



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Establecimiento clonal de *Sedum oxypetalum* en ambientes
contrastantes del Ajusco Medio, D.F.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

Jennifer Kirsten Walte Vega



DIRECTOR DE TESIS:
M. en c. Irene Pisanty Baruch
2010



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

<p>1. Datos del alumno. Apellido paterno: Apellido materno: Nombre(s): Teléfono: Universidad: Facultad o escuela: Carrera: No. De cuenta:</p>	<p>1. Datos del alumno. Walte Vega Jennifer Kirsten 58 74 62 86 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 303256250</p>
<p>2. Datos del asesor. Grado: Nombre(s): Apellido paterno: Apellido materno:</p>	<p>2. Datos del asesor. M. en C. Irene Pisanty Baruch</p>
<p>3. Datos del sinodal 1. Grado. Nombre(s): Apellido paterno: Apellido materno:</p>	<p>3. Datos del sinodal 1. Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa</p>
<p>4. Datos del sinodal 2. Grado: Nombre(s): Apellido paterno: Apellido materno:</p>	<p>4. Datos del sinodal 2. Dra. María Teresa Valverde Valadés</p>
<p>5. Datos del sinodal 3. Grado: Nombre(s): Apellido paterno: Apellido materno:</p>	<p>5. Datos del sinodal 3. Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders</p>
<p>6. Datos del sinodal 4. Grado: Nombre(s): Apellido paterno: Apellido materno:</p>	<p>6. Datos del sinodal 4. M. en C. Israel Gustavo Carrillo Ángeles</p>
<p>7. Datos del trabajo escrito. Título: No. De páginas: Año:</p>	<p>7. Datos del sinodal 1. Establecimiento clonal de <i>Sedum oxypetalum</i> en ambientes contrastantes del Ajusco Medio, D.F. pp. 61 2010</p>

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México y al proyecto “Estudios ecológicos para la restauración de zonas de bosques y matorrales que rodean al DF” PAPIIT 222508, dirigido por la Dra. Alma Orozco, por brindar recursos para el desarrollo de este trabajo y la conclusión de mis estudios.

A mis sinodales, la Dra. Ana Mendoza, la Dra. Teresa Valverde, la Dra. Consuelo Bonfil y al M. en C. Israel Carrillo por sus valiosos comentarios que ayudaron a enriquecer y dar forma a este escrito.

Un especial agradecimiento a la M. en C. Irene Pisanty, mi tutora, por su apoyo y la enorme cantidad de conocimientos que compartió, pero sobre todo por la accesibilidad y buen humor, lo que hizo pasar el tiempo de manera amena, pero casi nunca con sentido común y seriedad.

A los miembros del Laboratorio Especializado de Ecología, la Dra. Mariana Hernández y el Dr. Jaime Zúñiga, por los recursos proporcionados, los valiosos comentarios y la ayuda brindada en la parte estadística. Al Dr. Pedro Mendoza por la información que compartió, el recorrido a las zonas de estudio y los viajes posteriores para los muestreos en el Ajusco.

A todos los que me acompañaron a realizar los muestreos, Gabriela, Germán, Gabriel, Cynthia, Carlos y Hugo; y a Jorge, Cristina y Alejandra por la inmensa cantidad de fotografías además de la ayuda en campo.

A mi mamá por el esfuerzo tan grande que significó ayudarme a terminar la carrera y salir a campo.

A mi familia toda la ayuda brindada.

A mis amigos por el gran afecto y apoyo incondicional, la mayoría están locos... creo que por eso nos llevamos tan bien.

A Hugo, por hacer que todo esté bien, aunque todo se vea mal.

A que nunca fui la persona más sensata, me permitió estudiar biología.

Contenido

1	Introducción	1
1.1	Organismos clonales.....	2
1.2	Raíces y regresión meristemática.....	6
1.3	Sucesión y disturbios	8
1.4	Pedregales, el caso del Ajusco	10
2	Objetivos.....	11
2.1	Objetivo general.....	11
2.2	Objetivos particulares.....	11
3	Hipótesis.....	11
4	Métodos.....	12
4.1	Sitio de estudio.....	12
4.2	La especie en estudio: <i>Sedum oxypetalum</i>	13
4.3	Trabajo de campo.....	15
4.4	Análisis estadístico	19
5	Resultados	20
5.1	Efecto de los factores experimentales sobre las variables de respuesta y comportamiento de las estacas a través del tiempo.....	20
5.2	Brotos foliares	21
5.3	Hojas.....	24
5.4	Raíces	26
5.4.1	<i>Comportamiento a través del tiempo</i>	26
5.4.2	<i>Número de raíces producidas antes del establecimiento</i>	30
5.5	Establecimiento.....	30
5.5.1	<i>Comportamiento a través del tiempo</i>	30
5.5.2	<i>Índice de establecimiento en el tiempo</i>	33
5.6	Relación entre sobrevivencia, producción de brotes, raíces y establecimiento	34
6	Discusión.....	37
6.1	Factores que afectan la producción de brotes, hojas y raíces	37
6.2	Factores que afectan el establecimiento	42
6.3	Restauración con estacas de <i>S. oxypetalum</i> e importancia en el PECM.....	44
7	Conclusiones	47
	Anexo.....	48
	Literatura citada	51

1 Introducción

En el presente trabajo se analizan algunos de los factores que determinan que los propágulos clonales de *Sedum oxypetalum* se establezcan a través de la formación de raíces adventicias en zonas con tres diferentes niveles de perturbación en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (Ajusco Medio, D.F.).

Las características de una planta clonal permiten la formación de propágulos de origen vegetativo que pueden establecerse como individuos fisiológicamente independientes de la planta progenitora. Así la dinámica poblacional está determinada por los individuos que provienen de la reproducción sexual (genets) y de la clonación a partir de ellos (ramets). La importancia de la propagación vegetativa depende del éxito de los ramets para establecerse, es decir, de que una vez separados del individuo parental, desarrollen raíces, se fijen al sustrato y crezcan y se desarrollen hasta la reproducción.

Los propágulos vegetativos necesitan formar raíces adventicias para poder establecerse. La formación de este tipo de raíces obedece a factores genéticos, fisiológicos y ambientales. En algunos casos, las raíces adventicias se forman en todos los entrenodos independientemente de las condiciones ambientales que los circundan, y pueden o no sobrevivir, crecer y desarrollarse dependiendo de éstas. En otros casos, las condiciones ambientales inducen la formación de raíces adventicias y, una vez formadas, influyen en su sobrevivencia, crecimiento y desarrollo.

Este estudio se desarrolló en el matorral del Parque Ecológico de la Ciudad de México, zona que sufrió fuertes perturbaciones durante la década de los años ochenta y donde, consecuentemente, el proceso de sucesión se ha visto alterado sobre todo por disturbios antropogénicos. La especie de estudio, *Sedum oxypetalum*, es característica del matorral xerófilo que característicamente se desarrolla sobre los sustratos basálticos de esta zona, producidos por la erupción del vecino volcán Xitle.

Para encontrar los patrones de establecimiento de los propágulos de *Sedum oxypetalum* se eligieron como factores ambientales temporada del año en que se colocaron los propágulos y el grado de perturbación del sitio, y como factores biológicos el diámetro de los propágulos (estaca) y su posición, para explicar los patrones de crecimiento de brotes foliares, raíces, y el establecimiento de los propágulos a lo largo de un periodo de tiempo de dos años.

1.1 Organismos clonales

La propagación clonal o multiplicación vegetativa es la capacidad de los organismos modulares para formar individuos genéticamente idénticos y potencialmente independientes del organismo parental a partir del crecimiento de partes vegetativas (van Groenendael *et al.*, 1996). Es muy distinta a la apomixis, pues mientras que en la propagación clonal los nuevos individuos se forman de las partes vegetativas de la planta, en la apomixis se forman semillas de las partes florales sin que exista un proceso de fecundación (Asker y Jerling, 1992). De esta forma, un genotipo de éxito ya probado puede expandirse y ocupar microhábitats cercanos o distantes. En el caso de las plantas, estos nuevos individuos se forman más frecuentemente a partir de los tallos y las raíces, y en menor proporción a partir de las hojas (Harper y White, 1974; Rost y Paterson, 1976, van Groenendael *et al.*, 1996). Dada la construcción modular de las plantas y la tardía especialización de la mayoría de sus células, cualquier planta es potencialmente clonal aun cuando la producción de clones no se lleve a cabo como parte de su ciclo de vida.

Los nuevos individuos producidos clonalmente son genéticamente idénticos a la planta parental y entre sí, y poseen el potencial de convertirse en plantas productoras de nuevos propágulos vegetativos, así como en individuos reproductivos productores de nuevos genotipos (Klimes *et al.*, 1997). Las poblaciones de especies clonales están compuestas por los individuos que son genéticamente diferentes, llamados genets, y por los que son genéticamente idénticos pero fisiológicamente independientes, llamados ramets (Kays y Harper, 1974). Un genet está formado por muchos ramets, pues cada módulo que conforma a una planta clonal es un ramet en potencia (Mandujano, 2007). Los ramets que han perdido la interacción fisiológica con el organismo parental siguen siendo parte del mismo, es decir, un genet está compuesto de los ramets que produce aún cuando no haya ya conexión ni física ni fisiológica entre ellos. La reproducción sexual, permite el incremento en el número de genets, mientras que la propagación clonal aumenta el número de ramets.

La propagación clonal presenta tanto ventajas como desventajas en términos de la adecuación de los organismos, pues aunque a través de la expansión de un genotipo ya exitoso se hace posible la colonización de sitios que pudieran no ser accesibles para las semillas o favorables para su germinación, el establecimiento de clones conlleva el riesgo de pérdida de diversidad genética. Hay diferencias en el ciclo de vida de los propágulos clonales y de los sexuales que pueden contribuir a que exista mayor reclutamiento de ramets que de genets nuevos, como la vulnerabilidad que sufren las plántulas por tener poca biomasa a comparación de un ramet. La propagación vegetativa puede llevar a una importante pérdida de diversidad

genética, y esto puede reducir la capacidad de respuesta de la población ante presiones de selección nuevas (Cook, 1985). Esta pérdida de riqueza genética, sin embargo, es relativa, pues los propágulos producidos pueden, a su vez, reproducirse sexualmente (Eriksson, 1997). Aunque puede llegar a darse la ocupación del espacio por unos cuantos genotipos, y su presencia puede impedir el establecimiento de otros genets, en general, las especies clonales tienen niveles de diversidad genética tan altos como las sexuales (Ellstrand y Roose, 1999; Araki *et al.*, 2007). El grado de diversidad genética dependerá tanto de la historia evolutiva de la especie como de las condiciones ecológicas en las que se encuentren y de las presiones de selección que experimenten. Si, por ejemplo, se trata de especies de origen reciente es probable que no hayan tenido tiempo suficiente para acumular variación por mutaciones o por otras causas, lo que explicaría la baja diversidad genética (Ellstrand y Roose, 1999). Es frecuente que en el hábitat ocupado por una población haya partes que han sido colonizadas vegetativamente y otras en las que hubo altas tasas de germinación y reclutamiento, lo que contribuye a la diversidad genética de una especie clonal y a su distribución discontinua dentro de una misma población (Araki *et al.*, 2007).

La competencia entre genets puede propiciar que con el tiempo dominen unos cuantos genotipos, o inclusive uno solo, en una población. En las plantas que pueden propagarse tanto por reproducción sexual como por clonación se espera que la variación genética disminuya hasta que nuevos individuos provenientes de semillas se establezcan en la población (Soane y Watkinson, 1979; Cook, 1983; Araki *et al.*, 2007).

El crecimiento clonal es muy común en las monocotiledóneas y, en menor medida, es también frecuente en las dicotiledóneas. Se ha estimado que cerca del 28% de las especies de este último grupo forman ramets de manera natural (van Groenendael *et al.*, 1996; Klimes *et al.*, 1997).

El ambiente en el que se establecen las plantas clonales influye mucho en su desarrollo, aunque no parece haber un patrón claro de crecimiento (Stillman y Sutherland, 1990; van Groenendael *et al.*, 1996). Existen distintas apreciaciones sobre el tipo de ambientes en los que se esperaría que las plantas clonales fueran más frecuentes. Por ejemplo, Klimes *et al.* (1997) consideran que en términos generales las plantas clonales son menos frecuentes en sitios perturbados que en los no perturbados. Estos mismos autores proponen que las plantas clonales son más frecuentes en regiones húmedas, suelos pobres, bajas temperaturas y ambientes con poca luz. Contrariamente, hay quienes han observado que las especies clonales terrestres son más frecuentes en lugares secos que en sitios húmedos y que, en general, se

puede decir que hay una tendencia a la propagación clonal en los ambientes extremos (van Groenendael *et al.*, 1996; Peterson y Jones, 1997; Mandujano, 2007).

La integración fisiológica entre un ramet y la planta progenitora es muy variable entre especies y, en algunas, está determinada en gran medida por las condiciones ambientales prevalecientes. En muchos casos los ramets pueden mantener una conexión fisiológica con la planta progenitora hasta recibir alguna señal externa o interna, cuyo carácter no está bien dilucidado, que desate su separación. En ocasiones puede persistir sólo una conexión física que no brinde beneficios nutricionales ni tenga efecto alguno, y que termine por alguna fuerza externa. En otros casos las conexiones físicas y fisiológicas entre ramets nunca se pierden y los propágulos fungen como extensiones de la planta progenitora que le permiten “forrajear” y obtener nutrientes de diferentes micrositios (Slade y Hutchings, 1987; van Groenendael *et al.*, 1996). En condiciones de alta humedad, baja disponibilidad de radiación lumínica y alta concentración de nutrientes es más frecuente encontrar ramets separados de la planta progenitora, mientras que en ambientes con baja disponibilidad de nutrientes, alta radiación lumínica y bajo contenido de humedad son más frecuentes los propágulos que se encuentran unidos física y fisiológicamente (Callaghan, 1987; Stillman y Sutherland, 1990; van Groenendael *et al.*, 1996).

Otros procesos relevantes en la propagación vegetativa están relacionados con la fractura de algunas partes de la planta parental. La pérdida de ramas, conocida como cladoptosis, se ha interpretado como una respuesta a condiciones ambientales adversas y a los efectos del envejecimiento de las ramas, y ocurre en zonas de abscisión bien definidas (Kozlowski y Pallardy, 1997). Rood *et al.* (2003) consideran a la cladoptosis como un equivalente de la abscisión de las hojas. En las plantas clonales que presentan desprendimiento de partes, la cladoptosis resulta ventajosa en el sentido de que, si existen puntos específicos de abscisión, la fuerza mecánica necesaria para separar los ramets de la planta original será baja y el daño asociado en tejidos será mínimo, tanto en los propágulos como en la planta parental (Rood *et al.*, 2003). Existe una gran variedad en los procesos involucrados en la separación de partes de las plantas que pueden fungir como propágulos vegetativos, pues puede ser accidental y causada por el medio externo, como un golpe o el efecto del viento que fractura una rama, o pueden originarse a partir de sustancias que la misma planta produce y que llevan a la degradación de la unión física (Rood *et al.*, 2003). Las presiones de selección que enfrentan los propágulos son diferentes a los que enfrentan las plantas de las que provienen, y varían mucho dependiendo de si hay o no conexión fisiológica entre el genet y sus ramets.

El crecimiento y el establecimiento clonal pueden ser considerados como parte de la plasticidad fenotípica de la planta que los presenta (Mandujano, 2007). Las plantas clonales tienen la capacidad de modificar su crecimiento de forma que puedan aprovechar los recursos disponibles en el ambiente en el que se encuentran (Slade y Hutchings, 1987; de Kroon y Shieving, 1991). En algunos casos (de Kroon *et al.*, 1996; Marino *et al.*, 1997; Valverde y Pisanty, 1999; Pennings y Callaway, 2000) se ha observado que bajo condiciones favorables aumenta la producción de ramets.

La dinámica poblacional de una planta clonal está determinada por el reclutamiento de plántulas y ramets a partir de que inicia la colonización del sitio en el que se desarrolla. Eriksson (1993) considera que si sólo existe reclutamiento de plántulas al inicio del establecimiento de una población en un sitio, pero conforme avanza el tiempo ya sólo se reclutan ramets, se habla de un patrón denominado reclutamiento inicial de plántulas o ISR por sus siglas en inglés (*initial seedling recruitment*). Este patrón es consecuencia de la competencia intraespecífica, que se da después de alcanzar cierta densidad poblacional, y cuando se presenta suele haber una tendencia a una alta fecundidad y dispersión de las semillas a larga distancia. Si existe reclutamiento de plántulas al mismo tiempo que de ramets en un estado sucesional tardío, se tiene un patrón denominado reclutamiento repetitivo de plántulas (*repeated seedling recruitment*) o RSR por sus siglas en inglés, que probablemente es consecuencia de disturbios a pequeña escala, que implican la apertura de pequeños claros que permiten la germinación de las semillas. Cuando se presenta este patrón se espera una mayor capacidad de respuesta a las variaciones no periódicas del ambiente por parte de las plantas debido a que existe más variación genética que en los sistemas ISR (Eriksson, 1993). Además, hay que considerar que aunque un ramet sea genéticamente idéntico al organismo parental, las fuerzas de selección no necesariamente actúan de la misma manera sobre ambos, tanto por su ubicación espacial como por procesos bióticos como la herbivoría. De esta forma, el ramet es selectivamente diferente a las otras partes del genet al que pertenece, y puede contribuir al éxito de la población de la que es parte. Así, aunque dos individuos posean la misma información genética, sus genes se pueden expresar de manera diferente según las presiones selectivas a las que se enfrentan (Mandujano, 2007).

Las especies clonales pueden ser importantes para la restauración ecológica después de un disturbio, ya que la germinación y el establecimiento de plántulas de muchas especies frecuentemente se ven limitados, mientras que los propágulos vegetativos pueden, en general, establecerse más fácilmente (Bonfil *et al.*, 1997). En los programas de restauración

frecuentemente se introducen individuos vigorosos, de origen vegetativo, desarrollados en viveros, lo que garantiza en mayor medida su establecimiento.

1.2 Raíces y regresión meristemática

Las raíces de las plantas son órganos de fijación y absorción, y también de exploración del ambiente, que son susceptibles de tener modificaciones fenotípicas como respuesta a las diferentes fuerzas ambientales que actúan directamente sobre ellas. Existen dos tipos de raíces, las que provienen de la radícula del embrión (primarias), y las raíces adventicias generadas a partir de meristemas del periciclo ubicados en el tallo desarrollado. Se cree que todas las plantas tienen un alto potencial de crecimiento de raíces y que son los factores externos los que limitan su producción y su velocidad de elongación (Goss, 1991).

Las raíces adventicias se originan en la capa externa del estele (sistema vascular), en una región llamada periciclo, donde algunas células se diferencian en meristemas y se dividen periclinal y anticlinalmente para producir otras que siguen ambos patrones de división (Figura 1.1). Así, se forma un *primordium* lateral que crece hacia afuera de la endodermis, el córtex y la epidermis (Evert, 2006).

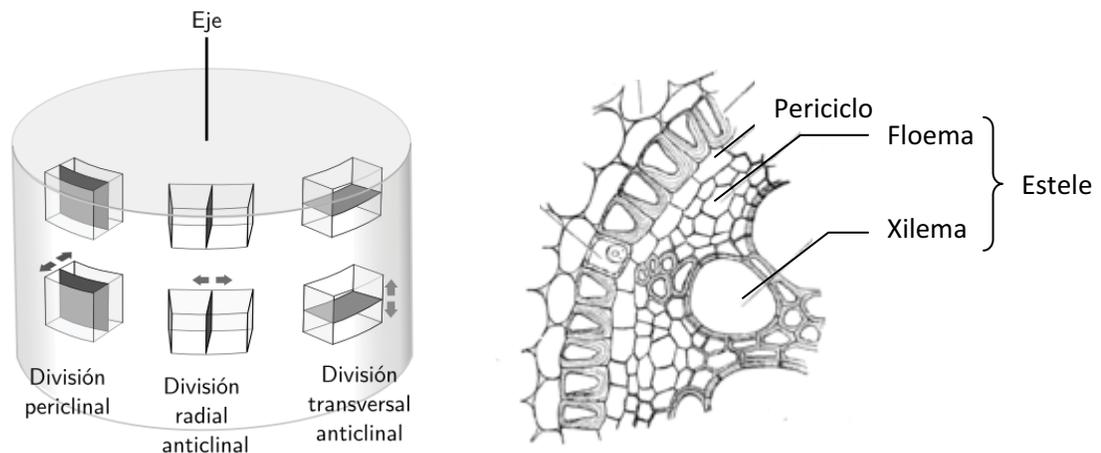


Figura 1.1. a) Esquema de los planos de división que pueden tener las células de una planta con respecto al eje principal del tallo. b) Esquema de los tejidos que conforman el estele del tallo y la ubicación del periciclo. Fuente: Evert, 2006.

En muchas plantas el crecimiento acelerado o retardado de las raíces primarias y/o adventicias se ve directamente afectado por la temperatura del suelo; en la mayoría de los casos las bajas temperaturas actúan como un freno para el inicio del desarrollo de las raíces (Kozlowski y Pallardy, 1997). Otros factores que intervienen en la formación y el crecimiento de

estas estructuras incluyen la humedad, la textura del suelo y la concentración de nitrógeno, fósforo, CO₂ y etileno presente en el sustrato (Drew, 1975; Drew *et al.*, 1979; Feldman, 1984; Fitter *et al.*, 1988; Gavito *et al.*, 2001). Cuando los nutrientes no se encuentran disponibles de manera uniforme en el sustrato, las raíces suelen crecer preferencialmente en micrositios donde las condiciones del suelo son más favorables, y las concentraciones de ciertos nutrientes estimulan su formación (Drew, 1975).

La regresión meristemática, también llamada desdiferenciación, es la capacidad de cualquier célula que se encuentre ya diferenciada de poder regresar a un tipo celular meristemático. Este proceso es el responsable de la formación de órganos vegetales en sitios de la planta que parecían no tener una región meristemática (Sitte *et al.*, 2004). Sin embargo, no siempre tiene que haber desdiferenciación para que esto ocurra, y es posible encontrar regiones meristemáticas en latencia tanto en raíces como en tallos. La reactivación de estas regiones se da por altos contenidos de humedad en el aire, por contacto directo con el agua o porque están en condiciones de oscuridad, y probablemente por la acción de algunas hormonas que también afectan la latencia de los meristemos (Paterson y Rost, 1979). El efecto que tiene el CO₂ en la producción y mortalidad de raíces es variable, pero en general una alta concentración de CO₂ incrementa la producción y mortalidad de las raíces (Gavito *et al.*, 2001).

Existen distintos tipos de sistemas radiculares que varían en diferentes aspectos de su arquitectura. La estructura radicular tiene que ver con la forma que adquieren las raíces tanto por su patrón de ramificación, que está determinado genéticamente, como por la plasticidad con la que responde al medio (Fitter, 1987). La morfología de las raíces se rige por algunos factores funcionales. El primero de ellos es la relación entre la biomasa de la raíz principal y las raíces adventicias. Las monocotiledóneas, por ejemplo, generalmente tienen una gran abundancia de raíces adventicias que se desarrollan desde la base del tallo. Un segundo factor es el grado de ramificación, que es mayor para la raíz principal en las dicotiledóneas que en la mayoría de las monocotiledóneas, en las que generalmente sólo se presenta la raíz principal y unos pequeños pelillos radiculares. En algunas dicotiledóneas anuales como *Senecio vulgaris* y *Stellaria media* la raíz principal muere, dejando así que se desarrollen y ramifiquen las raíces adventicias (Fitter, 1987). El tercer factor funcional es la plasticidad de las raíces, que permite la modificación de su forma y el cambio de su patrón de crecimiento, lo que a su vez posibilita la detección de sitios con una mayor concentración de nutrientes en el suelo (Fitter, 1987; Fitter *et al.*, 1988). El grado de variación de estos patrones entre especies, dependerá en mucho de las características genéticas de cada planta, pero cabe hacer hincapié en que la arquitectura de las

raíces es determinante para su establecimiento y desarrollo (Drew, 1975), por lo que la plasticidad de estas estructuras es de gran relevancia.

La inducción a la diferenciación de las raíces adventicias y su desarrollo son procesos biológicos que aun no se conocen bien (Lorbiecker y Sauter, 1998), aunque se sabe que resultan de la interacción de factores ambientales como la humedad y la presencia de nutrientes que permiten el desarrollo de los órganos fotosintéticos, y las condiciones fisiológicas relacionadas con diversos procesos, así como la presencia de algunos compuestos, entre los que destaca por su importancia el etileno. La oscuridad, el enterramiento y la inmersión en agua (por ejemplo, en el caso del arroz) inducen la activación de la diferenciación y la división celular en los meristemos intercalares, a través de la activación de diferentes genes que muestran diferencias en sus patrones de expresión (Lorbiecker y Sauter, 1998, Gutiérrez *et al.*, 2009; Klotek *et al.*, 2010). La producción de etileno deriva de la actividad de auxinas y citoquininas; éste actúa como una hormona de crecimiento versátil (Visser *et al.* 1996; Lorbiecke y Sauter, 1998).

Zhang *et al.* (2009) observaron que el hidrosulfuro de sodio (NaHS) promueve la formación de raíces adventicias en la papa (*Ipomoea batatas*), el sauce tortuoso (*Salix matsudana*) y la soya (*Glycine max*). La concentración de ácido indolacético incrementó en los brotes de las plántulas de *I. batatas* que habían sido tratados con NaHS, y la diferenciación y crecimiento de raíces adventicias se vieron acelerados consecuentemente.

A pesar de que actualmente se conoce incluso la secuencia de activación de genes involucrados en la producción de raíces primarias y adventicias para algunas especies, es muy poco lo que sabe del comportamiento de estas estructuras en condiciones naturales.

1.3 Sucesión y disturbios

La sucesión es un proceso en el que ocurren colonizaciones y extinciones de poblaciones de diferentes especies en un sitio particular, dando lugar a una comunidad en constante cambio (Wali, 1999). Cuando se analiza en los niveles más complejos de organización (nivel de ecosistema), la sucesión puede parecer direccional, en cuyo caso es posible distinguir un patrón determinista en el espacio y en el tiempo. Sin embargo, a escalas de menor complejidad, por ejemplo en poblaciones, este patrón no resulta tan evidente, y por el contrario se perciben procesos estocásticos y aparentemente caóticos, que forman patrones erráticos y que dependen más de las respuestas individuales de cada población (Connell y Slatyer, 1977; Peet y Christensen, 1980; Temperton y Hobbes, 2004).

Existen dos tipos de sucesión: la primaria, en la que se parte de un punto en el que hay ausencia de suelo formado, y la secundaria, en la que la colonización y el reemplazo de especies inicia en presencia de suelo formado (Begon *et al.*, 2006). Connell y Slatyer (1977) han propuesto tres rutas o mecanismos a través de los cuales se puede dar la sucesión: facilitación, inhibición y tolerancia. En el proceso de facilitación, las especies pioneras, que se ven favorecidas por las etapas sucesionales tempranas, modifican el ambiente de forma que lo vuelven adecuado para la entrada de otras especies de un estado sucesional subsiguiente o tardío, y que acaban por desplazar a las primeras. En los procesos de inhibición sucede todo lo contrario, pues al inicio las especies pioneras no permiten que otras especies se establezcan o desarrollen porque acaparan los recursos. En estos casos, el recambio de especies se presenta cuando ocurre un disturbio y las especies serales tardías empiezan a tener espacio para colonizar y desplazan a las de etapas anteriores. Bajo el modelo de tolerancia, las especies tanto pioneras como de estados sucesionales tardíos pueden coexistir en las primeras etapas serales sin afectarse mutuamente, pero las tardías son más longevas, y son las que acaban por dominar las etapas tardías de la sucesión.

Las especies sucesionales tempranas se enfrentan a condiciones ambientales adversas que incluyen una baja disponibilidad de nutrientes. Estas especies suelen crecer y alcanzar la madurez sexual tempranamente y tienden a dejar una gran cantidad de descendientes; además, típicamente tienen ciclos de vida cortos y sencillos. Las especies sucesionales tardías generalmente se encuentran en condiciones de una mayor disponibilidad de recursos y el ambiente abiótico no es tan adverso como el que enfrentan las especies tempranas, aunque en este caso la competencia puede llegar a ser la presión de selección más importante. Las especies características de ambientes serales tardíos suelen crecer más lentamente, tener ciclos de vida complejos y llegar a la madurez sexual tardíamente (Stearns, 1989; Begon *et al.*, 2006).

Pickett y White (1985) consideran que un disturbio es un evento discreto en el tiempo y en el espacio que altera la estructura de las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas, causando modificaciones en la disponibilidad de recursos o en el ambiente físico. Una perturbación es el resultado de un disturbio. Para Begon *et al.* (2006), un disturbio es un evento que remueve individuos del ambiente, con lo que se abren espacios que pueden ser colonizados por individuos diferentes.

El efecto que un disturbio pueda tener sobre las comunidades depende de la intensidad del mismo, de la tolerancia que tengan las poblaciones y comunidades a los cambios en las condiciones ambientales (resistencia) y de la velocidad a la que regresen a la estabilidad

después de una alteración (resiliencia) (Gunderson, 2000). Después de un disturbio la sucesión puede seguir diferentes rutas, dependiendo de cómo se haya alterado el ambiente abiótico, la comunidad involucrada y los recursos disponibles.

Después de un evento destructivo que inicia un proceso de sucesión, ya sea primaria o secundaria, la colonización del sitio se ve afectada por la disponibilidad de micrositios adecuados para la colonización y por la proximidad de potenciales colonizadores; la recolonización puede ser por especies pioneras o, en el caso de disturbios muy pequeños, por especies de estadios serales relativamente tardíos (del Moral y Eckert, 2005).

1.4 Pedregales, el caso del Ajusco

Los pedregales son áreas cubiertas por rocas fragmentadas, donde la erosión es alta, la formación de suelo es baja y las condiciones ambientales son de alto estrés y frecuencia de disturbios, lo que dificulta el desarrollo de la vegetación (Guàrdia *et al.*, 2000). También son llamados “malpaís” por ser inviables para la agricultura.

El pedregal sobre el que se encuentra el matorral xerófilo del Ajusco fue originado por la erupción del Xitle. La lava de este volcán era poco viscosa, por lo que pudo viajar grandes distancias y cubrir casi 80 km² formando una capa de más de 10 m de espesor. Durante el avance de la lava, se formaron grietas, montículos rocosos, hondonadas, hoyos, cuevas y fracturas, las cuales capturan el agua de la precipitación y permiten la acumulación de suelo (Carrillo-Trueba, 1995).

Los pedregales se caracterizan por ser ambientes áridos y presentar altas temperaturas (Guàrdia *et al.*, 2000), pero en el caso del Ajusco la aridez es de origen edáfico y la temperatura se regula en algunas zonas por la presencia de un bosque vecino, lo que ha permitido el desarrollo de un matorral xerófilo con comunidades que no son típicas de este tipo de vegetación (Carrillo-Trueba, 1995).

La dinámica poblacional de una especie clonal depende del éxito que tengan los ramets para establecerse, i.e., fijarse al suelo a través de raíces adventicias y su posterior crecimiento. Como la diferenciación de raíces está regulada por distintos factores internos y externos no se puede esperar que el éxito de colonización de los ramets sea igual en diferentes condiciones ambientales. También existen diferencias en la respuesta a las presiones de selección entre la planta parental y los ramets, y entre los diferentes estadios de desarrollo de éstos. El conocer algunos de los factores que determinan el éxito en el establecimiento de ramets es fundamental para comprender el papel de las especies dentro de la sucesión y su dinámica poblacional.

El presente estudio analiza la manera en que se da la propagación clonal de *Sedum oxypetalum* a partir de los factores que influyen en la formación de brotes foliares y raíces, el establecimiento y su permanencia en el sustrato. El trabajo se realizó en un matorral xerófilo bordeado por un bosque de encino (*Quercus* spp), que ha sufrido grandes perturbaciones antropogénicas, y cuyas condiciones varían mucho de un sitio a otro. Se eligió a *S. oxypetalum* porque ha sido identificada como especie indicadora del matorral que conforma la vegetación secundaria de la zona (Soberón *et al.*, 1991, González-Hidalgo, 1996). Además, esta especie es utilizada en los programas de restauración de la zona y una mejor comprensión de la manera en que se da la propagación clonal de manera natural ayudaría a facilitar su manejo (Bonfil, 2009).

2 Objetivos

2.1 Objetivo general

Identificar los patrones de establecimiento de los propágulos vegetativos de *Sedum oxypetalum* en ambientes con distintos niveles de perturbación en el matorral del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM), en el Ajusco Medio, D.F.

2.2 Objetivos particulares

1. Evaluar el efecto del diámetro y la posición de las estacas sobre el sustrato, el nivel de perturbación del sitio y la temporada del año en que se colocan sobre la producción de brotes, hojas y raíces adventicias, y el establecimiento de estacas de *S. oxypetalum*.
2. Evaluar el efecto del número de raíces adventicias producidas sobre la probabilidad de establecimiento de las estacas.

3 Hipótesis

- La producción de brotes, hojas y raíces, y el establecimiento de las estacas será mayor en las estacas de mayor diámetro que hayan sido colocadas en posición erecta sobre el sustrato, en las zonas con un menor nivel de perturbación y en la temporada del año donde se registren lluvias.
- La producción de un mayor número de raíces adventicias aumentará la probabilidad de establecimiento del ramet.

4 Métodos

4.1 Sitio de estudio

El trabajo se llevó a cabo en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM), en el Ajusco Medio, que fue declarado Zona Sujeta a Conservación Ecológica en un decreto publicado el 3 de julio de 1989 en la Gaceta Oficial del Distrito Federal (DSANP, 2008). Además, se encuentra entre las ocho, de un total de 17 áreas naturales protegidas del Distrito Federal, que son administradas por la Secretaría del Medio Ambiente y la Dirección General de la Comisión de Recursos Naturales y Desarrollo Rural (SMA-DGRNDR).

El PECM se encuentra entre 19°14' y 19°18' N y entre los 99°10' y 99°15' W, con una altitud de 2,400 a 2,800 msnm. El clima es templado subhúmedo con lluvias en verano, según la modificación de la clasificación climática de Köppen hecha por García (1973), y la precipitación anual es de alrededor de 1,000 mm. La conformación geológica de la zona es dada por la formación Chichinautzin del Pleistoceno-Holoceno, causada por la erupción de los volcanes Xitle, Xicontle y Cuazontle, que se encuentra sobre una formación de suelo bien desarrollado, principalmente de andosoles (Enciso de la Vega, 1994; DSANP, 2008).

El parque consta de 727.61 ha, en las que se identifican dos tipos principales de vegetación: el bosque de encino (*Quercus sp.*) y el matorral xerófilo. Existen dos tipos de matorral: a) donde predomina *Pittocaulon preaecox* (palo loco) y B) donde domina *Sedum oxypetalum* (siempreviva) y *Quercus*, considerado como vegetación secundaria (González-Hidalgo, 1996). Dentro del matorral de *Sedum*, en áreas perturbadas, es común *Buddleia cordata* (tepozán), *Buddleia parviflora* (tepozancillo) y *Dodonaea viscosa* (chapulixtle). Cabe decir que en el matorral xerófilo no existe suelo profundo y sólo en algunas partes del bosque se pueden encontrar suelos con profundidades mayores a los 10 cm (Bonfil *et al.* 1997; Melo-Gallegos y Alfaro-Sánchez, 2000; Rzedowski y Rzedowski, 2001; Cano-Santana *et al.*, 2006; Ezcurra *et al.*, 2006; DSANP, 2008).

El PECM también es diverso faunísticamente. Entre las aves se encuentran especies de colibríes (como *Hylocharis leucotis*), carpinteros (*Picoides villosus*), entre otras (por ejemplo, *Contopus pertinax* y *Pheucticus melanocephalus*). Los anfibios y reptiles más representativos son *Pseudoeurycea belli* (salamandra), *Sceloporus torquatus* (lagartija) y *Crotalus molossus* (víbora de cascabel). Entre los mamíferos que se presentan en el parque se encuentran *Didelphis virginiana* (tlacuache), *Bassariscus astutus* (cacomixtle), *Peromyscus maniculatus* (ratón) y *Sylvilagus floridanus* (conejo castellano) (Cano-Santana *et al.*, 2006; Ezcurra *et al.*, 2006; DSANP, 2008).

En el área del PECM se está dando un proceso de sucesión que inició a partir de la erupción del Xitle, que dio lugar a un cambio ambiental radical, que conllevó a la desaparición del suelo en los sitios por los que fluyó la lava. Por ello, lo que observamos en esta parte del PECM es un proceso de sucesión primaria que conlleva la formación de suelo nuevo. Adicionalmente, la zona ha estado sometida a presiones antropogénicas durante las últimas décadas. A principios de la década de los ochenta se estableció, temporalmente, un fraccionamiento para un asentamiento urbano de clase alta. Paralelamente, en otra parte de lo que ahora es el parque, se estableció un asentamiento de precaristas que construyeron viviendas con la propia roca volcánica del lugar (Bonfil, 2009). Estos disturbios más recientes llevaron a separar el matorral xerófilo en dos categorías, definidas por el disturbio que las afectó: el matorral conservado, donde dominan *P. praecox* y *S. oxypetalum*; y matorral perturbado, donde es común encontrar a *B. cordata*, *Wigandia urens*, *D. viscosa* y *Gnaphalium oxyphyllum*, entre otras especies (González-Hidalgo, 1996; Bonfil *et al.*, 1997).

4.2 La especie en estudio: *Sedum oxypetalum*

Sedum oxypetalum, llamada comúnmente siempreviva, pertenece a la familia Crassulaceae, es de crecimiento arbustivo, de tallos gruesos y suculentos, caducifolia y de porte erecto; las hojas son carnosas, tienen una forma oblanceolada y son de textura papilosa. La flor es actinomorfa, con nectarios amarillos y pétalos rosados, haciéndose más fuerte el color conforme se acercan a la base de las partes florales, las cuales son fragantes; la floración se presenta en la época de lluvias (agosto a octubre) y los frutos se desarrollan en la época de secas invernales (noviembre a mediados de diciembre), algunas veces desde septiembre (Clausen, 1959; Stephenson, 1994; M. Martínez-Romero, 1997; Martínez-Villegas, 2009). Tiene dispersión esclerócora y es polinizada por abejas. El tronco es deciduo pero grueso, exfoliante, con una cubierta alrededor del tallo semejante al papel y con la capacidad de generar propágulos vegetativos al romperse sus ramas (cladoptosis), las cuales están segmentadas y tienen una gran capacidad de producir raíces adventicias (Figura 4.1).

Sedum oxypetalum es endémica del Eje Neovolcánico Transversal, se encuentra en zonas con sustrato de origen volcánico y se ha reportado que muestra preferencia por los sitios que ofrecen algún tipo de protección, como huecos y hondonadas (Clausen, 1959). En algunos estudios previos se encontró que sus propágulos vegetativos necesitan humedad forzosamente para desarrollar raíces adventicias (Stephenson, 1994; E. Martínez-Romero, 1997).

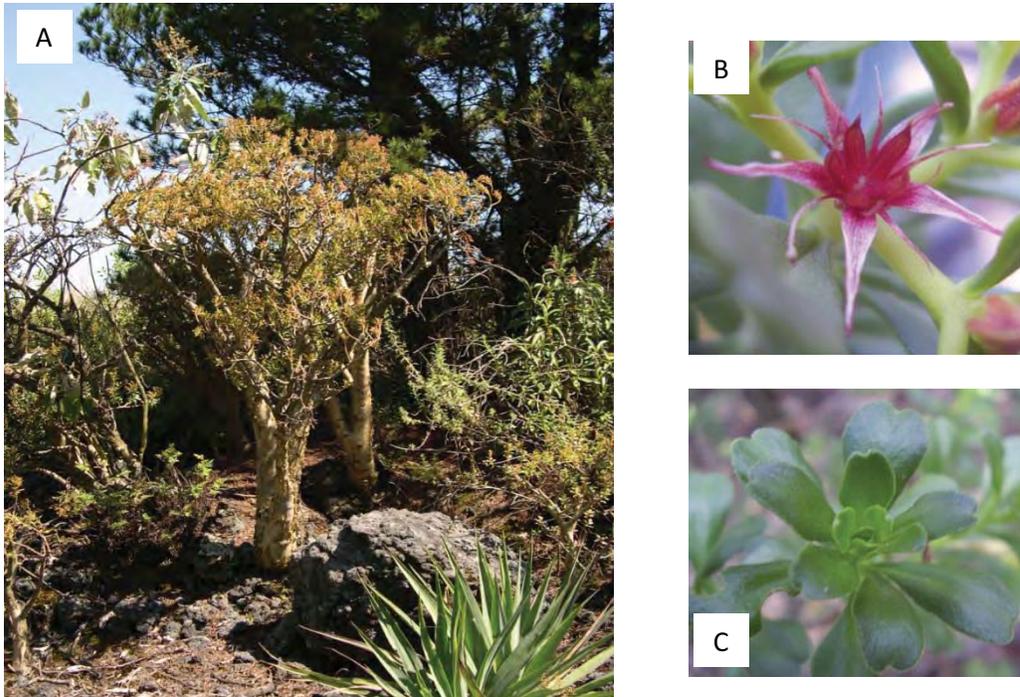


Figura 4.1. A) Individuo de *Sedum oxypetalum*, B) flor y C) hojas de la especie

Tradicionalmente, las plantas del género *Sedum* se han utilizado con fines de ornato y con ciertos fines medicinales. Navarro-García *et al.* (2003) encontraron que tiene propiedades antimicóticas que le pueden resultar ventajosas durante su establecimiento y desarrollo, al evitar infestaciones de este tipo.

Durante el periodo de secas de noviembre a marzo, los individuos pierden las hojas y en algunas ocasiones también las puntas de las ramas. Esta época puede ser favorable para la producción de ramets a partir de los fragmentos que se forman a partir de la fractura de las ramas. *Sedum oxypetalum* se ha identificado como especie indicadora del matorral conservado, y es considerada como una especie colonizadora muy importante para la sucesión del sitio (Soberón *et al.*, 1991; Bonfil *et al.*, 1997; Martínez-Villegas, 2009). Cabe mencionar que este matorral conservado se refiere a uno de los tipos de vegetación secundaria identificados en la zona (matorral de *S. oxypetalum* y *Quercus* sp) (González-Hidalgo, 1996). Se considera colonizadora por su capacidad de establecerse en sitios con suelos incipientes, pobres en nutrientes y con poca disponibilidad de agua, que en este caso es causada por las condiciones edáficas.

Es importante considerar a esta especie como una pieza fundamental para la restauración ecológica, pues es dominante en el matorral; además, en estudios anteriores se ha reportado que algunas especies perennes, tanto del matorral conservado como del perturbado,

incluida la misma especie, se establecen más exitosamente bajo su copa que fuera de la influencia de la misma, probablemente debido a un proceso de facilitación *sensu* Connell y Slatyer (1977) (Ruíz-Amaro, 1996; Cano-Santana *et al.*, 2006).

Stephenson (1994) reporta que la mayoría de las especies de *Sedum* son tolerantes a temperaturas altas y normalmente no soportan por muchas semanas temperaturas muy bajas. Crecen en lugares expuestos al viento y los fragmentos de ramas fracturadas que pueden formar ramets, pueden sobrevivir sin agua durante períodos relativamente prolongados.

Es común que esta especie se propague con fines hortícolas plantando estacas; las ramas fragmentadas pueden sobrevivir hasta un mes sin agua, dependiendo de su edad y su estadio. Los ramets formados naturalmente por ramas fragmentadas se establecen en sitios con poco suelo, y crecen casi sobre cualquier sustrato. En condiciones hortícolas hay una correlación positiva entre el nivel de succulencia de las hojas y el éxito de su establecimiento como ramet. Este mismo autor sugiere que si se plantan estacas, es recomendable elegir ramas sanas y estériles, a las cuales se les eliminan las hojas más cercanas a la base. Al colocarlas sobre un sustrato poroso y arenoso, los tallos forman rápidamente raíces, pero se debe evitar colocarlos a pleno sol y, de preferencia, se deben regar una semana después de haberlos cortado. En las especies arbustivas de *Sedum* se recomienda hacer esto en la primavera. Estas prácticas permiten hacer suposiciones sobre las posibilidades de establecimiento que podrían tener las estacas en condiciones naturales, sin manejo (Stephenson, 1994).

4.3 Trabajo de campo

Se colectaron tallos de *Sedum oxypetalum* para crear estacas que fueron introducidas a los sitios de estudio para evaluar la producción de estructuras foliares y radicales y el establecimiento de las mismas. La colecta de tallos se llevó a cabo el 1 de enero del 2008, y su colocación en el campo se realizó entre el 4 y 6 del mismo mes. La colecta y la colocación de las estacas se realizaron en tres zonas, previamente seleccionadas, con distinto nivel de perturbación (Fig. 4.2).

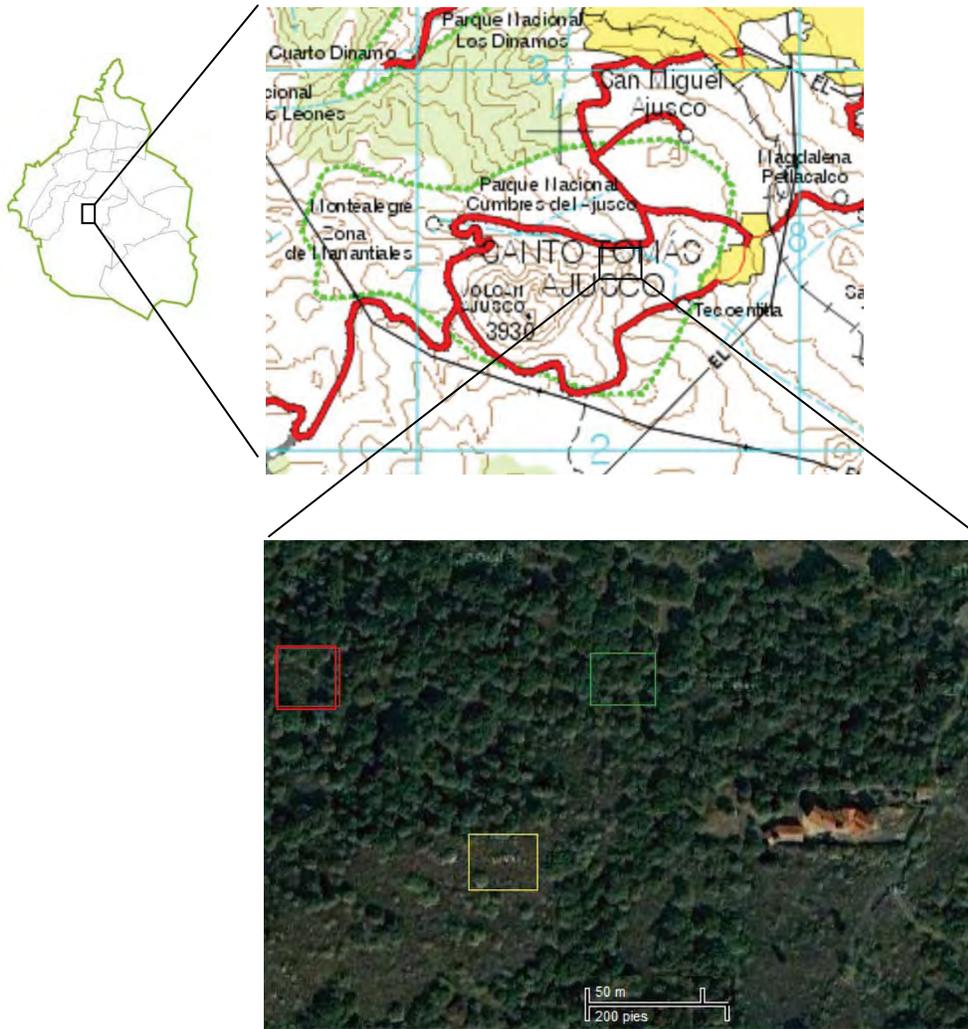


Figura 4.1. Mapa con la ubicación de las zonas indicadas como conservada (●), intermedia (●) y devastada (●). Fuente: Google maps, 2010.

La zona conservada se encuentra sobre un abanico de lava que penetró en el bosque, y consiste en un matorral cerrado que colinda con una zona de transición entre el bosque de encino y el propio matorral, se pueden encontrar especies de *Agave*, *Quercus* y algunas especies de la familia Lamiaceae (labiadas), el porcentaje de roca descubierta no supera el 20% y las rocas no se desprenden con facilidad formando un ambiente ligeramente estable. La zona intermedia se caracteriza por ser un matorral medianamente perturbado, donde se pueden encontrar especies de *Opuntia*, *Quercus* y palo loco (*Pittocaulon praecox*), el porcentaje de roca descubierta es del 50% aproximadamente y la inestabilidad del sustrato es mayor dada la facilidad con que se desprenden las rocas. Por último, en la zona devastada la perturbación es muy severa debido a que en ella se construyeron algunas casas, que posteriormente fueron derrumbadas, por lo que quedó cubierta de roca triturada en fragmentos pequeños lo que hace

el sustrato muy inestable, se pueden encontrar individuos de *Wigandia urens* y *Buddleia cordata* principalmente, más del 80% de la superficie es de roca descubierta.

En cada zona se cortaron estacas de alrededor de 10 cm de longitud ($\bar{x} \pm D.E.$; 10.75 ± 2.03 cm en promedio) de *S. oxypetalum*. Las estacas obtenidas se mezclaron y luego fueron clasificadas según su diámetro en tres categorías. La primera categoría (delgada) incluyó tallos de 0.3 a 0.9 cm de diámetro, la segunda (medianas) de 1.0 a 1.9 cm y la tercera (gruesa) de 2.0 cm en adelante, sin distinguir entre ramas fértiles e infértiles (i.e., con y sin estructuras reproductivas). Las estacas así obtenidas y clasificadas fueron colocadas en un diseño de bloques de la siguiente manera:

- a. Se trazaron dos transectos de 10 m de longitud y 1 m de ancho en cada una de las tres zonas (conservada, intermedia y devastada).
- b. Cada transecto se dividió en 10 cuadros de 1 m².
- c. En cada cuadro se plantaron seis estacas, una por cada posible combinación de diámetro y posición (una delgada postrada, una delgada erecta, una mediana postrada, una mediana erecta, una gruesa postrada y una gruesa erecta). Cuando fue necesario, se recurrió al uso de rocas y ramas pequeñas para ayudar a mantener las estacas erectas, sosteniéndolas sin cubrirlas. La ubicación de las diferentes categorías de estacas dentro del cuadro se determinó al azar. Las estacas de cada bloque se colocaron como se muestra en la Figura 4.3 para evitar que estuvieran muy cercanas unas de las otras.

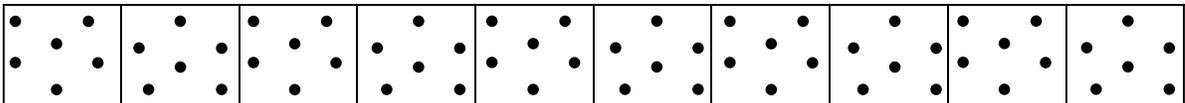


Figura 4.3. Diagrama de un transecto dividido en 10 cuadros con la disposición de las estacas en cada cuadro.

- d. La colocación de estacas recién cortadas se llevó a cabo en dos estaciones del año: a principios de enero de 2008 (a las que llamaremos estacas de enero), cuando se ha observado que las ramas se fracturan más fácilmente, y a principios de junio del mismo año, cuando empiezan las primeras lluvias (estacas de junio).
- e. No se aplicó ningún tratamiento previo a las estacas ni se les enraizó o enterró en el sustrato de los sitios, pues se buscaba imitar lo mejor posible las condiciones naturales en las que caen al suelo.

Los factores experimentales a considerar fueron la temporada de colocación (enero y junio de 2008), el nivel de perturbación del sitio (conservado, intermedio y devastado), el diámetro de las estacas (delgadas, medianas y gruesas) y la posición en que fueron colocadas (postradas y erectas). Cada tratamiento (N=36 tratamientos, dados por la combinación de 2 temporadas x 3 sitios x 3 diámetros x 2 posiciones) contó con 20 estacas, para dar un total de 720 estacas.

Se realizaron visitas semanales a partir del 18 de enero del 2008 hasta el 31 de octubre de 2009, y en ellas se midieron las siguientes variables:

- a) Número de brotes foliares
- b) Número de hojas
- c) Número de raíces adventicias (antes del establecimiento)
- d) Establecimiento, que se refiere a la presencia o ausencia de enraizamiento en el momento de la toma de datos.
- e) Establecimiento en el tiempo, i.e. intervalo de tiempo en que permanecía establecida después de haber enraizado.

Para evaluar el establecimiento y su permanencia en el tiempo se contó el número total de raíces producidas semanalmente y se consideró a una estaca como establecida cuando ya había enraizado, es decir, cuando al jalarla levemente ya no podía ser separada del sustrato, y como no establecida a aquélla que pudiera ser desprendida sin comprometer la integridad de las raíces que se hubieran formado. Se consideró qué tan prolongado y definitivo fue el establecimiento a través de la permanencia en el tiempo, evaluado con un valor obtenido de la siguiente fórmula, al que nos referiremos como el índice de establecimiento en el tiempo:

$$IET = \frac{\left(\frac{SE}{STE}\right) + \left(\frac{IS}{STE}\right)}{2} \quad (4.1)$$

donde:

IET=índice de establecimiento en el tiempo

SE= número total de semanas en las que permaneció establecida la estaca

IS= número total de semanas desde el primer registro de establecimiento hasta el último (haya o no sido continuo)

STE= número de semanas que permaneció la estaca en campo, desde su colocación hasta el final del experimento (88 semanas para las estacas de enero y 68 para las de junio).

El valor obtenido para cada estaca del IET se encuentra en un intervalo que va de 0 a 1, siendo mayor si el establecimiento se registró por más tiempo y sin interrupciones.

4.4 Análisis estadístico

4.4.1 Efecto de los factores experimentales sobre las variables de respuesta y comportamiento de las estacas a través del tiempo

Se aplicaron tres análisis utilizando modelos lineales generalizados multivariados (GLM, por sus siglas en inglés) para evaluar el efecto de la temporada, el sitio, el diámetro y la posición de la estaca sobre las variables de respuesta: número de brotes, hojas y raíces, y la presencia o ausencia del establecimiento (Crawley, 1993). El primer análisis se hizo con los datos acumulados hasta octubre de 2008, al término de la época de lluvias; el segundo se realizó con datos acumulados hasta enero de 2009, al cumplirse un año de la colocación de las estacas de la temporada de secas; el tercero se hizo con los datos acumulados hasta octubre de 2009, al final de la segunda época de lluvias. Los análisis se realizaron con el programa Statistica (StatSoft, v.7). Entre las variables de respuesta se utilizó el logaritmo natural del número de brotes y de hojas de cada ramet, para contar con variables continuas y se utilizó el arco-seno para las proporciones de estacas con presencia o ausencia de raíces y de establecimiento (Zar, 1984; Gotelli y Ellison, 2004). Se realizaron pruebas de Tukey para identificar las combinaciones de factores que tuvieron efectos significativos sobre las variables de respuesta (Zar, 1984; Gotelli y Ellison, 2004).

4.4.2 Producción de raíces antes del establecimiento

Se contó el número final de raíces que produjo cada estaca antes de establecerse, se transformó a logaritmo natural y se realizó un ANOVA para conocer el efecto de la temporada, el sitio, el diámetro y la posición de las estacas sobre el número de raíces que presentó cada estaca antes de establecerse (Gotelli y Ellison, 2004). Posteriormente se aplicó la prueba de Tukey para identificar qué tratamientos diferían entre sí. Cabe mencionar que una vez que una estaca se había establecido ya no era posible contar su número de raíces.

4.4.3 Establecimiento en el tiempo

Se calculó el índice de establecimiento en el tiempo (IET) para cada estaca establecida. Se realizó un ANOVA con los valores del IET para conocer el efecto de la temporada, el sitio, el diámetro y la posición sobre el índice de establecimiento en el tiempo. (Zar, 1984).

4.4.4 Proporción de estacas establecidas, con raíces y con brotes

Se realizaron pruebas de χ^2 para saber si se obtuvieron porcentajes parecidos o diferentes de estacas con raíces y estacas establecidas (Zar, 1984).

Se realizó una correlación de Spearman (Zar, 1984) para determinar si había una relación entre el número de brotes y el número de raíces antes del establecimiento, y otra para ver si había relación entre el número de raíces y el IET.

5 Resultados

5.1 Efecto de los factores experimentales sobre las variables de respuesta y comportamiento de las estacas a través del tiempo

En los análisis realizados con datos de octubre de 2008 y de enero y octubre de 2009, se encontró que la temporada de colocación, el sitio y el diámetro de las estacas tuvieron efectos significativos sobre todas las variables de respuesta (número de brotes, hojas, raíces y éxito del establecimiento); también fue significativa la interacción entre la temporada y el diámetro. Por su parte, la posición tuvo efectos significativos sobre todas las variables en los análisis tomando en cuenta datos a octubre de 2008 y a enero de 2009, pero no en octubre de 2009. El Cuadro 5.1 resume los resultados estadísticos obtenidos con el GLM para analizar conjuntamente todas las variables de respuesta consideradas.

Cuadro 5.1. Efecto de los factores experimentales sobre todas las variables de respuesta (el establecimiento, la producción de brotes foliares, hojas y raíces). T= temporada, S= sitio, D= diámetro y P= posición. Las diferencias significativas se indican con *. El sombreado indica los renglones en los que se encontraron efectos significativos en los tres periodos considerados

Variable	Octubre 08			Enero 09			Octubre 09		
	gl	F	<i>p</i>	gl	F	<i>p</i>	gl	F	<i>p</i>
T	4	9.47	<0.001*	4	5.40	<0.001*	3	28.61	0.003*
S	8	21.76	<0.001*	8	5.42	<0.001*	6	14.40	<0.001*
P	4	6.77	<0.001*	4	3.37	0.009*	3	1.02	0.384
D	8	8.26	<0.001*	8	10.37	<0.001*	6	10.73	<0.001*
T * S	8	5.12	<0.001*	8	1.57	0.128	6	2.50	0.021*
T * P	4	0.90	0.460	4	2.42	0.047*	3	0.42	0.712
S * P	8	1.10	0.356	8	1.13	0.338	6	1.08	0.371
T * D	8	2.67	0.006*	8	5.95	<0.001*	6	4.98	<0.001*
S * D	16	1.53	0.081	16	0.76	0.734	12	5.15	<0.001*

P * D	8	1.91	0.054	8	0.29	0.968	6	1.06	0.383
T * S * P	8	2.21	0.024*	8	1.09	0.363	6	0.50	0.817
T * S * D	16	1.73	0.036*	16	1.16	0.288	12	3.22	<0.001*
T * P * D	8	1.29	0.244	8	1.01	0.429	6	0.51	0.797
S * P * D	16	1.16	0.297	16	0.70	0.800	12	0.58	0.842
T * S * P * D	16	1.10	0.347	16	1.39	0.135	12	0.77	0.68

5.2 Brotes foliares

La producción de brotes foliares varió entre zonas y temporadas; inició a partir de febrero en las estacas colocadas en enero en la zona conservada, y en marzo en las otras dos zonas. Por otro lado, las estacas colocadas en junio produjeron brotes en las tres zonas menos de un mes después de haber sido colocadas. La producción de brotes no fue continua en el tiempo, sino que mostró oscilaciones en todas las zonas y para todos los grosores y posiciones de las estacas. Estas oscilaciones fueron diferentes en las distintas zonas, como se puede ver en la Figura 5.1.

La producción de brotes foliares mostró un comportamiento estacional, y en los últimos meses del experimento, al acercarse el fin de la época de lluvias, el número de estacas con brotes disminuyó drásticamente, sobre todo en las colocadas en junio en las zonas intermedia y devastada, lo que no sucedió en la zona conservada en ninguna de las dos temporadas.

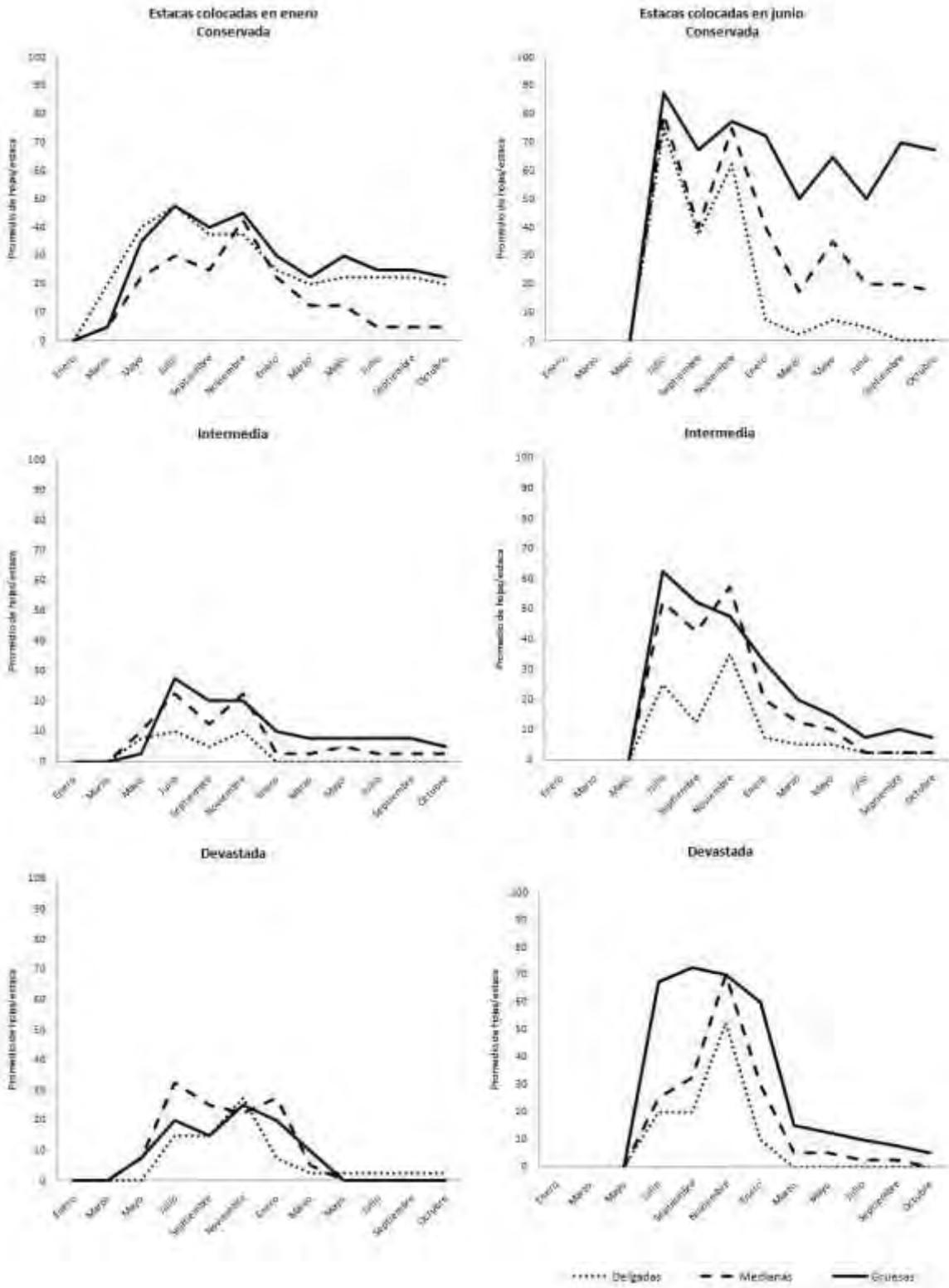


Figura 5.1. Porcentaje de estacas de *Sedum oxypetalum* que produjeron brotes foliares a lo largo del tiempo.

Al final del experimento (análisis con los datos obtenidos hasta octubre de 2009) los factores que tuvieron efecto significativo sobre la formación de brotes fueron la temporada, el sitio, el diámetro y las interacciones entre estas tres variables ($g.l.=12$; $F=3.22$; $p<0.001$) (Cuadro 5.1). Por el contrario, la posición no tuvo efecto en la formación de brotes ($p=0.384$). La producción de brotes fue mayor en las estacas colocadas en junio que en las de enero ($p=0.003$), mayor en las estacas gruesas que en las delgadas y medianas ($p<0.001$, ambos casos) y mayor en la zona conservada que en la intermedia y la devastada ($p<0.001$, ambos casos). Así, la mayor producción de brotes se presentó en las estacas de mayor diámetro colocadas en junio, en la zona conservada ($p<0.001$). Estos resultados se muestran en la Figura 5.2.

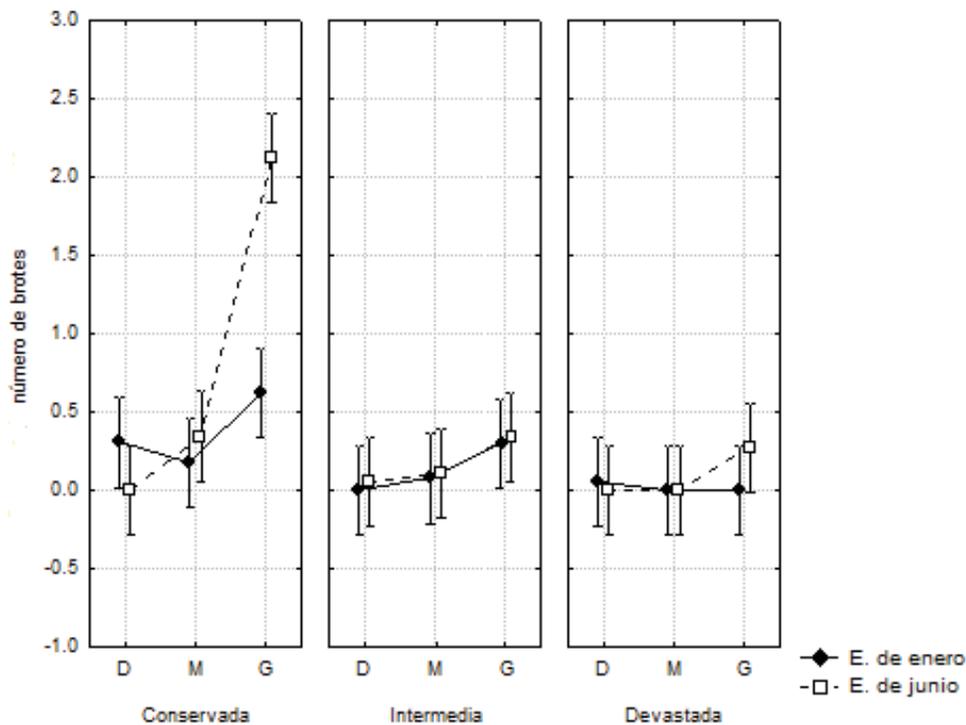


Figura 5.2. Efecto de la temporada, el sitio y el diámetro en la producción de brotes al término del experimento (18 meses). El grosor de las estacas es: D=delgadas, M=medianas y G=gruesas. Las barras de error corresponden a \pm un intervalo de confianza al 95%.

5.3 Hojas

Las estacas colocadas en enero mostraron una producción máxima de hojas en junio en la zona conservada y en septiembre en las zonas devastada e intermedia. La época de máxima producción de hojas en las estacas colocadas en junio fueron el mes de julio en la zona conservada, y los meses de agosto y septiembre en las zonas devastada e intermedia. La máxima producción de hojas correspondió a una estaca gruesa y erecta de la zona devastada colocada en junio, la cual produjo 167 hojas, aunque en promedio las estacas gruesas produjeron 30 hojas. En la figura 5.3 se puede observar la producción de hojas a través del tiempo. Para las estacas colocadas en ambas temporadas, en la zona conservada y en la intermedia, se observó que entre abril y mayo de 2009 se reinició la producción de hojas, después de haber decaído mucho a partir del fin de la época de lluvias de 2008 y durante los meses fríos. En la zona devastada la producción de hojas en la segunda temporada de lluvias fue muy baja.

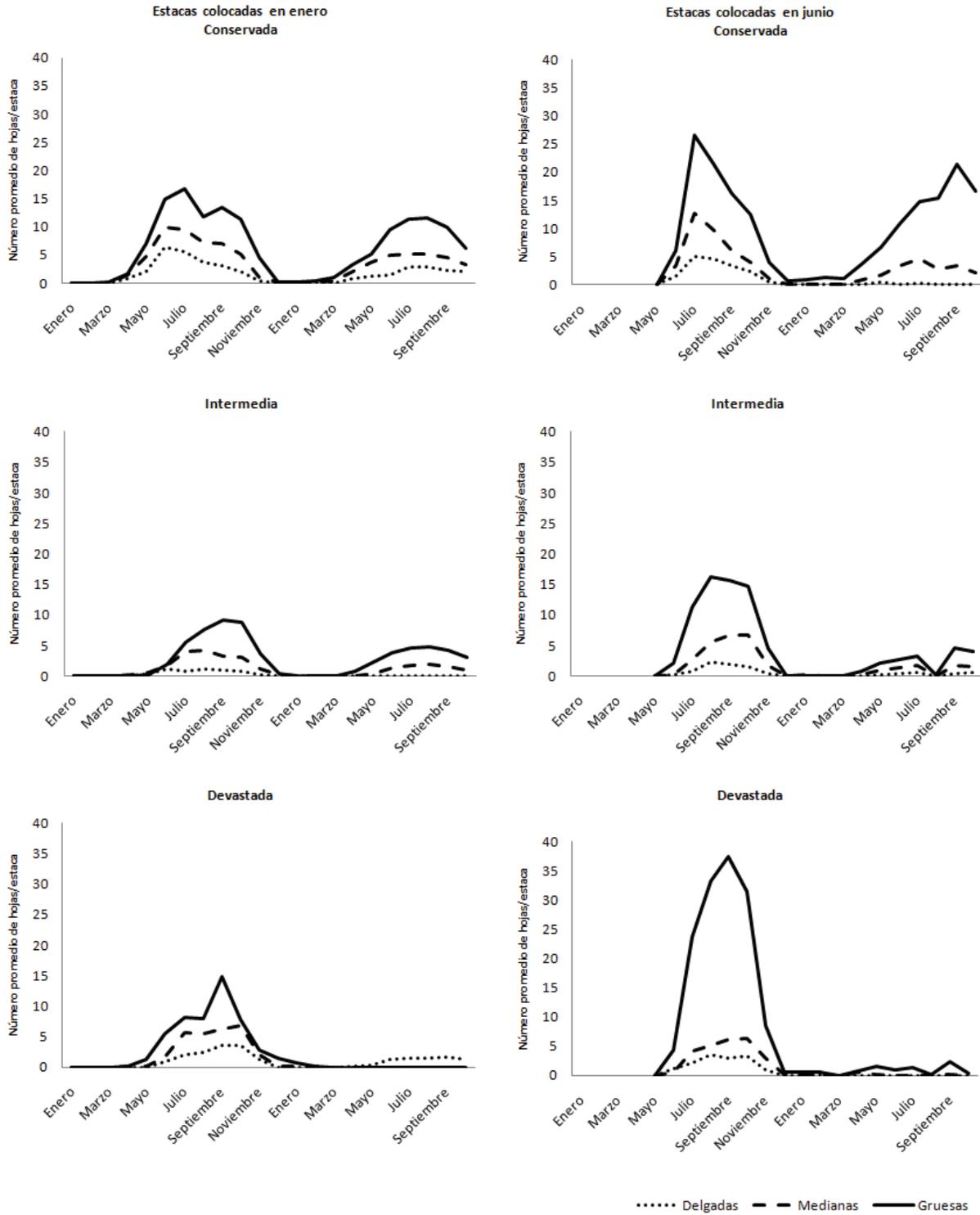


Figura 5.3. Número promedio de hojas por estaca de *Sedum oxypetalum* a lo largo del tiempo.

Al finalizar la temporada de lluvias de 2009 (octubre), se repitió el mismo patrón observado para los brotes foliares: hubo mayor producción de hojas en las estacas colocadas en junio que en las de enero ($p=0.041$), en la zona conservada con respecto a la intermedia y la devastada ($p<0.001$), y en las gruesas que en las delgadas y medianas ($p<0.001$) (Figura 5.4).

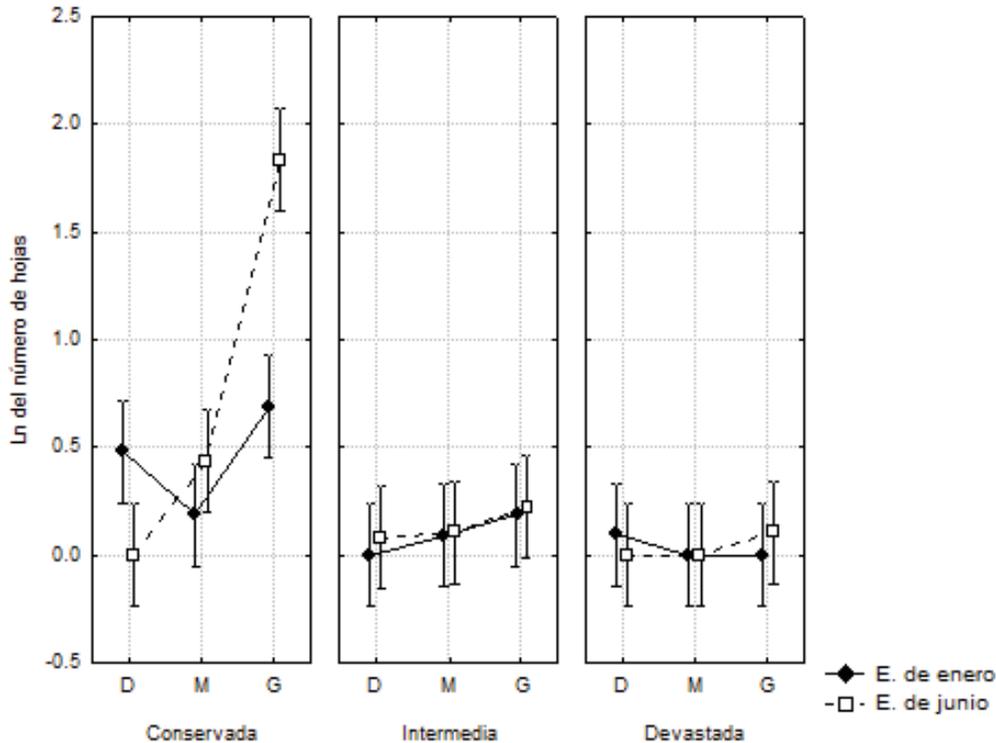


Figura 5.4. Efecto de la temporada, el sitio y el diámetro en la producción de hojas al término del experimento (18 meses). El grosor de las estacas es: D=delgadas, M=medianas y G=gruesas. Las barras de error corresponden a \pm un intervalo de confianza al 95%.

5.4 Raíces

5.4.1 Comportamiento a través del tiempo

La producción de raíces en ocho estacas, colocadas en enero, empezó dos semanas después de ser colocadas en el suelo, el resto de las estacas iniciaron la producción después de un mes y medio de ser colocadas. En las estacas colocadas en enero se registraron las primeras raíces en febrero, mientras que en las colocadas en junio la producción de raíces fue una semana después en el 40% de los casos.

La producción máxima de raíces se presentó entre julio y agosto de 2008 en todos los casos. Para octubre de 2008, después de la primera temporada de lluvias, se observó un efecto significativo de la interacción entre la temporada, el sitio y el diámetro de las estacas sobre el porcentaje de estacas con raíces por una parte, y entre la temporada, el sitio y la posición, por otra (g.l.=16; $F=1.73$; $p=0.036$ y g.l.=8; $F=2.21$; $p=0.024$, respectivamente). El porcentaje de estacas con raíces fue significativamente mayor en las estacas colocadas en junio que en las de enero ($p=0.017$), en la zona conservada que en las otras dos ($p<0.001$), y en las estacas gruesas que en las delgadas y medianas ($p<0.05$). Además, en todos los casos la producción de raíces fue mayor en las estacas que se colocaron en posición erecta en comparación con las postradas ($p<0.001$). No existieron diferencias significativas entre la zona intermedia y la devastada ($p=0.59$), ni entre las estacas medianas y las delgadas ($p=0.919$).

En enero de 2009 el número de estacas que presentaron raíces se redujo en general de manera tan importante que las diferencias que se habían observado antes entre las estacas colocadas en las diferentes temporadas dejaron de ser significativas ($p=0.079$). La mayoría de las estacas que tenían raíces al cabo de un año de haber sido colocadas correspondían a las que ya se habían establecido, por lo que los resultados del análisis de presencia de raíces y establecimiento de estacas de esta época son prácticamente los mismos. Se observó un efecto significativo del sitio (g.l.=8; $F=5.42$; $p<0.001$), la posición (g.l.=4; $F=3.37$; $p=0.009$) y de la interacción entre la temporada y la posición (g.l.=4; $F=2.42$; $p=0.047$). El número de estacas con raíces fue mayor en la zona conservada que en las otras dos ($p=0.016$), mayor en las erectas que en las postradas ($p<0.001$) y mayor en las estacas colocadas en junio y en posición erecta que en las demás combinaciones ($p<0.05$). Los resultados detallados de éstos análisis, incluyendo los de la prueba de Tukey con respecto a las diferencias entre tratamientos detectadas por los GLM para los datos acumulados hasta octubre de 2008 y hasta enero de 2009 se encuentran en el Anexo 1.

Al finalizar el experimento, se observó el mismo patrón para las raíces que para los brotes y las hojas, es decir, la mayor producción se dio en las estacas gruesas colocadas en junio en la zona conservada ($p<0.001$) (Figura 5.5).

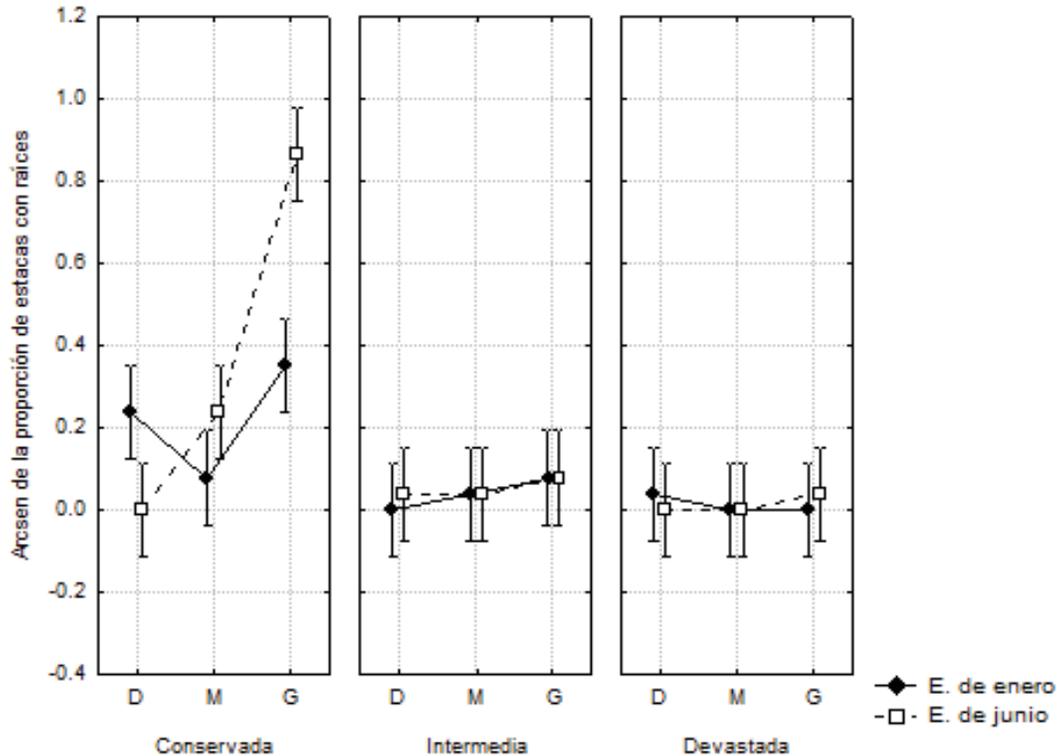


Figura 5.5. Efecto de la temporada, sitio y diámetro en la proporción de estacas con raíces al término del experimento (18 meses). El grosor de las estacas es: D=delgadas, M=medianas y G=gruesas. Las barras de error corresponden a \pm un intervalo de confianza al 95%.

La proporción de estacas con raíces se mantuvo más constante en el tiempo que la de estacas con brotes. Las estacas colocadas en junio presentaron el mayor rango de variación (20 al 60% de estacas con raíces). Los intervalos más amplios de variación se presentaron en las estacas intermedias y gruesas, y la tendencia general fue a la disminución del número de estacas con raíces a partir de septiembre, hasta que llegó a su valor más bajo en febrero de 2009. Sin embargo, al iniciarse la primavera de 2009, la producción de raíces se reactivó y el porcentaje de estacas que las presentaban volvió a mostrar un incremento a lo largo del tiempo. Contrariamente, el porcentaje de estacas delgadas con raíces fue disminuyendo paulatina y constantemente después del periodo de máxima producción (de junio a octubre de 2008), y no mostraron un repunte posterior.

Después del periodo de máxima producción de raíces, la mayor parte de las estacas que aun no se habían establecido dejaron de producirlas, independientemente de su grosor y de la posición y el sitio en el que se colocaron. En 2009, la producción de raíces sólo se observó en la zona conservada, donde se inició a partir de marzo, mientras que en las zonas devastada e

intermedia sólo se encontraron dos estacas, que habían sido colocadas en junio, con raíces, ninguna de las cuales llegó a establecerse. La producción de raíces a través del tiempo se resume en la Figura 5.6.

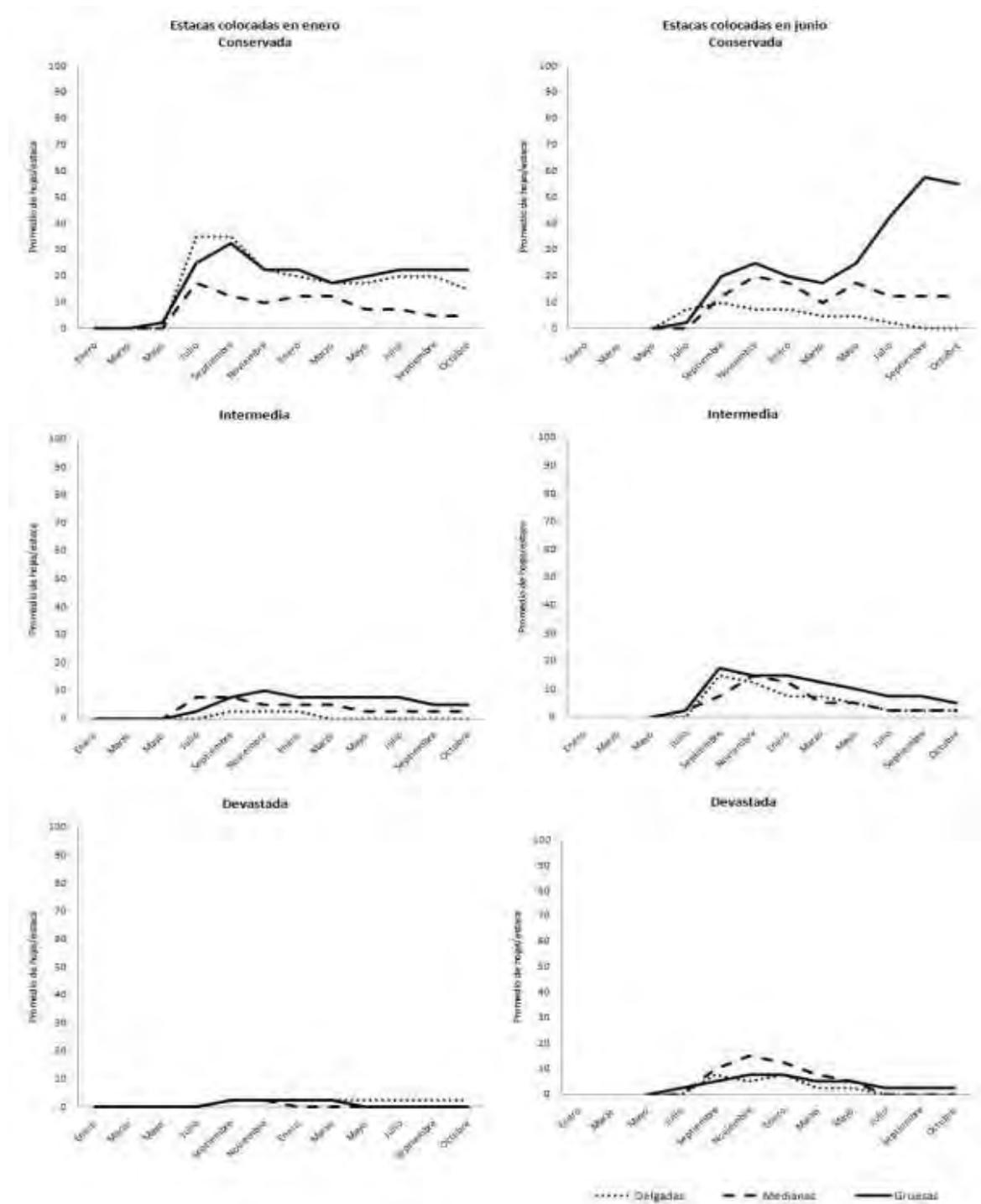


Figura 5.6. Porcentaje de estacas con producción de raíces a lo largo del tiempo.

5.4.2 Número de raíces producidas antes del establecimiento

En promedio, cada estaca produjo ($\bar{X} \pm D.E.$) 30.85 ± 24.6 raíces antes de establecerse, con un intervalo de entre 1 y 136 raíces. Los valores promedio más frecuentes fueron de entre 14.5 y 28 raíces.

El número de raíces producidas por una estaca antes de que lograra establecerse se vio afectado por la temporada de colocación ($F=4.53$; g.l.=1; $p=0.034$), el sitio (g.l.=2; $F=41.54$; $p<0.001$), la posición (g.l.=1; $F=5.97$; $p=0.015$), la interacción entre la temporada y el sitio (g.l.=2; $F=4.55$; $p=0.011$) y la interacción entre sitio, posición y diámetro ($F=2.57$; g.l.=4; $p=0.037$).

El número de raíces producidas antes del establecimiento fue mayor en las estacas colocadas en la zona conservada, específicamente en las colocadas en enero ($p<0.05$). En general se observó que las estacas erectas produjeron más raíces que las postradas ($p=0.015$) en las tres zonas. Las estacas gruesas postradas y las delgadas erectas de la zona conservada produjeron una mayor cantidad de raíces que las demás combinaciones ($p<0.05$).

5.5 Establecimiento

5.5.1 Comportamiento a través del tiempo

Se consideró a una estaca como establecida cuando al jalarla no podía desprenderse del sustrato sin romper las raíces que la fijaban a él. En las estacas colocadas en enero de 2008, el establecimiento empezó a registrarse en mayo, es decir, cuatro meses después de que se colocaron. Por su parte, en las estacas colocadas en junio el establecimiento empezó a registrarse una semana después de su colocación. La mayor proporción de estacas establecidas se encontró entre los meses de julio y agosto de 2008, considerando a las estacas colocadas en ambas temporadas.

Las oscilaciones a través del tiempo del número de estacas establecidas fueron más marcadas en las estacas gruesas (colocadas en ambas posiciones) de junio, las cuales alcanzaron su máximo de establecimiento (60%) en agosto y octubre de 2008 (Figura 5.7).

El comportamiento del establecimiento a través del tiempo fue más estable en las estacas colocadas en enero, entre las que fue menos frecuente la pérdida de raíces. Esto hizo que las diferencias en el establecimiento de las estacas de una y otra temporada no fueran significativas ($p=0.398$) al final de la época de lluvias de 2008. Sin embargo, se observó un efecto significativo de la interacción entre la temporada, el sitio y la posición (g.l.=8; $F=2.21$; $p=0.024$), pues las estacas colocadas en junio, en la zona conservada y en ambas posiciones

tuvieron porcentajes de establecimiento significativamente mayores que las de las demás combinaciones ($p < 0.05$). Adicionalmente, el establecimiento fue significativamente mayor en las estacas gruesas que en las delgadas ($p = 0.006$), las cuales no mostraron diferencias significativas en su establecimiento con respecto a las medianas ($p > 0.05$).

Para enero del segundo año tampoco se observó un efecto significativo de la temporada en la que las estacas fueron colocadas ($p = 0.1549$), mientras que la interacción entre la temporada y la posición tuvo un efecto significativo sobre el establecimiento (g.l.=4; $F = 2.42$; $p = 0.047$), al igual que el sitio (g.l.=8; $F = 5.42$; $p < 0.001$). El mayor porcentaje de establecimiento se presentó en las estacas colocadas en junio, en posición erecta ($p < 0.05$) y en la zona conservada ($p < 0.05$) (Figura 5.7).

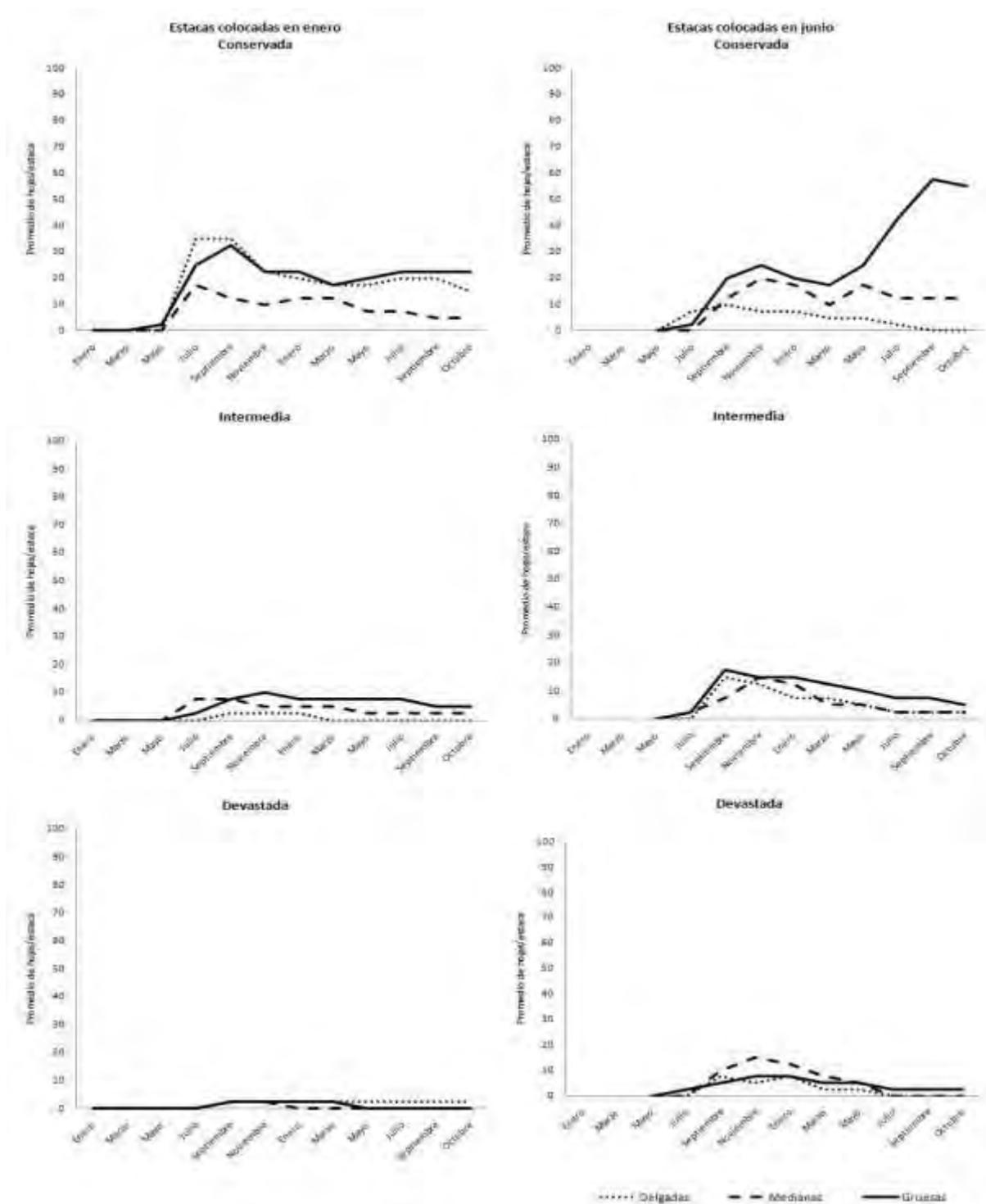


Figura 5.7. Porcentaje de estacas de *S. oxypetalum* establecidas a lo largo del tiempo.

Al término del experimento se repitió el patrón observado para la producción de brotes, hojas y raíces: el porcentaje de establecimiento fue significativamente mayor ($p < 0.001$) en las

estacas gruesas colocadas en junio y en la zona conservada que en las demás combinaciones, pero, al igual que con las raíces, no se observaron diferencias significativas entre temporadas ($p=0.079$) sin considerar la interacción con otros factores (Figura 5.8).

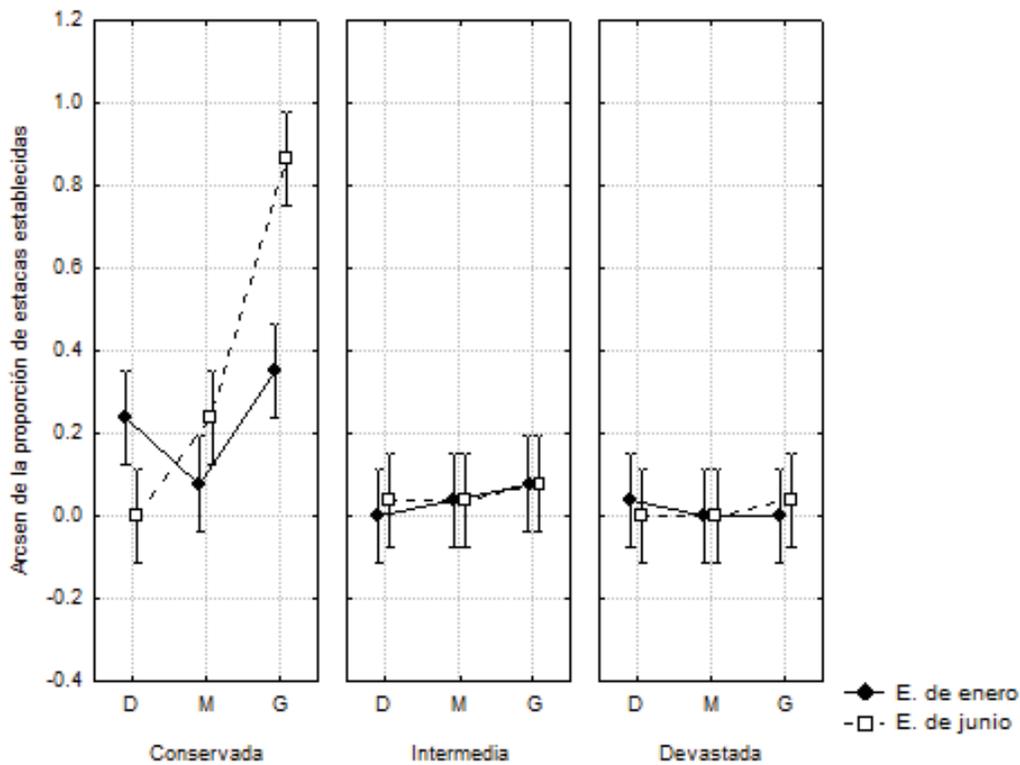


Figura 5.8. Efecto de la temporada, sitio y diámetro en la proporción de estacas establecidas al término del experimento (18 meses). El grosor de las estacas es: D=delgadas, M=medianas y G=gruesas. Las barras de error corresponden a \pm un intervalo de confianza al 95%.

5.5.2 Índice de establecimiento en el tiempo

El ANOVA que se llevó a cabo para analizar el índice de establecimiento en el tiempo (IET) mostró que los factores que tuvieron efectos significativos sobre esta variable fueron el sitio (g.l.=2; $F=28.73$; $p<0.001$), la posición (g.l.=1; $F=11.2$; $p<0.001$) y el diámetro (g.l.=2; $F=6.64$; $p=0.001$). La interacción entre la temporada de colocación, el sitio y el diámetro también fue significativa (g.l.=4; $F=2.43$; $p=0.047$).

El establecimiento en el tiempo fue mayor en las estacas colocadas en la zona conservada comparada con las zonas intermedia y devastada ($p<0.001$), en las estacas erectas

que en las postradas ($p<0.001$) y en las gruesas que en las medianas ($p=0.008$) y delgadas ($p=0.003$).

En cuanto a las interacciones, el IET fue mayor en las estacas gruesas colocadas en junio en la zona conservada que en las demás estacas ($p<0.05$) (Figura 5.9).

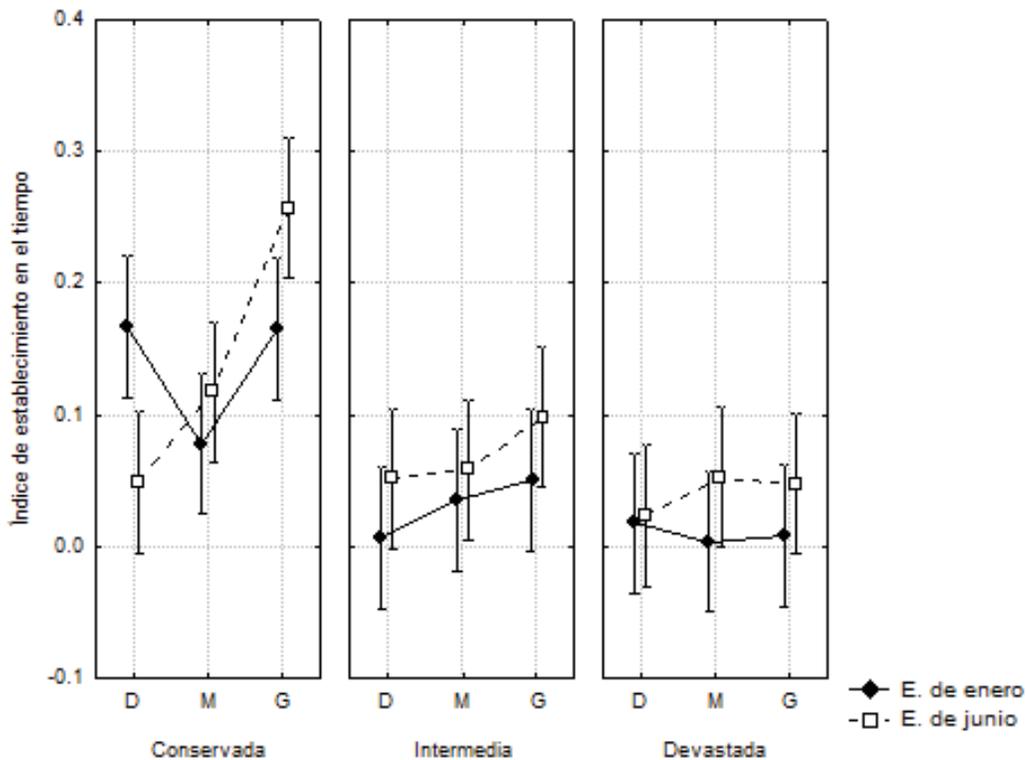


Figura 5.9. Efecto de la temporada, sitio y diámetro en el índice de establecimiento en el tiempo de estacas de *S. oxypetalum*. El grosor de las estacas es: D=delgadas, M=medianas y G=gruesas. Las barras de error corresponden a \pm un intervalo de confianza al 95%.

5.6 Relación entre sobrevivencia, producción de brotes, raíces y establecimiento

En todas las zonas la producción de raíces fue mayor en las estacas colocadas en la temporada de lluvias. La proporción de estacas con raíces y de estacas establecidas disminuyó conforme mayor fue el grado de perturbación del sitio en el que se encontraban. Por el contrario, en el caso de los brotes foliares, que responden a la incidencia de radiación lumínica, se observaron grandes proporciones de estacas con estas estructuras en los sitios perturbados en todos los meses (Figura 5.10).

El porcentaje de estacas establecidas (21.67%) no difirió significativamente ($\chi^2=0.583$; g.l.=35; $p=0.999$) del porcentaje de estacas que produjeron raíces (34.31%). El 33.97% del total de las estacas que llegaron a establecerse seguían fijas al término del experimento, y correspondieron al 21.46% del total de estacas que produjeron raíces. En general, la sobrevivencia de las estacas fue alta (62.92%), pero la tasa final de establecimiento fue relativamente baja (11.70% de las estacas sobrevivientes y 7.36% del número total de estacas colocadas). Las estacas que se establecieron tuvieron una mayor sobrevivencia (36.54%) que las que no lo hicieron (2.02%). El porcentaje de establecimiento es, sin embargo, muy superior al de germinación y reclutamiento de plántulas (Martínez-Villegas, 2009).

El número de brotes foliares producidos mostró una correlación positiva con el número de raíces ($r_s=0.51$; $p<0.001$), al igual que el número de raíces con el índice de establecimiento en el tiempo ($r_s=0.827$; $p<0.001$). El número de brotes foliares mostró una correlación positiva ($r_s=0.55$, $p<0.001$) sobre el establecimiento de las estacas.

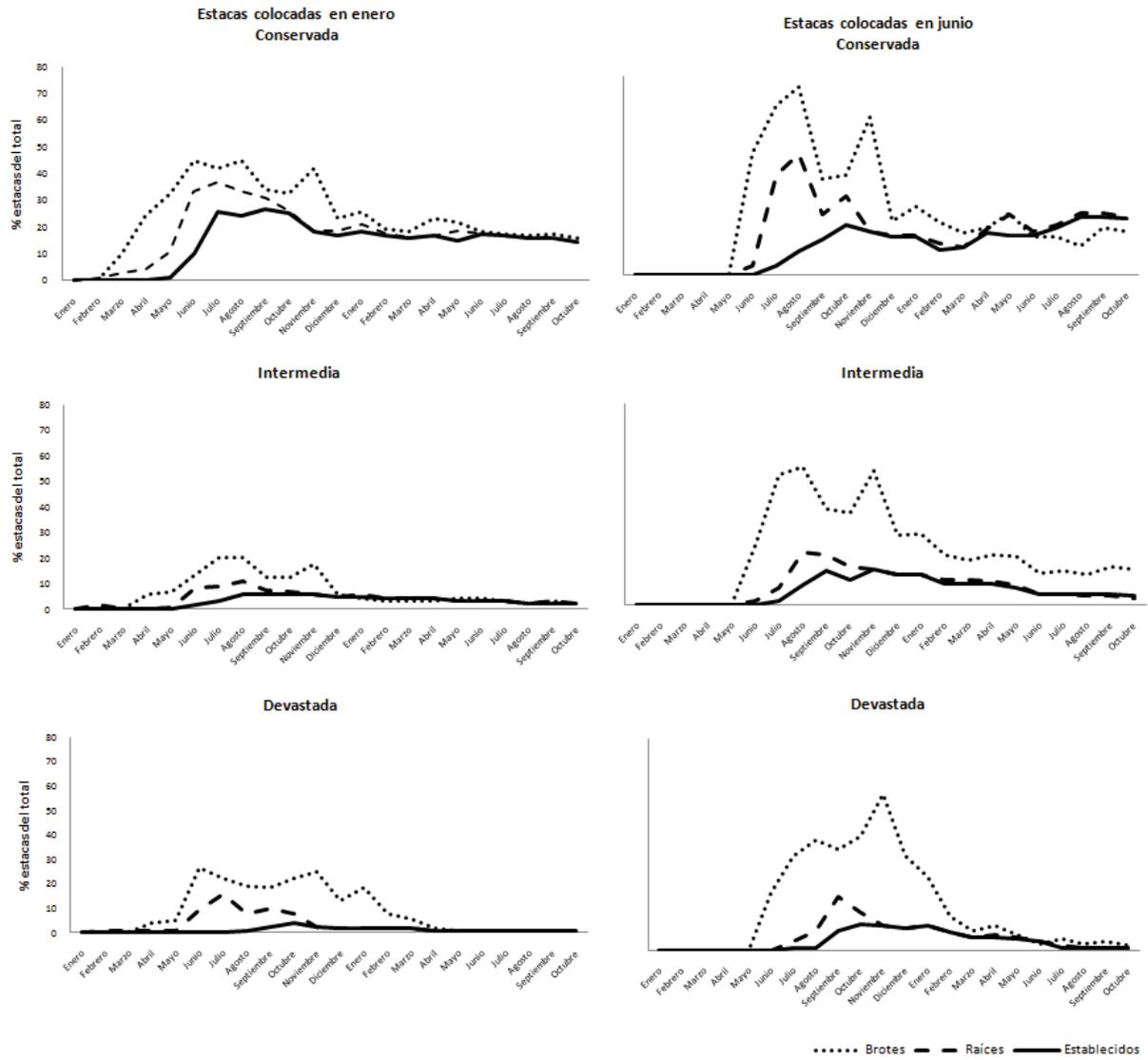


Figura 5.10. Proporción de estacas de *S. oxypetalum* con brotes y raíces, y establecidas a través del tiempo.

7 Conclusiones

- La temporada en que son colocadas las estacas influye de manera importante en la producción de brotes, hojas y raíces y por lo tanto en el establecimiento.
- Hay mayor producción de brotes, hojas y raíces, y establecimiento en la temporada de lluvias, en la zona conservada y en las estacas más gruesas.
- El nivel de perturbación de los sitios fue el factor más importante para el éxito en el establecimiento, pues mientras menor sea la perturbación mayor será la probabilidad de establecimiento.
- Las estacas con mayor diámetro son más exitosas en las cuatro variables medidas (producción de brotes, hojas y raíces, y establecimiento), y se podría suponer que diámetros mayores a los utilizados serían aun más exitosos.
- La posición influye en la cantidad de raíces que producirá una estaca antes de establecerse, y después en la permanencia que tendrá el establecimiento.
- La producción de brotes foliares parece ser determinante para la presencia y la cantidad de raíces producidas, que a su vez es determinante del establecimiento.
- La cantidad de raíces es determinante en la permanencia del establecimiento, y existe una correlación positiva entre ellas.
- El establecimiento de estacas en las zonas más perturbadas es escaso por la distribución heterogénea de los micrositios seguros y su poca abundancia, al menos para estacas de poca longitud como las empleadas en este experimento.
- Las estacas tienen una tasa de sobrevivencia alta y el tiempo que tardan en perder los meristemas es prolongado; en este experimento algunas estacas pasaron entre un año y medio y dos años produciendo brotes foliares y raíces sin haberse establecido.
- La restauración por medio de estacas pequeñas (10 cm de longitud y diámetro entre 2.5 y 0.8 cm) no es una opción viable para los sitios perturbados.

Anexo

Análisis	Variable	Mayor	Menor	p	Variable	Mayor	Menor	p	Variable	Mayor	Menor	p			
Oct 2008	Temp. y Diám	Lluvias/ Gruesas	Demás comb	<0.001	Temp. y Diám	Lluvias/ Gruesas	Demás comb	<0.05	Temp. y Diám	Lluvias/ Gruesas	Demás comb	<0.05			
	Temp. Sitio y Pos	Demás comb	Secas/ Intermedia/ Postradas	<0.05		Temp. Sitio y Pos	Demás comb	Secas/ Intermedia/ Postradas		<0.05	Temp. Sitio y Pos	Demás comb	Secas/ Intermedia/ Postradas	<0.05	
	Temp. Sitio y Diám	Lluvias/ Devastada/ Gruesas	Demás comb	<0.05		Temp. Sitio y Diám	Lluvias/ Devastada/ Gruesas	Demás comb		<0.05	Temp. Sitio y Diám	Lluvias/ Devastada/ Gruesas	Demás comb	<0.05	
		Lluvias/ Conservada /Gruesas	Demás comb	<0.05			Lluvias/ Conservada /Gruesas	Demás comb		<0.05		Lluvias/ Conservada /Gruesas	Demás comb	<0.05	
Enero 2009	Temp	Lluvias	Secas	<0.001	Temp y Pos	Lluvias	Secas	<0.001	Temp y Pos	Lluvias	Secas	<0.001			
	Sitio	Conservada	Intermedia	0.002		Sitio	Conservada	Intermedia		0.002	Sitio	Conservada	Intermedia	0.002	
		Devastada	Delgadas	0.003			Devastada	Delgadas		0.003		Devastada	Delgadas	0.003	
	Diám	Gruesas	Gruesas	Delgadas		<0.001	Diám	Gruesas		Delgadas	<0.001	Diám	Gruesas	Delgadas	<0.001
				Medianas		<0.001				Medianas	<0.001			Medianas	<0.001
	Temp y Pos	Lluvias/ Erectas	Secas/ Ambias Posiciones	<0.05		Temp y Pos	Lluvias/ Erectas	Secas/ Ambias Posiciones		<0.05	Temp y Pos	Lluvias/ Erectas	Secas/ Ambias Posiciones	<0.05	
Lluvias/ Gruesas		Demás comb	<0.001	Lluvias/ Gruesas	Demás comb		<0.001	Lluvias/ Gruesas	Demás comb	<0.001					
Oct 2009	Temp	Lluvias	Secas	0.003	Temp	Lluvias	Secas	0.041	Temp	Lluvias	Secas	0.041			
	Sitio	Conservada	Intermedia	<0.001		Sitio	Conservada	Intermedia		<0.001	Sitio	Conservada	Intermedia	<0.001	
			Devastada	<0.001				Devastada		<0.001			Devastada	<0.001	
	Diám	Gruesas	Delgadas	<0.001		Diám	Gruesas	Delgadas		<0.001	Diám	Gruesas	Delgadas	<0.001	
Medianas			<0.001	Medianas	<0.001			Medianas	<0.001						

Anexo 1. Resultados de prueba de Tukey de cada MANOVA. Si se encuentra en la misma columna el efecto no es significativo. Solo se mencionan aquellas variables con efecto significativo																
Análisis	Brotes				Hojas				Raíces				Establecimiento			
	Variable	Mayor	Menor	p	Variable	Mayor	Menor	p	Variable	Mayor	Menor	p	Variable	Mayor	Menor	p
Oct 2008	Temp	Lluvias	Secas	<0.001	Temp	Lluvias	Secas	<0.001	Temp	Lluvias	Secas	0.017	Sitio	Conservada	Intermedia	<0.001
	Sitio	Conserva	Intermedia	0.014	Sitio	Devastada	Intermedia	0.022	Sitio	Conservada	Intermedia	<0.001	Pos	Erectas	Postradas	0.006
		Devastad	Devastada	0.018	Pos	Erectas	Postradas	<0.001	Pos	Erectas	Devastada	<0.001		Gruesas	Delgadas	0.006
	Pos	Erectas	Postradas	0.002	Diám	Gruesas	Medianas	<0.001	Pos	Erectas	Postradas	<0.001	Diám	Gruesas	Delgadas	0.006
	Diám	Gruesas	Delgadas	<0.001	Diám	Delgadas	Delgadas	<0.001	Diám	Gruesas	Delgadas	<0.001	Temp y Sitio	Secas/ Conservada	Demás combinaciones	<0.05
														Lluvias/ todos los sitios		
	Temp y Sitio	Lluvias/ Devastad	Secas/ Conservada	0.009	Temp y Diám	Lluvias/ Gruesas	Demás combinaciones	<0.001	Temp y Sitio	Lluvias/ Conservada	Demás combinaciones	<0.05	Temp y Diám	Lluvias/ Gruesas	Secas/ Medianas	0.042
	Temp y Sitio	Lluvias/ Conservada	Secas/ Devastada	0.001	Temp, Sitio y Diám	Lluvias/ Conservada /Gruesas	Demás combinaciones	<0.05	Temp, Sitio y Pos	Lluvias/ Conservada /Ambas Posiciones	Demás combinaciones	<0.05	Temp, Sitio y Pos	Secas/ Conservada /Ambas Posiciones	Secas/ Intermedia/ Postradas	<0.001
	Temp y Sitio	Lluvias/ Conservada	Secas/ Intermedia	<0.001	Temp, Sitio y Diám	Lluvias/ Conservada /Gruesas	Demás combinaciones	<0.05	Temp, Sitio y Diám	Lluvias/ Conservada /Gruesas	Demás combinaciones	<0.05	Temp, Sitio y Diám	Lluvias/ Conservada /Gruesas	Lluvias/ Intermedia/ Postradas	0.009

Variable	Mayor	Menor	p	Variable	Mayor	Menor	p	Variable	Mayor	Menor	p		
Análisis	Temp y Sitio	Lluvias/ Conservada	Demás comb	<0.001	Temp y Sitio	Secas/ Intermedia	Secas/ Intermedia	0.002	Temp y Sitio	Secas/ Intermedia	Secas/ Intermedia	0.002	
	Temp y Diám	Lluvias/ Gruesas	Demás comb	<0.001		Secas/ Devastada	Secas/ Devastada	0.001		Temp y Sitio	Secas/ Conservada	Secas/ Devastada	0.001
	Sitio y Diám	Conservada/ Gruesas	Demás comb	<0.001		Lluvias/ Intermedia	Lluvias/ Intermedia	0.004		Lluvias/ Intermedia	Lluvias/ Intermedia	Lluvias/ Intermedia	0.004
	Temp, Sitio y Diám	Lluvias/ Conservada/ Gruesas	Demás comb	<0.001		Lluvias/ Devastada	Lluvias/ Devastada	0.001		Lluvias/ Devastada	Lluvias/ Devastada	Lluvias/ Devastada	0.001
Oct 2009	Temp y Sitio	Lluvias/ Conservada	Demás combinaciones	0.026	Temp y Diám	Secas/ Conservada	Secas/ Conservada	0.028	Temp y Diám	Lluvias/ Conservada	Lluvias/ Conservada	<0.001	
				<0.001		Demás combinaciones	Demás combinaciones	<0.001		Demás combinaciones	Demás combinaciones	<0.001	
				<0.001		Demás combinaciones	Demás combinaciones	<0.001		Demás combinaciones	Demás combinaciones	<0.001	
				<0.001		Demás combinaciones	Demás combinaciones	<0.001		Demás combinaciones	Demás combinaciones	<0.001	
Análisis	Temp y Diám	Lluvias/ Gruesas	Demás comb	<0.001	Temp y Diám	Secas/ Devastada	Secas/ Devastada	0.001	Temp y Diám	Lluvias/ Gruesas	Lluvias/ Gruesas	<0.001	
	Sitio y Diám	Conservada/ Gruesas	Demás comb	<0.001		Lluvias/ Intermedia	Lluvias/ Intermedia	0.004		Temp y Diám	Lluvias/ Gruesas	Lluvias/ Gruesas	<0.001
	Temp, Sitio y Diám	Lluvias/ Conservada/ Gruesas	Demás comb	<0.001		Lluvias/ Devastada	Lluvias/ Devastada	0.001		Temp, Sitio y Diám	Lluvias/ Conservada/ Gruesas	Lluvias/ Conservada/ Gruesas	<0.001
	Temp, Sitio y Diám	Lluvias/ Conservada/ Gruesas	Demás comb	<0.001		Lluvias/ Devastada	Lluvias/ Devastada	0.001		Temp, Sitio y Diám	Lluvias/ Conservada/ Gruesas	Lluvias/ Conservada/ Gruesas	<0.001

Literatura citada

- Alcantar, G. En prep. Caracterización de la dinámica sucesional en microambientes con distinto nivel de perturbación en el Parque Ecológico de la Ciudad de México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Álvarez-Buylla, E. y M. Martínez-Ramos. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a Neotropical pioneer tree -an evaluation of the climax-pioneer paradigm for Tropical Rain Forest. *Journal of Ecology* **80**: 275-290.
- Araki, K., K. Shimatani y M. Ohara. 2007. Floral distribution, clonal structure, and their effects on pollination success in a self-incompatible *Convallaria keiskei* population in northern Japan. *Plant Ecology* **189**: 175-186.
- Asker, S. y L. Jerling. 1992. **Apomixis in plants**. CRC Press Inc. USA.
- Begon, M., J. Harper y C. Townsend. 2006. **Ecology; individuals, populations and communities**. Fourth Edition. Blackwell Scientific Publications. UK.
- Boot R. y M. Mensink. 1991. The influence of Nitrogen availability on growth parameters on fast- and slow- growing perennial grasses. En: D. Atkinson (ed.) **Plant Root Growth: an Ecological Perspective**. Blackwell Scientific Publications. Oxford, G.B. pp 161-168)
- Bonfil, C., I. Pisanty, A. Mendoza y J. Soberón. 1997. Investigación y restauración ecológica: el caso del Ajusco Medio. *Ciencia y Desarrollo* **135**: 14–23.
- Bonfil, C. y J. Soberón. 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science* **2**: 189-200.
- Bonfil, C. 2009. Dificultades para la conservación de la biodiversidad en las zonas urbanas: el caso del Parque Ecológico de la Ciudad de México. En: R. Dirzo, R. González e I. March. **Capital Natural de México Vol II. Estado de conservación y tendencias de cambio**. CONABIO. México. pp. 747-749.
- Callaghan, T. 1987. Growth and translocation in a clonal southern hemisphere sedge (*Uncinia meridensis*). *Journal of Ecology* **72**:529-546.
- Cano-Santana, Z., I. Pisanty, S. Segura, P. Mendoza-Hernández, R. León-Rico, J. Soberón, E. Tovar, E. Martínez-Romero, L. Ruíz y A. Martínez-Balleste. 2006. Ecología, conservación, restauración y manejo de las Aéreas Naturales Protegidas del Pedregal del Xitle. En: K. Oyama y A. Castillo (coor.) **Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México**. Siglo XXI-UNAM. México, D.F. pp. 204.
- Carrillo-Trueba, C. 1995. El Pedregal de San Ángel. UNAM. México.

- Castellanos, C. 2009. Propagación vegetativa, establecimiento y crecimiento de cuatro especies de género *Bursera*. Tesis de Maestría (Biología Ambiental Orientación Restauración Ecológica). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Clausen, R. 1959. **Sedum of the Trans-Mexican Volcanic Belt: an exposition of Taxonomical Methods**. Cornell University Press. USA.
- Connell, J. y R. Slatyer. 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist* **111 (982)**: 1119-1144.
- Cook, R. 1983. Clonal plant population. *American Scientist* **71**: 244-253.
- Cook, R. 1985. Growth and development in clonal plant populations. En: Jackson, Buss y Cook (eds). **Population Biology and Evolution of Clonal Organisms**. Yale University Press. New Haven. pp: 259-296.
- Crawley, M. 1993. **GLIM for ecologists**. Blackwell Science. USA.
- de Kroon, H., B. Franssen, J. van Rheenen, A. van Dijk y R. Kreulen. 1996. High levels of inter-ramet water translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labeling. *Oecologia* **106**:73-84.
- de Kroon, H. y F. Shieving. 1991. Resource allocation patterns as a function of clonal morphology: a general model applied to a foraging clonal plant. *Journal of Ecology* **79**: 519-530.
- del Moral, R. y A. Eckert. 2005. Colonization of volcanic deserts from productive patches. *American Journal of Botany* **92(1)**: 27-36.
- Dirección Nacional de Áreas Protegidas. 2008. Disponible en:
<http://www.sma.df.gob.mx/corenader/index.htm>
- Drew, M. 1975. Comparison of the Effects of a Localized Supply of Phosphate, Nitrate, Ammonium and Potassium on the Growth of the Seminal Root System, and the Shoot, in Barley. *New Phytologist* **75(3)**: 479-490.
- Drew, M., M. Jackson y E. Giffard. 1979. Ethylene promoted adventitious rooting and development of cortical air space (aerenchyma) in roots may be an adaptive response to flooding in *Zea mays*. *Planta* **147**: 83-88.
- Ellstrand, N. y M. Roose. 1999. Patterns of genotypic diversity in clonal plants. *American Journal of Botany* **74(1)**: 123-131.
- Enciso de la Vega, S. 1994. Las lavas del Pedregal de San Ángel. En: A. Rojo (ed.) **Reserva Ecológica El Pedregal de San Ángel. Ecología, historia natural y manejo**. UNAM, México.

- Eriksson, O. 1993. Dynamics of genets in clonal plants. *Trends in ecology and evolution* **8 (9)**: 313-316.
- Eriksson, O. 1997. Clonal life histories and the evolution of seed recruitment. En Kroon, H., van Groenendael, J. **The ecology and evolution of clonal plants**. Backhuy Publishers. The Netherlands.
- Evert, R. 2006. **Esau's Plant Anatomy**. Third Edition. Wiley and Sons, Inc. New Jersey, USA.
- Ezcurra, E., M. Mazari, I. Pisanty y A. Aguilar. 2006. **La cuenca de México. Aspectos ambientales críticos y sustentabilidad**. Fondo de Cultura Económico. México, DF.
- Feldman, L. 1984. Regulation of root development. *Annual Review of Plant Physiology* **35**:223-242.
- Fitter, A. 1987. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytologist* **106**: 61-77.
- Fitter, A., R. Nichols y M. Harvey. 1988. Root system architecture in relation to life history and nutrient supply. *Functional Ecology* **2**:345-351.
- García, E. 1973. **Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)**. Instituto de Geografía, UNAM, México, DF.
- Gavito, M., P. Curtis y I. Jakobsen. 2001. Neither mycorrhizal inoculation nor atmospheric CO₂ concentration has strong effects on pea root production and root loss. *New Phytologist* **149(2)**: 283-290.
- González-Hidalgo, B. 1996. Estudio florístico de la Reserva Ecológica Lomas del Seminario, Ajusco. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Goss, M.J. 1991. Consequences of the activity of roots on soil. En: D. Atkinson (ed.) **Plant Root Growth: an ecological perspective**. Blackwell Scientific Publications. Great Britain.
- Gotelli, N. y A. Ellison. 2004. **A primer of ecological statistics**. Sinauer Associates, Inc. USA.
- Guàrdia, R., J. Raventós y H. Caswell. 2000. Spatial growth and population dynamics of a perennial tussock grass (*Achnatherum calamagrostis*) in a badland area. *Journal of Ecology* **88(6)**: 950-963.
- Gunderson, L. 2000. Ecological Resilience – In Theory and Application. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**: 425-39.
- Gutiérrez, L., J-D. Bussell, D.I. Pacurar; J. Swanbach, M. Pacurar y C. Bellini. 2009. Phenotypic plasticity of adventitious rooting in *Arabidopsis* is controlled by complex regulation of auxin response factor transcripts and microRNA abundance. *Plant Cell* **21(10)**: 3119-3132.

- Harper, J. y J. White. 1974. Demography of Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**: 419-463.
- Hay, R. y D. Kemp. 1990. Primordium initiation at the stem apex as the primary event controlling plant development: preliminary evidence from wheat for the regulation of leaf development. *Plant, Cell and Environment* **13**: 1005-1008.
- Kachi, N. Y H. Rorison. 1991. Root and shoot activity of two grasses with contrasted growth rates in response to low nutrient availability and temperature. En: D. Atkinson (ed.) **Plant Root growth: an Ecological Perspective**. Blackwell Scientific Publications. Oxford, G.B. pp 147-159
- Kays, S y J. Harper. 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *Journal of Ecology* **62(1)**: 97-105.
- Klimes, L., J. Klimesova, R. Hendriks y J. van Groenendael. 1997. Clonal plants architecture: a comparative analysis of form and function. En: Kroon, H., van Groenendael, J. **The ecology and evolution of clonal plants**. Backhuy Publishers. The Netherlands.
- Klopotek, Y., K.T. Haensch, B. House, M.R. Hajlrezael y U. Druege. 2010. Dark exposure of *Petunia* cuttings strongly improves adventitious root formation and enhances carbohydrate availability during rooting in the light. *Journal of Plant Physiology* **167(7)**: 547-554.
- Kozlowski, T. y S. Pallardy. 1997. **Physiology of woody plants**. Second Edition. Academic Press. California, USA.
- Lorbiecker R. y M. Sauter. 1998. Adventitious root growth and cell cycle induction in deep-water rice. *Plant Physiology* **119(1)**:21-30.
- Mandujano, M. 2007. La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. En: L. Eguiarte, V. Souza y X. Aguirre. (Comp.) **Ecología molecular**. SEMARNAT, INE, UNAM y CONABIO. México.
- Marino, P., R. Eisenberg y H. Cornell. 1997. Influence of sunlight and soil nutrients on clonal growth and sexual reproduction of the understory perennial herb *Sanguinaria canadensis*. *Journal of the Torrey Botanical Society* **124 (3)**: 219-227.
- Martínez-Romero, E. 1997. Estudio demográfico de *Sedum oxypetalum* (Crassulaceae) en Lomas del Seminario, Ajusco Medio, DF. Tesis de Maestría (Ecología y Ciencias Ambientales) Facultad de Ciencias, UNAM.
- Martínez-Romero, M. 1997. Fenología de especies herbáceas y arbustivas del Parque Ecológico de la Ciudad de México, Ajusco Medio, DF. Tesis de Licenciatura (Biología) Facultad de Ciencias, UNAM.

- Martínez-Villegas, J. 2009. Germinación de *Sedum oxypetalum* H.B.K. (Crassulaceae) en ambientes contrastantes del Ajusco Medio, D.F. Tesis de Licenciatura (Biología) Facultad de Ciencias, UNAM.
- Melo-Gallegos, C y G. Alfaro-Sánchez. 2000. Vegetación. En: G. Garza (coord.). **La ciudad de México en el fin del segundo milenio**. GDF y Colegio de México. México. pp. 61-68.
- Mendoza-Hernández, P. 2002. Sobrevivencia y crecimiento de los estadios iniciales de *Buddleia cordata* (Tepozán) en ambientes contrastantes del Ajusco Medio, D.F. México. Tesis de Maestría (Ecología y Ciencias Ambientales) Facultad de Ciencias, UNAM.
- Mendoza-Hernández, P., A. Orozco-Segovia e I. Pisanty. 2010. Germination, emergence, and seedling survival of the pioneer tree *Buddleia cordata* (Loganiaceae): implications for the restoration of an urban forest. *Ecological Restoration* en prensa.
- Navarro-García, V., A. González, M. Fuentes, M. Aviles, Y. Ríos, G. Zepeda y M. Rojas. 2003. Antifungal activities of nine traditional Mexican medicinal plants. *Journal of Ethnopharmacology* **87 (1)**: 85-88.
- Paterson, K. y T. Rost. 1979. Effects of light and hormones on regeneration of *Crassula argentea* from leaves. *American Journal of Botany* **66(4)**: 463-470.
- Paz, H. 2003. Root/Shoot allocation and root architecture in seedling: variation among forest sites microhabitats and ecological groups. *Biotropica* **35(3)**: 318-332.
- Peet, R.K. y N.L. Christensen. 1980. Succession: a population process. *Vegetation*. **43**: 131-140
- Pennings, S. y R. Callaway. 2000. The advantages of clonal integration under different ecological condition: a community-wide test. *Ecology* **81(3)**: 709-716.
- Peterson, C. y R. Jones. 1997. Clonality in woody plants: a review and comparison with clonal herbs. En Kroon, H., van Groenendael, J. **The ecology and evolution of clonal plants**. Backhuy Publishers. The Netherlands.
- Pickett, S. y P. White. 1985. **The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics**. Academic Press. California, USA.
- Reekie, E. y F. Bazzaz. 2005. **Reproductive Allocation in Plants**. Elsevier Academic Press. USA.
- Rood, S., A. Kalischuka, M. Polzina y J. Braatne. 2003. Branch propagation, not cladogenesis, permits dispersive, clonal reproduction of riparian cottonwoods. *Forest Ecology and Management* **186**: 227-242.
- Rost, T. y K. Paterson. 1976. The developmental anatomy of adventives plantlets from leaves and leaf segments of *Crassula argentea* (Crassulaceae). *Botanical Gazette*. **137**: 203-210.

- Ruíz-Amaro, L. C. 1996. Microsucesión bajo dos especies (*Sedum oxypetalum* y *Buddleia cordata*) indicadoras de distintos estadios serales en el Ajusco Medio. Tesis de Licenciatura (Biología) Facultad de Ciencias, UNAM.
- Rzedowski, J. y G.C. de Rzedowski. 2001. **Flora fanerogámica del Valle de México**. Vol. II. Instituto de Ecología y CONABIO. México.
- Shupp, E. 1995. Seed-seedling conflicts, hábitat choice, and patterns of plant recruitment. *Journal of Botany* **82**: 339-409.
- Sitte, P., E. Weiler y J. Kadereit. 2004. Strasburger tratado de botánica. 35ª Edición. Editorial Omega. Barcelona, España.
- Slade, A. y M. Hutchings. 1987. Clonal Integration and Plasticity in Foraging Behaviour in *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology* **75(4)**: 1023-1036.
- Soane, I. y A. Watkinson. 1979. Clonal variation in populations of *Ranunculus repens*. *New Phytologist* **82(2)**: 557-573.
- Soberón, J., E. de la Maza, A. Hernández y C. Bonfil. 1991. **Reporte técnico final del primer año del proyecto "Restauración de Lomas del Seminario"**. Centro de Ecología, UNAM y Coordinación General de Reordenamiento Urbano y Protección Ecológica, DDF. México.
- Stearns, S. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* **3(3)**: 259-268.
- Stephenson, R. 1994. **Sedum. Cultivated stonecrops**. Timber Press, Inc. USA.
- Stillman, R. y W. Sutherland. 1990. The optimal search patch in a patchy environment. *Journal of theoretical biology* **145**: 143-286.
- Temperton, V. y J. Hobbs. 2004. The search for ecological assembly rules and its relevance to restoration ecology. En: V. Temperton, R. J. Hobbs, T. Nuttle, S.Halle (eds.). **The search for a framework for restoration ecology**. Island Press.
- Valverde, T. e I. Pisanty. 1999. Growth and vegetative spread of *Shizachyrium scoparium* var. *littoralis* (Poaceae) in sand dune microhabitats along a successional gradient. *Canadian Journal of Botany* **77(2)**: 219-229.
- van Groenendael, J., L. Klimes, J. Klimesova y R. Hendriks. 1996. Comparative ecology of clonal plants. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* **351**:1331-1339. UK.
- Visser, E., J. Vohen, G. Barendse, C. Blom y L. Voesenek. 1996. An ethylene-mediated increase in sensitivity to auxin induces adventitious roots formation in flooded *Rumix palustris* Sm. *Plant Physiology* **112(4)**: 1687-1692.
- Wali, M. 1999. Ecological succession and the rehabilitation of disturbed terrestrial ecosystems. *Plant and Soil*. **213**: 195-220.
- Zar, J. 1984. **Biostatistical analysis**. Second edition. Prentice-Hall, In. USA.

Zahng, H., J. Tang, X. Pliu, Y. Wang, W. Peng, F. Fang, D.F. Ma, Z. J. Wei y L. Y. Hu. 2009. Hydrogen sulfide promotes roots organogenesis in *Ipomoea batatas*, *Salix matsunensis*, and *Glicinia max*. *Journal of Integrative Plant Biology* **51(12)**: 1086-1094.