research Institute, Inc. N. Y.
- Ethrington, J. R .1978. Plant physiological ecology. Studies in Biology 98. Edward Arnold, London. 635 pp.

- Evans, L. J., Spiers, G. A. y Zhao, G. 1995. Chemical aspects of heavy metal solubility with reference to sewage sludge amended soils. *International Journal Environmental Annals Chemistry*. **59**: 291-302.
- Farley, R. A. y Fitter A. H. (1999). The responses of seven co-occurring woodland herbaceous perennials to localized nutrient-rich patches. *Journal of Ecology*. **87**: 849-859
- Finzi, C. A., Breemen, V. N. y Canham, D. C. 1998a. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: Species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecological Applications*. **8**: 440-446.
- Finzi, C. A., Canham, D. C. y Breemen. V. N. 1998b. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: Species effects on pH and cations. *Ecological Applications*. **8**: 447-454.
- Fitter, A. H. 1985. Functional significance of root morphology and rood system architecture. p 87-106. In: Fitter, A. H., Atkinson, D., Read, D. y Usher, U.B. Ecological interactions in soil. Special publication of the British ecological society. No.4 Blackwell Scientific, Oxford. 423 pp.
- Flores-Vindas, E. 1999. La planta: estructura y función. LUR Vol. 11. Costa Rica. 238 pp.
- Foth, H. D. y Turk, L. M. 1980. Fundamentos de la Ciencia del Suelo. Continental. México. 435 pp.
- Galván, R. 2001. *Manfreda*. p. 1248-1249. En: Rzedowski, G. C. de, Rzedowski y colaboradores. Flora fanerogámica del Valle de México. 2a. ed., 1ª reimpression. Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro (Michoacán). 1406 pp
- García.-Oliva, F. Hernández, G., y Gallardo, L. J. 2006. Comparison of ecosystem C pools in three forests in Spain and Latin America. *Ann. For. Sci.* **63**: 519-523.
- García-Mendoza, A. 2002. Distribution of *Agave* (Agavaceae) in México. *Cactus and Succulents Journal* (U. S.) **74**: 177-187.
- García- Mendoza, A. 1995. Riqueza y endemismos de la Familia Agavaceae en México. Págs.39-40. En: Conservación de Plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques. Linares, E., Dávila, P., Chiang, F. y Bye, R. (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, D. F.
- Gavande, S. A. 1979. Física de suelos, principios y sus aplicaciones. Ed. Limusa. México, D. F. 351 pp.
- Gonzáles, O. J. y Pak, D. R. 1994. Geostatistical analysis of soil properties in a secondary tropical dry forest. St. Lucia, West Indies. *Plant and Soil*. **163**: 45-54.
- Gregor, J. W. 1942.the units of experimental taxonomy. *Chronica Botanica*. **7**: 1993-1996.
- Grime, J. P. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Ed Limusa. México. 291 pp.
- Grime, J. P. 1997. Integrated screening validates primary axes of specializations in plants. *Oikos*. **79**: 259-281.

- Grof, P. A. y Kaplan, D. R. 1988. The relation of root systems to shoot systems in vascular plants. *The Botanical Review*. **54**: 387-281
- Guerrero, G. A. 2006. Los suelos donde se distribuye el género *Manfreda* Salisb. Agavaceae, su caracterización ecológica y clasificación de acuerdo a la WRB. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 108 pp.
- Hobbs, R.J.; D.M. Richardson; G.W. Davis. 1995. Mediterranean-Type Ecosystems. Opportunities and constraints for studying the function of biodiversity. **In**: Davis, G.W.; D.M. Richardson, (eds.). Mediterranean-Type Ecosystems. The function of biodiversity. Ecological Studies, vol. 109. Springer-Verlag. Berlín. 352 pp.
- Hodge, A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*. **162**: 9-24.
- Hooper, D. U. y Vitouiser, P. M. 1998. Effects of plants composition and diversity on nutrients cycling. *Ecological Monographs*. **68**: 121-149.
- Howard, P. J. A., Howard, D. M. y Lowe, L. E. 1998. Effects of tree species and soil physical-chemical conditions on the nature of soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*. **30**: 285-297.
- Carta de climática escala 1: 250 000, Elaborada por INEGI.1982.
- Jackson, M. 1982. Análisis químico de suelo. Ed. Omega Barcelona. 458 pp
- Johansson, S. A. E., Campbell, J. L. y Malmqvist, K. G. 2001. Particle- Induced X-Ray Emission Spectrometry(PIXE) Wiley- Interscience, N.Y. 433 pp.
- Johnson, E. J. 1979. Introductory soil science. A study guide and laboratory manual. Mc Millan Publishing Co. Inc. NY. USA. 289 pp.
- Kappelle, M. N. 1996. Los bosques de roble (*Quercus* de la Cordillera de Talamanca Instituto Nacional de Biodiversidad de Costa Rica. Universidad de Ámsterdam. Heredia. 678 pp.
- Knops, J.M.H.; Wedin D. y Tilman D. 2001. Biodiversity and decomposition in experimental grassland ecosystems. *Oecologia*. **126**:429-433
- Lambers, H., Szaniawski, R. K. y Visser, R. 1983. Respiration of the growth, maintenance and ion uptake: and evaluation of concepts, methods, values and their significance. *Physiology Plant*. **58**: 556-563.
- Ledig, F. T. 1983. The influence of genotype and environment on dry matter distribution in plants. **In**: Huxlev, P.H. (ed.). *Plant research and agroforestry. Nairobi*. International council for research in agroforestry. p. 427-454.
- Li, Z. y Shuman, L.. M., 1996. Heavy metal movement in metal contaminated soil profiles. *Soil Science*.

161: 656-666.

- Lott, J., E. y García-Mendoza, A. 1994. Agavaceae. Págs. 35-47. En: G. Davidse, M. Souza & A. O. Chater (eds.). Flora Mesoamericana. Vol. 6. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. México, D. F.
- Matuda, E. 1972. An. Inst. Biol. Univ. Nal. México 43, *Ser. Botánica* 1:63-76
- Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, Cambridge, UK.
- McVaugh, R. 1989. Liliaceae. En: W. R. Anderson (ed.), Flora Novo-Galiciana. *University of Michigan Herbarium*. 15: 120-293.
- Mitchell, R. S. 1968. Variations in the *Polygonum amphibium* complexa and its taxonomic significance. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 45:1-65.
- Montagnes, J. R. S y Vitt, D. H. 1991. Pattern of Morphological Variation in *Meesia triquetra* (Byopsida: Meesiaceae) over an Artic- Boreal Gradient. *Systematic Botany*. 16: 726-735.
- Mordechai, G., Brown J. S., O'Brien, E. E. M., Maina, G. y Abramsky Z. 2001. Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*. 89: 660-669
- Munsell Soil Color Chart. 1990. Munsell color. Macbeth Division of Kollmorgen Instruments Corporation. Baltimore, Maryland.
- Nobel, P. S. 1998. Los incomparables Agaves y Cactus. Trillas. México, D. F. 211 pp
- Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000, que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos. Estudios, muestreo y análisis. *Diario Oficial de la Federación*. 82 pp.
- Pendias. A. K. y Pendias, H. 2000. Trace elements in soil and plants. 2nd. Ed. CRC Press. 413 pp.
- Piña, L. I. 1985. Consideraciones sobre el género *Manfreda*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 30: 27-32.
- Pearcy, R. W., Ehlenringe, J., Mooney, H. A. y Rundel, P. W. 1989. Plant physiological ecology: field methods and instrumentations. Capman and Hall Great Britian. 712 pp
- Purves, W. K., Sadaba, D., Orians G. H., y Heller, C. 2003. Life: the science of biology, seven edition, Sinauer Associated and W.H. Freeman. 1272 pp.
- Rose, J. N. 1903. Amaryllidaceae. *Manfreda* and its species. *Contributions from the United States National Herbarium* 8: 15-23.
- Salisbury, F. B. y C. W. Ross, 1985. Plant physiology. California. Wads worth Publishing Company. 540 pp.
- Scott, N. A. 1998. Soil Aggregation and Organic Matter Mineralization in Forest and Grasslands: Plant

- Species effects. *Soil Science Society of American Journal*. **62**: 1081-1089.
- Shiple, B. P. 1990. A test of the Tilman model of plant strategies: relative growth rate and biomass partitioning. *The American Naturalist*. **136**: 139-153.
- Soil Survey Staff. 1999. Soil Taxonomy: A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys. USDA Natural Resource Conservation Service Agriculture Handbook # 436, U.S. Government Printing Office, Washington D.C. 372 pp.
- Soil Survey Staff. 2006. Keys to Soil Taxonomy, 10th ed. USDA-Natural Resources Conservation Service, Washington, D. C. 541 pp.
- Statgraphics Plus. 5.0. 2000. Statistical Graphics Corp.
- Stone, E. L. 1975. Effects of species on nutrient cycles and soil change. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. **271**: 149-162.
- Sultan, S. E. y Bazzaz, F. A. 1993. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. III. The evolution of ecological breadth for nutrient environment. *Evolution*. **47**: 1050-1071
- Tilman, D. 1988. Dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press. Shiple, B. y R. H. 360 pp.
- Vaquez-Yañez, C. 1999. La fisiología ecológica de las plantas. En R Orellana; J. A. Escamilla, y A. Larqué Saavedra (eds.) Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Mérida. 222 pp
- Verhoek-Williams, S. 1975. A study of the tribe Poliantheae (including *Manfreda* and *Prochnyanthes* (Agavaceae). Cornell University, Ph. D. Dissertation. N. Y. 403 pp.
- Vinton, M. A. y Burke, I. C. 1995. Interactions between individual plant species and soil nutrient status in shortgrass steppe. *Ecology*. **76**: 1116-1133.
- Wijesinghe, D. K. John, E. A., Beurskens, S. y Hutchings, M. J. 2001. Root system size and precision in nutrient foraging: responses to spatial pattern of nutrient supply in six herbaceous species. *Journal of Ecology*. **89**: 972-983.