



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Efecto de plantas protectoras en el establecimiento clonal
de *Sedum oxypetalum* en ambientes perturbados del
Ajusco Medio, D. F.**

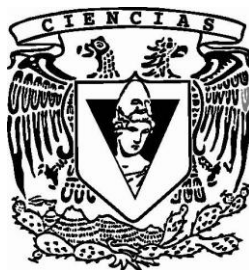
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A

PATRICIA SANTILLÁN CARVANTES



**DIRECTOR DE TESIS:
M. en C. IRENE PISANTY BARUCH**

2013



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.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Santillán
Carvantes
Patricia
56 66 94 72
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
103003546

2. Datos del tutor

M. en C.
Irene
Pisanty
Baruch

3. Datos del sinodal 1

Dra.
María del Consuelo
Bonfil
Sanders

4. Datos del sinodal 2

Dra.
María del Carmen
Mandujano
Sánchez

5. Datos del sinodal 3

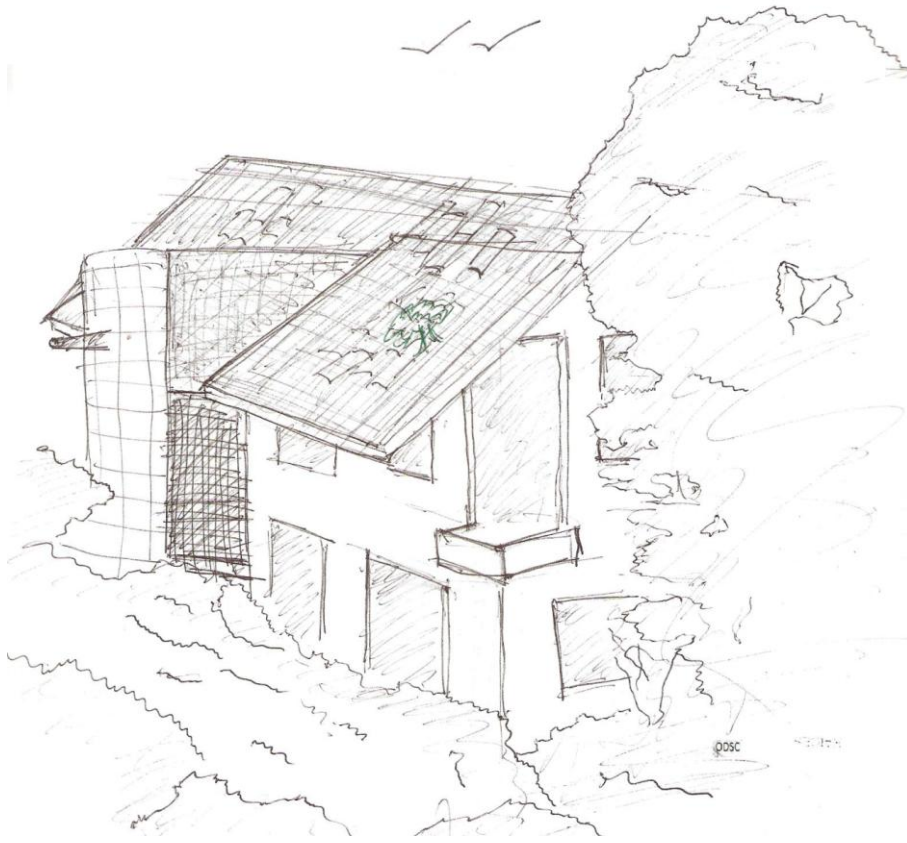
M. en C.
Pedro Eloy
Mendoza
Hernández

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Israel Gustavo
Carrillo
Ángeles

7. Datos del trabajo escrito

Efecto de plantas protectoras en el establecimiento clonal de *Sedum oxypetalum* en ambientes perturbados del Ajusco Medio, D.F.
85 pp
2013



Tierra no temas, alégrate y gózate....

A mis padres, con amor y gratitud

A mis hermanos con todo cariño

A Macaco con todo mi corazón

A la UNAM con profundo agradecimiento

Agradecimientos institucionales

Esta tesis se desarrolló a lo largo de poco más de dos años y medio, durante los cuales conté con el apoyo de innumerable instituciones y personas.

Primeramente, un especial agradecimiento a mi asesora, la M. en C. Irene Pisanty, por todo el apoyo que me brindó a lo largo de la realización de este trabajo, por sus anécdotas y conocimiento, por las risas, por su sinceridad y por su amor y asombro por la vida. Además, gracias por la disposición para aprender juntas lo que no sabíamos, y sobre todo por la amistad que compartimos.

Agradezco al proyecto PAPIIT 222508 “Estudios ecológicos para la restauración de zonas de bosques y matorrales que rodean al D.F.”, y al proyecto PAPIIT 00139658, especialmente y en sobremanera a la Dra. Alma Orozco, por el respaldo financiero para el desarrollo de este trabajo, así como por su apoyo para contar con suficientes *data loggers* y para asistir al Congreso Mexicano de Ecología en Tabasco. A la Facultad de Ciencias, en especial a la Secretaría General, la Dra. Catalina Stern y al Laboratorio especializado de ecología, le agradezco el apoyo para asistir a la 97 Reunión Anual de la Ecological Society of America, en Portland, Oregon, EUA.

A mis sinodales, la Dra. Consuelo Bonfil, la Dra. María del Carmen Mandujano, al Dr. Israel Carrillo y al M. en C. Pedro Mendoza muchas gracias por sus valiosos comentarios, críticas y aportaciones que enriquecieron en gran medida esta tesis.

Agradezco al Taller de Ecología Terrestre y Manejo de Recursos Bióticos por su guía durante la escritura de esta tesis, particularmente quiero agradecer a los profesores María del Carmen Mandujano, Israel Carrillo, Iván Castellanos, Mónica Queijeiro, Concepción Martínez, Sylvia Ruiz y Jordan Golubov por sus revisiones y correcciones a este trabajo.

Asimismo muchas gracias a los miembros del Laboratorio Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias, en especial a Pedro Mendoza, Hibraim Perez, Jaime Zúñiga y Mariana

Hernández por el apoyo logístico y estadístico, así como por haberme recibido amablemente en su comunidad.

Agradezco el apoyo financiero que durante tres años me otorgó la Fundación Telmex, el cual fue muy importante no solo para la conclusión de dicha tesis sino para la realización de mi Licenciatura.

Agradezco a la Secretaría de Educación Pública por su apoyo financiero para la realización de mi Servicio Social en Barra de la Cruz, Oaxaca.

De igual manera, agradezco a la Dirección General de Cooperación Internacional (DGCI) de la UNAM, por el apoyo que me otorgó para realizar un semestre de intercambio en la Universidad de Nuevo México, EUA.

Y por último, no puedo cerrar estos agradecimientos sin reconocerle a la UNAM todo lo que ha hecho por mí. Porque ha sido mi hogar por más de 10 años y por todas las oportunidades y vivencias que me ha brindado a través de su educación y espíritu universitario es que me he formado en gran medida a lo que hoy soy.

Agradecimientos personales

Como dice la canción: *Gracias a la vida, que me ha dado tanto...*

Me dió unos padres y unos hermanos maravillosos a quienes les dedico este triunfo. Les agradezco infinitamente su apoyo en todas mis decisiones. Gracias a ustedes soy mucho mejor ser humano. Los amo.

Macaco, gracias por llenar mi vida de desafíos, logros, matices, música, tranquilidad, gozo y sobre todas las cosas, de amor.

A mi papá, mi mamá, Óscar, Neto, Macaco, Gris (Mona), Karla, Lidia, Pedro, Irene, Xochitl, Gustavo, Pamela, Ximena, Paola, Moisés, Roy, Karen, Diego, Arturo, Anayansi y Atzayacatl mil gracias por su apoyo en el campo, sin ustedes esto hubiera sido casi imposible.

A mis amigas y amigos gracias por su cariño, apoyo y locuras.

Y finalmente, muchas gracias a todos los profesores que me han inculcado la pasión por la biología, el gusto por el conocimiento y me han forjado en la no fácil tarea de hacer ciencia.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	09
ABSTRACT	10
I. INTRODUCCIÓN	11
1.1. Pedregales. El Ajusco.....	11
1.2. Sucesión y disturbios.....	14
1.3. Organismos clonales.....	16
1.4. Establecimiento y supervivencia.....	20
1.5. Efectos protectores.....	21
1.6. Restauración ecológica: el papel de la facilitación y la clonalidad.....	24
1.7. Antecedentes. Trabajos previos en la zona.....	25
II. OBJETIVOS	29
2.1. Objetivo general.....	29
2.2. Objetivos particulares.....	29
III. HIPÓTESIS	30
IV. MÉTODOS	31
4.1. Sitio de estudio.....	31
4.2. Especie de estudio: <i>Sedum oxypetalum</i> H.B.K.....	36
4.2.1. <i>Morfología y dispersión</i>	36
4.2.2. <i>Distribución y condiciones físicas en las que se desarrolla</i>	37
4.2.3. <i>Estudios ecológicos en el género Sedum</i>	38
4.3. Plantas nodrizas.....	39
4.3.1. <i>Buddleia cordata</i>	39
4.3.2. <i>Opuntia spp</i>	40
4.4. Trabajo de campo.....	41
4.5. Análisis estadístico.....	46
4.5.1. <i>Efecto de los factores físicos sobre las variables de respuesta</i>	46
4.5.2. <i>Efecto de los factores experimentales sobre las variables de respuesta</i>	48
4.5.3. <i>Comportamiento a través del tiempo</i>	48

4.5.4. <i>Relación entre variables bióticas y procesos</i>	49
V. RESULTADOS	50
5.1. Efecto de los factores físicos sobre las variables de respuesta.....	50
5.1.1. <i>Diferencias entre los factores físicos</i>	50
5.1.2. <i>Correlaciones entre factores físicos y variables de respuesta</i>	53
5.2. Efecto de los factores experimentales sobre las variables de respuesta.....	55
5.2.1. <i>Efecto de los valores experimentales sobre las variables de respuesta</i>	55
5.2.2. <i>Efecto de los factores experimentales sobre los diferentes estadios de las estructuras foliares</i>	57
5.3. Comportamiento a través del tiempo.....	57
5.3.1. <i>Brotos foliares, hojas, raíces y establecimiento</i>	57
5.3.2. <i>Índice de Establecimiento en el Tiempo</i>	61
5.4. Relación entre variables bióticas.....	61
VI. DISCUSIÓN	63
6.1. Tendencias generales.....	63
6.2. Factores que afectan la producción de brotes, hojas y raíces.....	64
6.2.1. <i>Factores físicos</i>	64
6.2.2. <i>Plantas nodrizas</i>	68
6.3. Factores que afectan el establecimiento.....	72
6.4. Restauración con estacas de <i>S. oxypetalum</i> y su importancia en el PECM.....	75
VII. CONCLUSIONES	77
REFERENCIAS	78

Santillán-Carvantes, P. 2013. Efecto de plantas protectoras en el establecimiento clonal de *Sedum oxypetalum* en ambientes perturbados del Ajusco Medio, D.F. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Pp: 85

RESUMEN

El Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) juega un papel importante en la recarga del acuífero del sur de la Ciudad de México. *Sedum oxypetalum* es una especie dominante en el matorral conservado del PECM y tiene una probable función facilitadora en el establecimiento de especies sucesionales tardías. Dada su pobre germinación, su propagación clonal se ha usado como una estrategia para restaurar zonas perturbadas del PECM. En este estudio se evaluó la producción de brotes, hojas, raíces adventicias y el establecimiento de ramets de *S. oxypetalum* bajo el dosel de dos plantas potencialmente protectoras o nodrizas: *Buddleia cordata* y *Opuntia* spp. También se evaluaron los efectos de la época de colocación (invierno y verano), la orientación en la que se colocaron las estacas y los factores físicos (temperatura, humedad, radiación solar y cobertura) del lugar en el que se encontraban. Los resultados indicaron que la presencia de la planta protectora es crucial para la producción de brotes, hojas y raíces, ya que se observó que las estacas sin protección presentaron valores muy bajos de dichas variables de estudio; asimismo la presencia de una planta nodriza es significativa ($p = 0.0147$) en el establecimiento, el cual presentó una correlación negativa con la temperatura. Sin embargo, aún con las plantas nodrizas el establecimiento total fue muy bajo (2.86%). Los factores ambientales que tuvieron mayor efecto sobre la producción de hojas en ramets de *S. oxypetalum* fueron la luz y la temperatura, mientras que en la producción del tejido radicular tuvo mayor efecto la humedad. Las estacas colocadas en verano y debajo de *Opuntia* spp presentaron valores altos de producción de brotes, hojas y raíces, así como de la presencia de establecimiento, pero no permanecieron hasta el final del ciclo anual considerado en este estudio, mientras que las estacas colocadas en invierno y debajo de *B. cordata* sí lo hicieron. Es probable que así como hay eventos de germinación masiva los haya de establecimiento mayor al observado en este experimento. Se concluye que la presencia de plantas nodrizas es importante para el establecimiento clonal de esta especie pero que aún debajo de estas plantas, una estrategia basada en la introducción de fragmentos de aproximadamente 10 cm de longitud y 2 cm de diámetro sería ineficiente. Se recomienda que como parte de las estrategias para restaurar el PECM se coloquen estacas de más de 10 cm de longitud y diámetro mayor a 3 cm, en invierno bajo *Buddleia*.

Palabras clave: *Sedum oxypetalum*, perturbación, Parque Ecológico de la Ciudad de México, propagación clonal, establecimiento, matorral, nodrizas.

Santillán-Carvantes, P. 2013. Efecto de plantas protectoras en el establecimiento clonal de *Sedum oxypetalum* en ambientes perturbados del Ajusco Medio, D.F. Professional dissertation. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Pp: 85

ABSTRACT

The Ecological Park of Mexico City (PECM for its Spanish initials) plays an important role in the recharge of the aquifer in the southern area of Mexico City. *Sedum oxypetalum* is a dominant species in the preserved shrub of PECM and it probably plays an important role facilitating the establishment of late successional species. Given its poor germination, clonal propagation of *S. oxypetalum* has been used as a strategy to restore the disturbed areas in PECM. In this study I assessed the production of shoots, leaves, and adventitious roots, as well as the establishment of ramets of *S. oxypetalum* under the canopy of two potentially protective or nurse plants: *Buddleia cordata* and *Opuntia* spp. Furthermore, I evaluated the effects of the placement season (winter and summer), orientation, and physical factors (temperature, humidity, solar radiation and coverage of the nurse plant) in which the cuttings were placed. The results indicated that the presence of the protective plant is crucial for the production of shoots, leaves and roots, as it was observed that the stakes without protection presented very low values for these variables. The presence of a protective plant is also significant ($p = 0.0147$) for establishment, which showed a negative correlation with temperature. However, even under protective plants the total establishment was very low (2.86 %). The environmental factors that determined leaf production in ramets of *S. oxypetalum* were light and temperature, while moisture proved to have a strong effect on the production of the root tissue. Stakes placed in summer and below *Opuntia* presented higher values of production of shoots, leaves and roots, as well as the presence of establishment, but they did not last until the end of the annual cycle considered in this work, while the stakes placed in winter and below *Buddleia* did remain. Just as germination has massive establishment events, it is likely that there are events of mass establishment, with higher values than those observed in this experiment. I conclude that the presence of nurse plants is important for the clonal establishment of this species, but even under this protection a strategy based on the introduction of fragments of approximately 10 cm in length and 2 cm in diameter would be inefficient. Thus, it would be better as part of the strategies to restore the PECM, try to use stakes that are longer than 10 cm length and 3cm diameter, and to place them during winter under *Buddleia*'s canopy.

Key words: *Sedum oxypetalum*, disturbance, clonal propagation, nurse plants, establishment, shrubland.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Pedregales. El Ajusco

Los pedregales fueron denominados por los españoles a su llegada a América como “malpaís”, debido a que son grandes extensiones cubiertas por rocas o por fragmentos expuestos por un lapso corto a la intemperización, no propicias para actividades ganaderas ni agrícolas (Rzedowski, 1981; Carrillo, 1995; Rzedowski y Calderón, 2002). Los pedregales son importantes en la conservación de acuíferos y en el mantenimiento de la integridad de las cuencas debido a su gran capacidad de captura e infiltración de agua (Rzedowski, 1981; Carrillo, 1995; Guàrdia *et al.*, 2000; Castillo-Argüero *et al.*, 2004); asimismo son un importante reservorio de diversidad biológica. En México los pedregales de origen relativamente reciente más conocidos son el del Jorullo y el del Paricutín, en Michoacán; el del Ceboruco en Nayarit, y el del Xitle en el Valle de México (Rzedowski y Calderón, 2002). En este último, la aridez es de origen edáfico y la temperatura se regula en algunas zonas por la presencia de un bosque vecino, aunados a su altitud (2,200-3,100 msnm) y a los sustratos altamente heterogéneos en los que se desarrolla, favorecieron el desarrollo de un matorral xerófilo atípico (Carrillo-Trueba, 1995; Rojo y Rodríguez, 2002; Castillo-Argüero *et al.*, 2004). Este matorral es un conjunto de comunidades vegetales abiertas, de uno a tres metros de altura que presenta diferencias según la altitud. Las partes bajas (2,250 msnm a 2,600 msnm) localizadas al norte (Pedregal de San Ángel) son más secas y calurosas y están dominadas por *Pittocaulon praecox* (antes *Senecio praecox*), mientras que las partes del sur se encuentran a mayor altitud (2,600 a 3,100 msnm). son más húmedas y frías, y están dominadas por *Sedum oxypetalum* y por bosques de encinos (*Quercus* spp.) (Cano-Santana *et al.*, 2006).

En el matorral se reconoce la presencia de un estrato herbáceo que durante la época de lluvias llega a ser muy cerrado, sobre todo en algunos microambientes específicos, donde alcanza valores altos de cobertura (Rzedowski, 1954, 1981; Carrillo, 1995; Cano-Santana y Meave, 1996; Castillo-Argüero *et al.*, 2004; Cano-Santana *et al.*, 2006). Debido a su riqueza florística el Pedregal del Xitle llegó a desempeñar en el Valle de México el papel de un reservorio de magnitud similar a la de Oaxaca frente a la de todo nuestro país, y a la de México con respecto a toda la corteza terrestre (Rzedowski, 1995).

El derrame del Xitle ocurrió hace aproximadamente 2,000 años, como consecuencia de una de las erupciones volcánicas más recientes en la serranía del Ajusco, al sur del Valle de

México. El flujo de lava de este volcán y otros conos menores se extendió desde el pie del Ajusco a 3,000 msnm hasta lo que actualmente es Tlalpan, Huipulco, Coyoacán y San Ángel, cubriendo aproximadamente 80 km² (Rzedowski y Calderón, 2002). Debido al derrame de lava, se formó una heterogeneidad de microambientes sobre los cuales han tenido lugar procesos sucesionales cuyo ritmo ha dependido de la acumulación del suelo y de la humedad ambiental, los cuales varían en gran medida con la altitud. Como resultado de dichos procesos, surgió un complejo mosaico de comunidades vegetales que incluye bosques de *Pinus* sp., *Abies* sp., *Alnus* sp. y *Quercus* sp., así como matorrales de *Quercus* spp. y los ya mencionados matorrales xerófilos (Rzedowski, 1954).

Dada la importancia de los matorrales y la severa presión urbana que enfrentan, algunas de sus partes se encuentran bajo algún tipo de protección. En el área del Pedregal del Xitle se encuentran cinco zonas protegidas: el Parque Ecoguardas, el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM), el Parque Urbano Bosque de Tlalpan, la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria (REPSA) y el Parque Ecoarqueológico Cuicuilco (Fig.1). Estas zonas suman en conjunto 1, 312 ha, que representan 12.3% del área protegida en el sur de la Ciudad de México (Cano-Santana *et al.*, 2006) y que son parte del suelo de conservación del D.F.

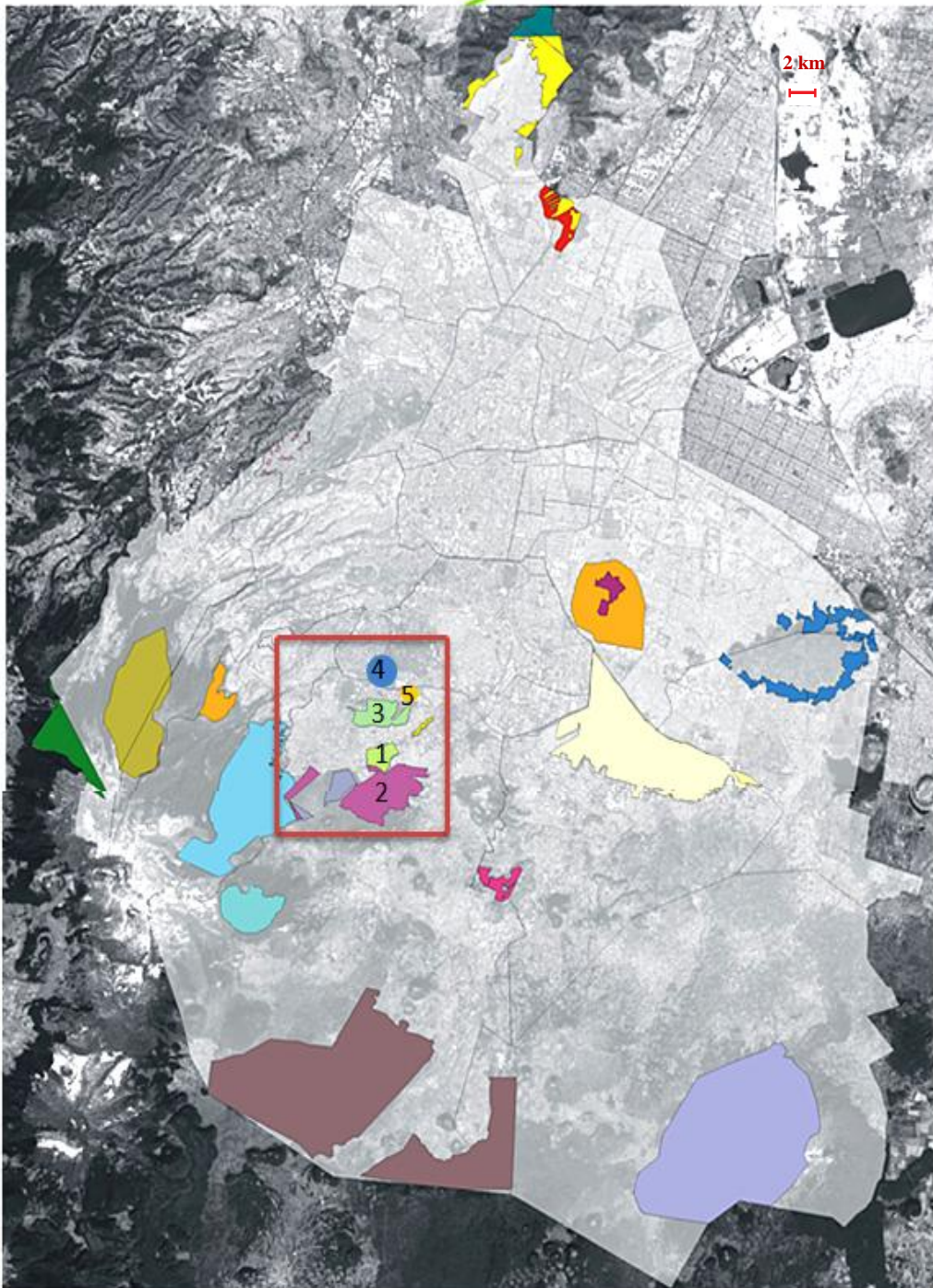


Figura 1. Áreas Naturales Protegidas del D.F. representadas en distintos colores, y áreas protegidas del Pedregal del Xitle enumeradas. Parque Ecoguardas (1), Parque Ecológico de la Ciudad de México (2), Parque Urbano Bosque de Tlalpan (3), Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (4) y Parque Ecoarqueológico Cuicuilco (5). Fuente: (CORENA, 2010).

1.2. Sucesión y disturbios

La sucesión ecológica se define como el proceso de cambio en las especies, la biomasa, la productividad y los nichos en una comunidad ecológica que se presentan posterior a una perturbación. Se reconocen dos tipos de sucesión: la primaria y la secundaria. La diferencia fundamental entre ambas es que la sucesión primaria se da en territorios vírgenes que aún no han sido colonizados y en el que no hay suelo formado. La sucesión secundaria se produce cuando se conserva el suelo y en él hay un banco de semillas o de propágulos y vestigios de una comunidad previa ya desaparecida (Begon *et al.*, 2006).

A lo largo de los años, se ha dado un debate continuo sobre el carácter direccional y predecible de la sucesión, ya sea primaria o secundaria (Clements, 1916; Gleason, 1927; Whittaker, 1953; Peet y Christensen, 1980; Connel y Slatyer, 1977, Temperton y Hobbs, 2004; Begon *et al.*, 2006). Algunos autores proponen que la sucesión es un mecanismo por el cual las comunidades tienden a un clímax (Clements, 1916; Raven *et al.*, 1992, Begon *et al.*, 2006); en esta visión, que es totalmente determinista, los cambios en una comunidad clímax y en los niveles que la componen son menores y la composición y la estructura de la comunidad responden a las características del clima (clímax climático; Clements, 2004).

Contrariamente a este punto de vista, la teoría del policlímax propuesta por Tansley en 1920; (Whittaker, 1953) reconoce que un clímax local puede estar determinado por uno o varios factores como el clima, el suelo, la topografía; las perturbaciones como los incendios, y las antropogénicas, como la introducción de ganado. Por lo tanto, una región climática puede presentar varios tipos de clímax sucesional (Begon *et al.*, 2006). Whittaker (1953) propone la hipótesis de patrones de clímax en la que concibe una continuidad de tipos de clímax que varían gradualmente a través de gradientes ambientales y que no son necesariamente separables en categorías discretas.

Es difícil identificar una comunidad clímax en condiciones naturales ya que, dependiendo de la escala que se considere, un proceso resultará ser direccional o no. En la mayoría de las comunidades la sucesión se ve frecuentemente interrumpida por disturbios estocásticos mayores, tales como fuegos, tormentas o plagas, comenzando el proceso una y otra vez. Estos disturbios pueden ser muy disruptivos si son de gran magnitud o afectan a un sistema perturbado o fragmentado, pero también pueden ser parte de la historia natural de una región y estar integrados como parte de la dinámica natural de un ecosistema. Este es el caso de ecosistemas en los que los incendios son recurrentes (Temperton y Hobbs, 2004).

Cabe hacer hincapié en que disturbio y perturbación no son sinónimos. La perturbación se refiere al estado de un sistema después de que algún parámetro que define al sistema ha sido afectado y, por otro lado, el disturbio corresponde a las fluctuaciones ambientales y a los eventos destructivos discretos que afectan espacial y temporalmente a todos los elementos de un sistema (ecosistema, comunidad, poblaciones o individuos) cambiando la disponibilidad de los recursos o el ambiente físico. Los disturbios generan sistemas perturbados (Pickett y White, 1985; Smith y Smith, 2001). Los disturbios aceleran o frenan el proceso de la sucesión, dependiendo de su intensidad y frecuencia y de la resiliencia del sistema, la cual se define como el grado en que un ecosistema que experimenta un disturbio vuelve a un estado en el que los procesos e interacciones funcionan como antes del disturbio.

De acuerdo con Cano-Santana y Meave (1996) las hipótesis más aceptadas para explicar los cambios sucesionales en una comunidad son:

- 1) Las especies se incorporan en el curso sucesional en función de los gradientes temporales en la disponibilidad de recursos.
- 2) Las especies se presentan en distintos momentos en función de su longevidad y otros procesos poblacionales.
- 3) La sucesión es resultado de las diferencias en los atributos de la historia de vida de los organismos involucrados.
- 4) La estocasticidad es uno de los componentes más fuertes del proceso sucesional.

Existe también polémica sobre cómo se arman las comunidades, es decir qué tanto su ensamblaje es resultado de procesos sinecológicos estocásticos y qué tanto es resultado de la dinámica poblacional de las especies que se encuentran en un sitio dado. Peet y Christensen (1980) consideran que la sucesión es un proceso poblacional, en el que las historias de vida y las características fisiológicas de cada población determinan su potencial de respuesta a un ambiente cambiante.

Muchas investigaciones se han enfocado en la variación de los recursos de las plantas y la competencia entre ellas, pues se consideran determinantes de los cambios durante la sucesión. Connell y Slatyer (1977) describen tres modelos que explican la secuencia en que se presentan las especies después de un disturbio, suponiendo que no habrá más cambios significativos en el ambiente posteriores al disturbio inicial. En el primero de estos modelos el mecanismo que opera es la facilitación, que implica que las especies pioneras modifican el ambiente de manera que permiten el establecimiento, crecimiento y maduración de especies sucesionalmente tardías. Este fue el enfoque funcional prevaleciente durante mucho tiempo y se supuso que era un proceso

universal hasta que estos autores lo cuestionaron. En este tenor de ideas, Whittaker (1975) explica el modelo de las especies pioneras, describiéndolas como “una especie dominante que modifica el suelo y el microclima de manera que hace posible la entrada de especies secundarias, las cuales se convierten en dominantes y modifican el ambiente suprimiendo a las primeras especies y haciendo posible la entrada de una tercera especie dominante, que a su vez alterará el ambiente”. En el segundo modelo el proceso reconocido por Connell y Slatyer (1977) es la tolerancia. En él se reconoce que las especies capaces de crecer en los niveles más bajos de disponibilidad de recursos eventualmente dominarán a la comunidad en equilibrio. Las modificaciones hechas al ambiente por las especies pioneras no incrementan ni reducen las tasas de reclutamiento y crecimiento de los colonizadores tardíos. Las últimas especies en aparecer son aquéllas que tienen una mejor eficiencia en el uso de los recursos, así como un crecimiento lento, o bien son especies con nichos diferenciados que se especializan en diferentes fuentes de recursos. El tercer y último proceso reconocido por estos autores es la inhibición, que consiste en que una vez que las primeras colonizadoras aseguran el espacio y/o los recursos, inhiben el crecimiento de invasores subsecuentes y suprimen su crecimiento. El crecimiento de más especies sólo se da cuando las especies dominantes pioneras han sido dañadas o ya murieron, de manera que liberan los recursos para otras especies. Las especies no tienen que ser necesariamente superiores competitivamente a las otras, simplemente, la que se establece primero es la que acapara todos los recursos.

1.3. Organismos clonales

Un organismo clonal es aquél que presenta la capacidad de producir individuos genéticamente idénticos pero con potencial de supervivencia independiente de la planta progenitora, mediante propagación vegetativa (van Groenendael *et al.*, 1996; Mandujano, 2007). Cabe mencionar que no es lo mismo ser clonal que modular, modular se refiere a una forma de crecimiento, mientras que el ser clonal es una estrategia reproductiva de expansión vegetativa que es posible gracias a la carencia de una especialización predeterminada de las células meristemáticas y a la construcción modular, lo que permite que todas las plantas puedan potencialmente regenerar sus partes (Van Groenendael *et al.*, 1996; Vázquez-Yanez *et al.* 1997; García, 2004; Mandujano 2007). Sin embargo, algunas plantas tienen eventos de clonación como parte de su ciclo de vida y otras no, aunque todas las plantas tienen el potencial de clonar (Mandujano, 2007). Las poblaciones de especies clonales están formadas por ramets, *i.e.* unidades potencialmente independientes y genéticamente iguales a la planta progenitora. En estas poblaciones, los individuos formados a partir de un cigoto se les conocen como genets, que a su vez están formados por varios ramets

(Figura 2; Kays y Harper, 1974; Vázquez- Yanez *et al.*, 1997; Mandujano, 2007; Carrillo-Angeles y Mandujano, 2011).

Mediante la propagación clonal, la mortalidad de los genets se reduce y se aumenta el número de fenotipos de un mismo genotipo, lo que permite la colonización de un sitio con escasos recursos (van Groenendael *et al.*, 1996; Mandujano, 2007). Esto podría verse como una desventaja debido a la pérdida de la diversidad genética (Mandujano, 2007), sin embargo, de acuerdo con McLellan *et al.* (1997) en general las plantas clonales no parecen ser genéticamente menos variables que las plantas que no lo son, de hecho muchas especies clonales presentan una amplia variación genética entre poblaciones, probablemente por la acumulación de mutaciones somáticas. Otro acercamiento explica que esta variación se representa mayoritariamente en poblaciones cuyos arreglos espaciales de ramets de distintos genets tienden a estar más entremezclados cuando se propagan por crecimiento no ligado (Carrillo-Angeles y Mandujano, 2011).

Las plantas clonales predominan en ambientes estresantes como sombras densas, ecotonos con el bosque, suelos pobres en nitrógeno y húmedos, ambientes en el extremo frío del gradiente altitudinal, hábitats marinos y latitudes elevadas (van Groenendael *et al.*, 1996; Klimes *et al.*, 1997; Carrillo-Angeles y Mandujano, 2011). Aparte de ser un rasgo evolutivamente antiguo, la clonalidad muestra una distribución polifilética entre taxa vegetales, con una representación particularmente importante en las monocotiledóneas, sin ser privativa de ellas (van Groenendael *et al.*, 1996; Mandujano, 2007).

Tiffney y Niklas (1985) y Mandujano (2007) consideran que el crecimiento clonal es una adaptación ecológica que ha traído a las poblaciones consecuencias de largo alcance en su biología, morfología, desarrollo y evolución. Tomando como prueba estudios realizados en filogenias de muchos grupos (Niklas, 1976; Niklas *et al.* 1980) se sugiere que ha evolucionado independientemente en numerosas ocasiones, que las estrategias de producción de este tipo de propágulos son muy diversas y que no es un atributo ancestral sino un carácter derivado. En contraparte, van Groenendael *et al.* (1996) sugieren que los rasgos clonales pueden no ser el resultado de un proceso de optimización frente a la selección continua, sino remanentes del pasado evolutivo de las plantas. Aún falta por investigar para poder apuntar hacia cualquiera de las posiciones de manera definitiva.

Los ramets presentan funciones reproductivas, de exploración y explotación de recursos en la mayoría de los casos. Estas funciones se deben básicamente a dos características morfológicas, la longevidad y la longitud de las conexiones entre partes clonales (van Groenendael *et al.*, 1996). Algunas estructuras de propagación vegetativa fungen también como órganos de resistencia y de

almacenamiento en las temporadas adversas (Vázquez-Yanez *et al.*, 1997). Se ha observado que el crecimiento clonal es más frecuente a partir del tallo que de las raíces (van Groenendael *et al.*, 1996). Otra forma extensa de propagación de las plantas es mediante el crecimiento de brotes en raíces que han sido dañadas, lo que hace entonces que los brotes se diferencien en un tejido calloso, que aunque no siempre produce una nueva planta independiente sí permite el desarrollo de nuevas estructuras (Vázquez- Yanez *et al.*, 1997).

La propagación vegetativa puede producirse por reiteración traumática, definida como la producción de un nuevo individuo inducido por estrés (como la producción de bulbilos en los magueyes por daño mecánico del escapo floral), o bien mediante la reiteración programada, como la producción de un nuevo individuo por un meristemo como parte normal de su desarrollo (Tiffney y Niklas, 1985; Mandujano, 2007). Estos tipos de producción de ramets pueden a su vez subdividirse en dos tipos de crecimiento, uno con conexión y otro sin conexión con la planta madre (Fig. 2). El crecimiento clonal en ambos casos se caracteriza porque la descendencia no tiene una conexión vascular y las estructuras pueden ser dispersadas más allá de la planta madre por vectores bióticos o abióticos o por medio de un tallo o de una raíz (Mandujano, 2007). La propagación clonal en los musgos ocurre cuando las condiciones microclimáticas cambian repentinamente u ocurre una lesión en el eje principal que induce al desarrollo de yemas latentes en tallos que aparentemente se encontraban muertos (During, 1990). Esto genera una producción de propágulos clonales y en ocasiones su consecuente fragmentación. En este caso hay una pequeña oportunidad de integración fisiológica entre ramets. La producción y el mantenimiento de estas conexiones es costoso en términos de recursos, lo que sugiere que la integración fisiológica les confiere beneficios adaptativos que compensan esos costos (During, 1990; de Kroon *et al.*, 1996). El crecimiento clonal agrega una dimensión extra a la competencia en las comunidades de plantas porque las plantas clonales no solo compiten por recursos vía la superposición y la competencia de y entre raíces, sino que compiten además por el espacio a través de la expansión clonal (Eckert, 1999).

Los ramets que componen un genet pueden estar fisiológicamente integrados y compartir recursos. Jónsdóttir y Watson (1997) definen el potencial fisiológico de integración en términos de tres variables: longevidad de los ramets, tiempo de generación de los ramets y longevidad de las conexiones físicas entre ramets. Estos autores sugieren que el mantenimiento de una larga red de ramets integrados es más común en plantas que habitan en lugares estables pero pobres en recursos. La división de las diferentes funciones en las plantas clonales requiere que los ramets compartan los recursos y que obtengan recursos que son abundantes cerca de ellos; ocasionalmente esto beneficiará al genet y al crecimiento poblacional de esa especie. De manera

que hay una interacción positiva entre el intercambio de recursos y la especialización entre ramets (Eckert, 1999).

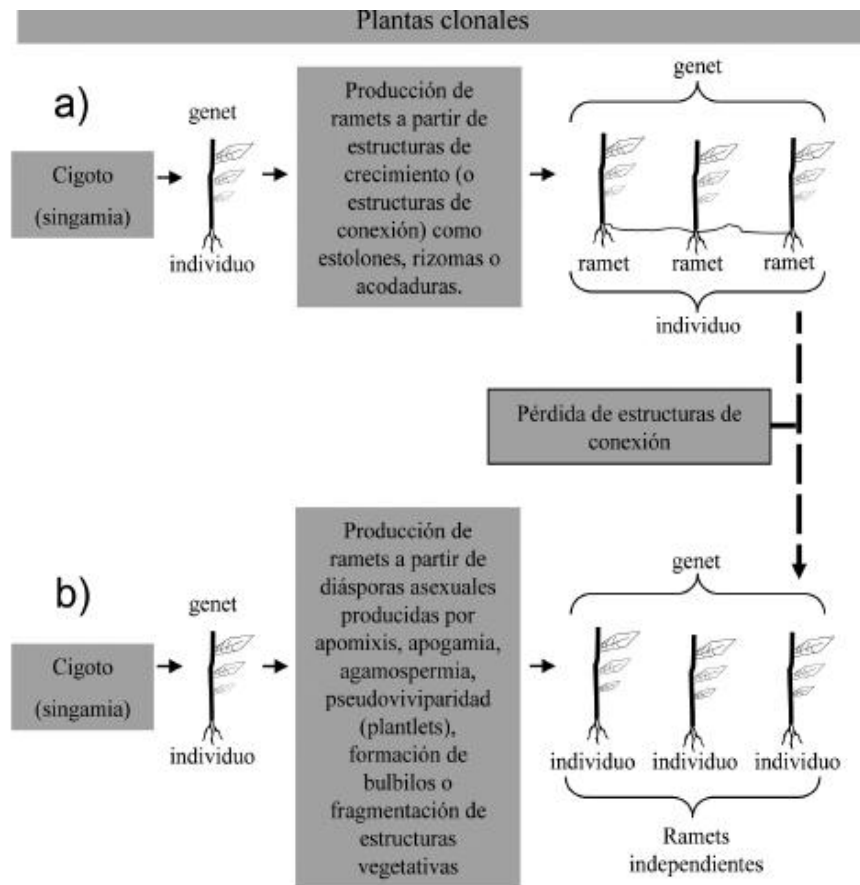


Figura 2. Formación de ramets en plantas clonales. a) crecimiento clonal ligado y b) crecimiento clonal no ligado (Tomado de Carrillo-Angeles y Mandujano, 2011).

El desarrollo de las plantas clonales puede ser entendido en términos de la demografía de los módulos (*i.e.* nacimientos, y muertes o supervivencia del conjunto de módulos que conforman a una planta, dormancia del meristemo; asignación de recursos al crecimiento contra la asignación a la reproducción). Las propiedades demográficas de los meristemas pueden influir en cómo los *genets* responden a la heterogeneidad ambiental, y la formación de módulos en diferentes direcciones ha sido equiparada a un verdadero proceso de forrajeo (Watson, 1984; Watson *et al.* 1997).

Caswell (1985) demostró que la expansión clonal a expensas de las plántulas provenientes de reproducción sexual, favorece la alta supervivencia genética y el aumento en el valor reproductivo. Por lo tanto, la población clonal se verá favorecida alternando ciclos de vida con propagación clonal y sexual con una larga longevidad de sus semillas (estrategias de latencia y

dispersión). Así se espera que las plantas clonales tengan bajas tasas de producción y germinación de semillas y que presenten una alternancia entre formas reproductivas, las cuales son generalmente interpretadas como una compensación de las bajas tasas de producción de semillas, y el crecimiento vegetativo de los ramets nuevos (Eriksson, 1997). Sin embargo aún es una pregunta abierta cuándo se presenta esa alternancia, y además cuándo es una compensación.

Eriksson (1997) hizo tres generalizaciones de los diferentes patrones de reclutamiento por semillas de plantas clonales: la primera es que existe una compensación entre la reproducción por semillas y la propagación clonal, como se mencionó en el párrafo anterior. La segunda es que hay variación interespecífica en el reclutamiento por semillas entre las plantas clonales y la última es que las poblaciones de plantas clonales generalmente son genéticamente variables. Esto implica que la reproducción sexual es una parte importante en las historias de vida de muchas especies clonales, aun cuando pueda pasar un tiempo relativamente largo sin que haya reclutamiento de nuevos genotipos en una población. Las especies con mayores atributos para la dispersión de semillas (p.ej. zoocoria, anemocoria, producción abundante de semillas, etc.) tienen en promedio menores tasas de reproducción vegetativa. Los patrones de reclutamiento de plántulas pueden estar involucrados en procesos de selección asociados con el tamaño de la semilla, se reconocen dos patrones: cuando sólo existe reclutamiento de plántulas al inicio del establecimiento de una población en un sitio, pero conforme pasa el tiempo sólo se reclutan ramets, se habla de un reclutamiento inicial de plántulas (ISR, *initial seedling recruitment*, para semillas pequeñas); y cuando existe reclutamiento de plántulas al mismo tiempo que de ramets se denomina un patrón de reclutamiento repetitivo de plántulas (RSR, *repeated seedling recruitment*, para semillas grandes).

1.4. Establecimiento y supervivencia

El establecimiento es una parte crítica en la vida de una planta. Hay varias definiciones de establecimiento, dos de las más importantes son: 1) el establecimiento de una planta se da cuando una planta es capaz de llevar a cabo todo su ciclo de vida en el lugar en el que fue introducida, y 2) el establecimiento se da cuando las plantas son capaces de desarrollar raíces profundas durante los primeros meses de crecimiento en el campo, lo que les permite llegar a capas más húmedas de suelo y mostrar tasas de supervivencia elevadas; de manera que ya no son removibles sin la aplicación de fuerza (Padilla y Pugnaire, 2007; Walte, 2010). Para la presente investigación se considerará como establecimiento la segunda definición.

Entre las plantas es común observar una gran plasticidad morfofisiológica como resultado de las diferentes presiones de selección. En el caso de las plantas de ambientes áridos han desarrollado mecanismos de resiliencia óptimos para enfrentar la variabilidad climática (Puigdefábregas y Pugnaire, 1999). Chapin (1991) y Chapin *et al.* (1993) mencionan que existe un Síndrome de Resistencia al Estrés (SRS), una estrategia adaptativa para enfrentar ambientes estresantes, formada por un conjunto de características comunes entre las que se encuentran bajas tasas de crecimiento, de absorción de nutrimentos y de recambio de tejidos, valores altos en la proporción raíz-vástago y altas concentraciones de metabolitos secundarios. Por su parte, Puigdefábregas y Pugnaire (1999) dividen dichas respuestas en dos grupos: las adaptaciones primarias y las secundarias. Entre las primeras se encuentran mecanismos fisiológicos como el metabolismo C4 y CAM, el transporte pasivo de agua conocido como “elevador hidráulico” y el cierre de estomas. Encontramos también adaptaciones morfológicas como la pubescencia, depresiones en la epidermis o el enrollamiento y postramiento de las hojas para evitar la irradiación. Se trata de adaptaciones que son a la escala del individuo. Por otro lado las adaptaciones secundarias tienen que ver con adaptaciones grupales como las estrategias de almacenamiento del agua del suelo. En estas estrategias se pueden identificar dos mecanismos de refuerzo: la formación de mosaicos vegetales o parches, también conocidos como “islas de recursos”, los cuales involucran una redistribución de recursos en el paisaje, y la facilitación entre las diferentes especies de plantas.

1.5. Efectos protectores

Las interacciones positivas están definidas como relaciones interespecíficas no tróficas que elevan el fitness promedio de otras especies (Callaway, 1995; Callaway y Pugnaire, 1999; Lohengrin y Badano, 2010). Las interacciones positivas pueden aumentar la diversidad de especies cuando la presencia de una especie modifica el ambiente reduciendo la frecuencia de algunos disturbios físicos o estrés. Esto permite que especies menos tolerantes a condiciones estresantes coexistan en un mismo sitio, siendo éste un ejemplo de unas de las maneras más reconocidas de interacciones positivas entre planta-planta: la facilitación mediante especies nodrizas, en la que una especie (la nodriza o facilitadora o protectora) provee protección a otras especies de plantas hacia el estrés y la herbivoría (Callaway, 2007).

La facilitación se debe a características particulares proporcionadas por las plantas facilitadoras como la habilidad de atraer humedad y nutrientes de las partes profundas del suelo.

Sin embargo la facilitación también puede ser causada por procesos no específicos de la planta facilitadora sino de efectos “capa” de una comunidad completa. Estos efectos pueden contribuir a determinar el papel de la diversidad en el funcionamiento del ecosistema (Mulder *et. al.*, 2001). Por ejemplo, en ambientes áridos se desarrollan frecuentemente comunidades herbáceas conspicuas bajo la copa de arbustos facilitadores. Si a este parche coexistente se le considera una comunidad entonces se entiende a la facilitación en términos de sucesión de comunidades que van construyendo nichos por las especies facilitadoras. Esta generación de nichos aumenta la diversidad de plantas y por lo tanto también la diversidad de consumidores y otros organismos que interactúan con las plantas como los hongos, lo que genera un mejor funcionamiento del ecosistema promoviendo la biodiversidad y la coexistencia (Puganire, 2010).

Otros autores (Patten, 1978; Callaway, Sala y Keane, 2000) han calculado la facilitación con base en la biomasa, productividad (Kg^{-1} , ha^{-1} , día^{-1}) y eficiencia de la producción (energía química almacenada en función de la energía solar recibida) de la comunidad facilitada y encontraron que bajo una planta facilitadora los valores de dichos parámetros son mayores que en sitios abiertos, lo que se explica como que existe mayor rotación de especies y reclutamiento bajo sitios protegidos.

Dado que el nodricismo es un tipo particular de facilitación, los factores que lo determinan son en principio los mismos que los de la facilitación: la protección contra la radiación solar, las temperaturas extremas y la disminución de la depredación y la evaporación de la humedad del suelo en etapas tempranas críticas para el desarrollo de otras plantas (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). De esta forma, el nodricismo es el reclutamiento y establecimiento no azaroso de los individuos de una especie bajo la copa de plantas de otras especies, generalmente perennes, en una comunidad (Cody, 1993).

De manera que entendemos a la facilitación como un proceso que puede darse a través de plantas que pueden nombrarse como nodrizas, facilitadoras o protectoras. Existe una gran incertidumbre en cuanto al umbral a partir del cual se debe denominar a la planta en alguna de las tres maneras, sin embargo por lo discutido en los párrafos anteriores, en el presente trabajo las consideramos como sinónimas y dado el elevado número de citas refiriéndolas como plantas nodrizas optamos por denominarlas así de aquí en adelante.

A través del tiempo, cuando la planta facilitada ya se ha establecido, se pueden generar dos efectos: un efecto negativo en el que la planta nodriza o la planta protegida terminan por ser desplazadas competitivamente entre ellas (Connell y Slatyer, 1977, Franco y Nobel, 1989); y un efecto positivo en el que las dos especies entren en un mutualismo facultativo que les permita la coexistencia (Valiente-Banuet y Verdú, 2007). Estos dos modelos corresponden a dos procesos

por los que puede realizarse el ensamblaje de comunidades: la facilitación y la competencia (Fig. 3). En el caso de la facilitación, las nodrizas favorecen el establecimiento de especies lejanamente relacionadas y generan un patrón de agrupamiento por asociación. En el caso de la competencia hay una exclusión de especies cercanamente relacionadas, lo que produce un patrón espacial de tablero (Webb *et. al.*, 2002, Valiente-Banuet *et.al.*, 2006, Valiente-Banuet y Verdú, 2007).

Plantas con la habilidad de actuar como nodrizas pueden ser usadas en la restauración de ecosistemas, ahorrando tiempo y esfuerzos considerables (Pugnaire, 2010). La facilitación es una interacción considerada desde hace tiempo en las actividades de silvicultura y gestión forestal (Oliver y Larson, 1996), y en algunos casos se le reconoce como una condición sin la cual el establecimiento de especies perennes de interés ecológico no es posible. Sin embargo, a pesar del reconocimiento de la importancia de la facilitación en el funcionamiento del ecosistema y del papel que puede jugar en la restauración de ecosistemas degradados (Bradshaw, 1983; Pickett *et al.*, 2001), hasta la fecha pocos estudios han llevado a cabo experimentos que evalúen en condiciones reales el posible papel de las interacciones positivas en la reintroducción de especies de interés, en especial en zonas semiáridas degradadas.

Bonfil *et al.* (2003) realizaron una evaluación del efecto de plantas nodrizas en el establecimiento de plántulas de *Q. rugosa* en ambientes perturbados del PECM. Encontraron que la presencia de una planta nodriza aumenta el éxito en el establecimiento de plántulas de un año, sin embargo la dependencia hacia la nodriza disminuye con la edad y no afecta significativamente la supervivencia de las plantas de dos años.

Los ambientes en los que la facilitación es un proceso clave (e.g. sistemas áridos) son particularmente sensibles a las acciones antropogénicas que se realicen para cambiar un ecosistema, lo que incluye el cambio climático, el cambio de uso de suelo y especies introducidas. Por lo tanto para el manejo apropiado y la conservación de estos ecosistemas, es vital entender la importancia de la facilitación en la regulación de su biodiversidad (Lohengrin y Badano, 2010).

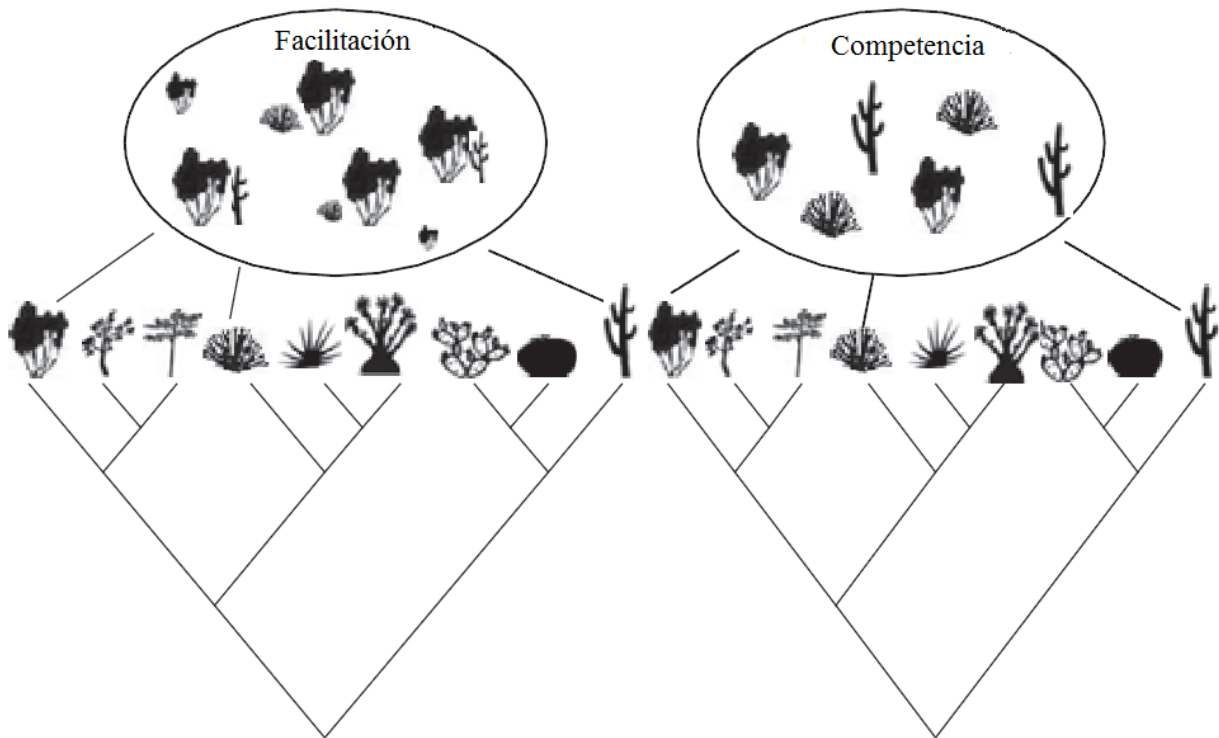


Figura 3. Procesos por los que puede realizarse el ensamblaje de comunidades.
(Tomado de Valiente-Banuet y Verdú , 2007).

1.6. Restauración ecológica: el papel de la facilitación y la clonalidad

La definición presentada por la Sociedad para la Restauración Ecológica (SER, por sus siglas en inglés) considera que la restauración ecológica es una actividad intencional que inicia o acelera la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido con respecto a su salud, integridad y sustentabilidad (Temperton y Hobbs, 2004; Andel y Aronson, 2006).

Los trabajos sobre la sucesión ecológica, discutidos en el apartado 1.2, tienen una gran relevancia para la restauración ecológica, porque se relacionan con un objetivo fundamental de la restauración, el reestablecer comunidades que tiendan a autorrepararse y regresar al estado en que estaban antes del disturbio. Un ecosistema tiene cierta resistencia, que es la tolerancia a los disturbios o pequeños cambios en las condiciones ambientales sin que se produzcan cambios importantes. Por otro lado, la velocidad con la que encuentren la estabilidad de antes del disturbio, es decir, su capacidad de regresar a un estadio previo a éste, se conoce como resiliencia (Gordon *et al.*, 2008).

Es importante identificar las redes tróficas presentes en un ecosistema para evaluar las interacciones que ocurren en el mismo. Hay especies que no pueden ser reemplazadas por no tener equivalentes funcionales en la comunidad. Dichas especies son conocidas como especies clave, ingenieros ecológicos, conductores de ecosistemas y especies nexo. La identificación de dichas especies irremplazables es una importante tarea para la restauración ecológica (Power *et al.*, 1996).

Otro rubro importante a considerar en la restauración, es la utilización de los disturbios como una fuerza positiva que ayude a formar y mantener la estructura de las comunidades y los ecosistemas, su desarrollo y mantenimiento de la biodiversidad (Pickett y White, 1985; Temperton y Hobbs, 2004). Incluso se ha llegado a pensar que algunos tipos de disturbio aceleran la sucesión (y en consecuencia, la restauración), ya que permiten rebasar estadios serales estables en los cuales la comunidad parece estar atrapada (Temperton y Zirr, 2004).

Por otro lado, la propagación clonal puede aplicarse en trabajos de restauración ecológica, dado que en general los ramets registran un índice de establecimiento mucho mayor que las semillas y plántulas introducidas (Bonfil *et al.*, 1997; Batis-Muñoz *et al.*, 1999).

1.7. Antecedentes. Trabajos previos en la zona

A raíz de la declaración del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) como una ANP en 1989, se han venido realizando numerosos estudios sobre el establecimiento de especies colonizadoras y dominantes en el matorral perturbado, así como de su demografía y de los patrones de germinación de sus semillas, entre otros. Aquí se mencionarán sólo los trabajos con especial importancia para la presente investigación.

Ruiz-Amaro (1996) y Mendoza-Hernández *et al.* (2013) dedujeron un papel facilitador de la microsucesión en ambientes perturbados de las especies *Buddleia cordata* y *Sedum oxypetalum*. Ruiz-Amaro (1996) concluyó que la influencia facilitadora de *B. cordata* no es tan evidente en la zona, ya que bajo su copa se establecen especies de amplia distribución en la zona o especies ruderales (*i.e.* que aparecen en hábitats muy alterados por la acción humana, que tienen altas tasas de crecimiento y son buenas colonizadoras pero que no permanecen por tiempos prolongados, por ejemplo algunas gramíneas y leguminosas), pero no de especies perennes. Sin embargo, ambos trabajos coinciden en que bajo la copa de *S. oxypetalum* se presenta una densidad y riqueza de especies significativamente alta comparada con la de otras especies y sitios abiertos. *S. oxypetalum* presentó tanto individuos de su misma especie como de otras especies perennes características de estadios serales avanzados. Estos estudios indican que *S. oxypetalum* es una

especie potencialmente facilitadora con importantes implicaciones en las zonas perturbadas del PECM, por lo que debe ser considerada para la regeneración de los matorrales de la zona.

Mendoza-Hernández y Orozco-Segovia (*en prep.*), en un estudio sobre comunidades sintéticas establecidas en el matorral perturbado del PECM, mencionan que la sombra proyectada por cualquier individuo es mayor en las direcciones noroeste y noreste, lo que corresponde a la sombra de diciembre a mayo (época seca), y que genera micrositios favorables para el establecimiento de nuevas especies. Observaron también que hay un establecimiento preferencial de *Quercus rugosa* en las zonas con mayor sombra, sin embargo para el caso de *Sedum oxypetalum* no observaron una orientación clara en el establecimiento a partir de semillas.

Martínez-Villegas *et al.* (2012) evaluaron la germinación de semillas de *S. oxypetalum* tanto en condiciones de laboratorio como en ambientes del PECM con diferente nivel de disturbio. Encontraron que la estacionalidad tiene una gran influencia sobre el proceso de germinación en campo y sugieren que las semillas que germinan en época de lluvias tienen mayor posibilidad de sobrevivir. Estos autores identificaron una serie de características de las semillas de *S. oxypetalum* que permiten su germinación en campo: presentan latencia al momento de su liberación, son fotoblásticas estrictas, los mayores porcentajes de germinación se presentan bajo condiciones de temperatura fluctuante y con un periodo previo de latencia, y son capaces de incorporarse al suelo y formar un banco de semillas persistente. Sin embargo, la respuesta germinativa en general es bastante baja (<5%). Las tasas finitas de crecimiento poblacional más altas se encontraron en sitios conservados, definidos como aquellos con una comunidad cerrada ya dominada por *S. oxypetalum*, con encinos, *Opuntias* y *Agaves* aislados (Martínez-Romero, 1997). Por lo tanto se puede considerar a *S. oxypetalum* como una colonizadora de ambientes xerófilos con una vegetación previamente establecida más que una pionera, pues no se establecen plántulas ni propágulos vegetativos en las zonas más perturbadas con comunidades abiertas (Walte-Vega, 2010; Martínez-Villegas *et al.*, 2012). Aparentemente las semillas forman un banco que constituye una manera en la que la especie permanece latente hasta que se presentan las condiciones necesarias para que germine y actúe en la regeneración natural de las zonas conservadas del parque.

Martínez-Villegas *et al.* (2012) proponen que el reclutamiento de individuos de *S. oxypetalum* a partir de propágulos sexuales es muy bajo, por los altos porcentajes de semillas inviábiles y por el bajo porcentaje de germinación causado probablemente por una latencia profunda en las semillas. Por esas razones se recomienda que las acciones de restauración ecológica que incluyan a *S. oxypetalum* se hagan utilizando fragmentos vegetativos (ramets) debido a que sucede de forma natural en el proceso de expansión de esta especie en su habitat, y también

a que es relativamente sencillo (Walte-Vega, 2010; Mendoza-Hernández, com. pers.). Dicho método podría disminuir la variabilidad genética de la población, sin embargo permitiría que los genets de éxito ya probado se establezcan y favorezcan la sucesión en el sitio. También es importante considerar que cada ramet producirá muchas semillas, por lo que la pérdida de variación genética no está necesariamente implícita en la expansión clonal de una población.

Walte-Vega (2010) estudió los patrones de establecimiento de los propágulos vegetativos (estacas) de *S. oxypetalum*, considerando como factores experimentales el grado de perturbación del sitio y la temporada del año en que se colocaron los propágulos. Como factores biológicos, consideró el diámetro de los propágulos (delgado, mediano y grueso) y su posición al ser colocadas en condiciones naturales (erecta o postrada) para explicar los patrones de formación y crecimiento de brotes foliares y raíces, y el establecimiento de los propágulos. Encontró que existe una relación positiva entre el grosor de los fragmentos de las partes aéreas y el de raíces de una planta en todos sus estadios de vida, así como con la producción de brotes, hojas y raíces. De esta manera la producción de raíces está correlacionada con la presencia y cantidad de brotes foliares producidos. Además concluyó que *S. oxypetalum* tiende a ocupar sustratos con condiciones irregulares lo que se sugiere que el establecimiento de ramets puede tratarse como una estrategia de exploración y ocupación de un genotipo que ya resultó exitoso en un sitio particular (Walte-Vega, 2010).

Walte-Vega (2010) concluyó que la temporada en la que son colocadas las estacas influye de manera importante en la producción de brotes, hojas y raíces. La temporada de lluvias y la zona mejor conservada favorecen una mayor producción de raíces y un mejor establecimiento de las estacas, siendo las de mayor diámetro y en posición erecta las que mejores resultados arrojaron. De acuerdo a esta autora, las estacas tienen mayor posibilidad de establecerse de forma definitiva a través de la producción de raíces adventicias mientras más conservada se encuentra la zona y mientras mayor es su grosor.

Las estacas tienen una tasa de supervivencia alta (62.92%) y el tiempo que tardan en perder los meristemas es prolongado, por lo que esta especie debe considerarse para los programas de restauración ecológica del PECM (Walte-Vega, 2010).

Desde 1991 se han venido realizando investigaciones en el Parque (Soberón *et. al.*, 1991; Cabrera, 1995; Ruíz-Amaro, 1996; Martínez-Romero, E., 1997; Martínez-Romero M., 1997; Bonfil *et. al.*, 1997; Cabrera *et. al.*, 1998; Bonfil y Soberón, 1999; Bonfil, Rodríguez y Peña, 2003; Walte-Vega, 2010; González-Hidalgo *et. al.* 2001; Rodríguez, 2003; Martínez-Villegas, 2012; Mendoza-Hernández *et. al.*, 2013) con el propósito de proveer los elementos descriptivos principales que sirvan para el entendimiento de los procesos sucesionales en la zona, así como

proporcionar bases para sugerir las acciones más inmediatas a seguir en el manejo del PECM. En este sentido el presente trabajo pretende contribuir al conocimiento de estos procesos sucesionales, particularmente enfocados en entender el establecimiento clonal de ramets de *S. oxypetalum*, una planta que como hemos referido es potencial facilitadora de especies perenes en el área y que podría contribuir a la restauración de las zonas perturbadas del pedregal en el Ajusco Medio, Distrito Federal.

II. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general

Evaluar a las especies *Buddleia cordata* y *Opuntia* spp. como posibles plantas nodrizas, así como el efecto de la época de colocación y el establecimientos de ramets de *S. oxypetalum*, en zonas perturbadas del Parque Ecológico de la Ciudad de México.

2.2. Objetivos particulares

- 1.- Comparar la producción de brotes, hojas, raíces y el establecimiento de estacas de *S. oxypetalum* colocadas bajo *Buddleia cordata* y *Opuntia* spp.
- 2.- Comparar el efecto de la época de colocación en el establecimiento, la producción de hojas y de raíces adventicias de estacas de *S. oxypetalum*.
- 3.- Evaluar el efecto de la orientación de colocación sobre el establecimiento de las estacas, la producción de hojas y de raíces adventicias.
- 4.- Evaluar y correlacionar el efecto de los factores físicos (luz, temperatura, humedad) y la cobertura sobre el establecimiento de las estacas, la producción de hojas y de raíces adventicias.
- 5.- Evaluar el efecto de la época de colocación y la planta nodriza sobre la presencia de diferentes estadios de las estructuras foliares (brote, juvenil, maduro, senil).
- 6.- Hacer recomendaciones sobre el establecimiento de *S. oxypetalum* en zonas perturbadas del Ajusco Medio con base en los resultados obtenidos.

III. HIPÓTESIS

1.- Con base en los trabajos citados en la introducción respecto al papel protector de las plantas nodrizas, se espera que la producción de brotes, hojas, raíces adventicias y el establecimiento sea mayor en las estacas colocadas bajo el dosel de *Buddleia cordata* y *Opuntia* spp.

2.- De acuerdo a lo observado por Mendoza-Hernández y Orozco-Segovia (en prep.), la sombra proyectada por cualquier individuo en el PECM es mayor en las direcciones noroeste y noreste, lo que genera micrositos favorables para el establecimiento de nuevas especies. *Quercus rugosa* presenta un establecimiento preferencial en las zonas con mayor sombra, por lo que en el presente trabajo esperamos que las estacas colocadas el norte, este y oeste tengan valores mayores en la producción de brotes, hojas, raíces adventicias y la presencia de establecimiento.

3.- Debido a la abundancia hídrica y a que las plantas nodrizas pueden presentar valores más altos de cobertura durante la época de lluvias, se espera que los valores del establecimiento y de la producción de tejido foliar y radicular de las estacas de *S. oxypetalum* sean mayores en las estacas colocadas en la temporada de lluvias.

4.- Si existe un intervalo de valores óptimos de temperatura, humedad y luz que favorece el establecimiento y el crecimiento de estacas de *S. oxypetalum*, entonces esperamos que en presencia de dichos valores físicos la producción de brotes, hojas, raíces adventicias y la presencia de establecimiento sea mayor.

5.- Debido a lo que se ha reportado sobre las fluctuaciones de temperatura en sitios abiertos y bajo plantas nodrizas (Franco y Nobel, 1989, Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), esperamos que los valores de las variables físicas (temperatura, humedad, PAR) y de cobertura sean significativamente diferentes entre las dos plantas nodrizas y entre éstas y los ambientes expuestos, señalando que hay condiciones menos agresivas bajo el dosel de dichas plantas.

IV. MÉTODOS

4.1. Sitio de estudio

El trabajo se realizó en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM), en el pie de monte del volcán Ajusco, situado en el Km 6 de la carretera Picacho-Ajusco al sur de la Ciudad de México. Se encuentra entre los 19° 14' y 19° 18' N y entre los 99° 10' y 99° 15' W, con una altitud de 2,500 a 2,800 msnm. Su temperatura media anual es de 15°C y más del 80% de la precipitación media anual, que es de 1000 mm, cae de mayo a octubre (Fig. 4; CORENA, 2010, CONAGUA, 2012). El PECM está conformado por tres polígonos que suman una superficie de 721.61 ha (Fig. 6). Dicho lugar fue expropiado y declarado Área Natural Protegida (ANP) bajo la categoría de Zona Sujeta a Conservación Ecológica el 3 de julio de 1989 por Decreto Presidencial, publicado en la Gaceta Oficial del Distrito Federal (CORENA, 2010). El área fue declarada ANP por su importancia para la recarga de los acuíferos de la zona surponiente del D.F. que en su conjunto aportan el 33% del agua que abastece a la Ciudad de México (PAOT, 2003) y de la cual se estima que aproximadamente el 25% de la recarga de los mantos acuíferos procede de la zona del Parque. El Parque es parte del llamado Suelo de Conservación del D.F., establecido en la Ley Ambiental aprobada por la Asamblea Legislativa del Distrito Federal el 23 de diciembre de 1999 y publicada en la Gaceta Oficial del Distrito Federal el 13 de enero de 2000 (PGOEDF, 2000). En el Distrito Federal hay un total de 17 áreas naturales protegidas, ocho de las cuales son administradas por la Secretaría del Medio Ambiente del Distrito Federal, y el PECM es una de éstas.

El PECM pertenece a la provincia fisiográfica del Eje Neovolcánico transversal. Como resultado de la erupción del volcán Xitle, hace alrededor de 2,000 años, parte del área del Parque fue cubierta por lava dando como resultado parches de lava de roca basáltica dispersos dentro de una matriz de suelo más antiguo bien desarrollado. Los suelos bien desarrollados son cambisoles eútricos (ricos en Ca, Mg, K y N), con una profundidad de 130 cm, ligeramente ácidos (pH=6) y con 10% de materia orgánica, mientras que el suelo de reciente formación en los sustratos basálticos tiene 12% de materia orgánica y un pH de 5. La principal diferencia entre ambos sustratos es su estructura. El suelo forestal tiene tres horizontes bien desarrollados, mientras que el resto del área tiene una capa muy delgada (< 5cm) de suelo directamente sobre la roca madre (basáltica) (Bonfil y Soberón, 1999). La diversidad de sustratos físicos y los distintos niveles de perturbación ya se natural y antropogénica han creado un mosaico de estados sucesionales en los

que es posible reconocer diferentes parches de vegetación, tales como matorral xerófilo, bosques de encino, pino-encino y pino.

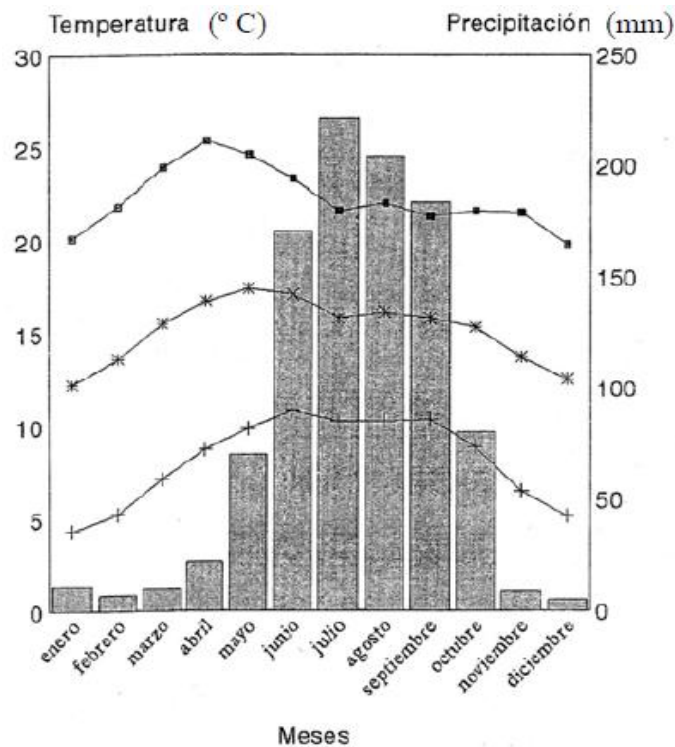


Figura 4. Climograma de la zona aledaña al PECM “Desviación Alta al Pedregal” (2600 m; 19° 17’ N, 99° 15’ W). Tomado de Álvarez, 1992.

(■= temperatura máxima, *=temperatura media, += temperatura mínima; barras= precipitación mensual)

Desde el 2008, de acuerdo con los datos de la estación meteorológica automatizada “Ecoguardas” ha habido un incremento gradual en la temperatura. Según la temperatura promedio (Fig. 5B) el año más caluroso fue 2010 seguido por el 2011. Este último año presentó las temperaturas máximas durante estos 5 años, alcanzando hasta 31°C en el mes de mayo (Fig. 5A).

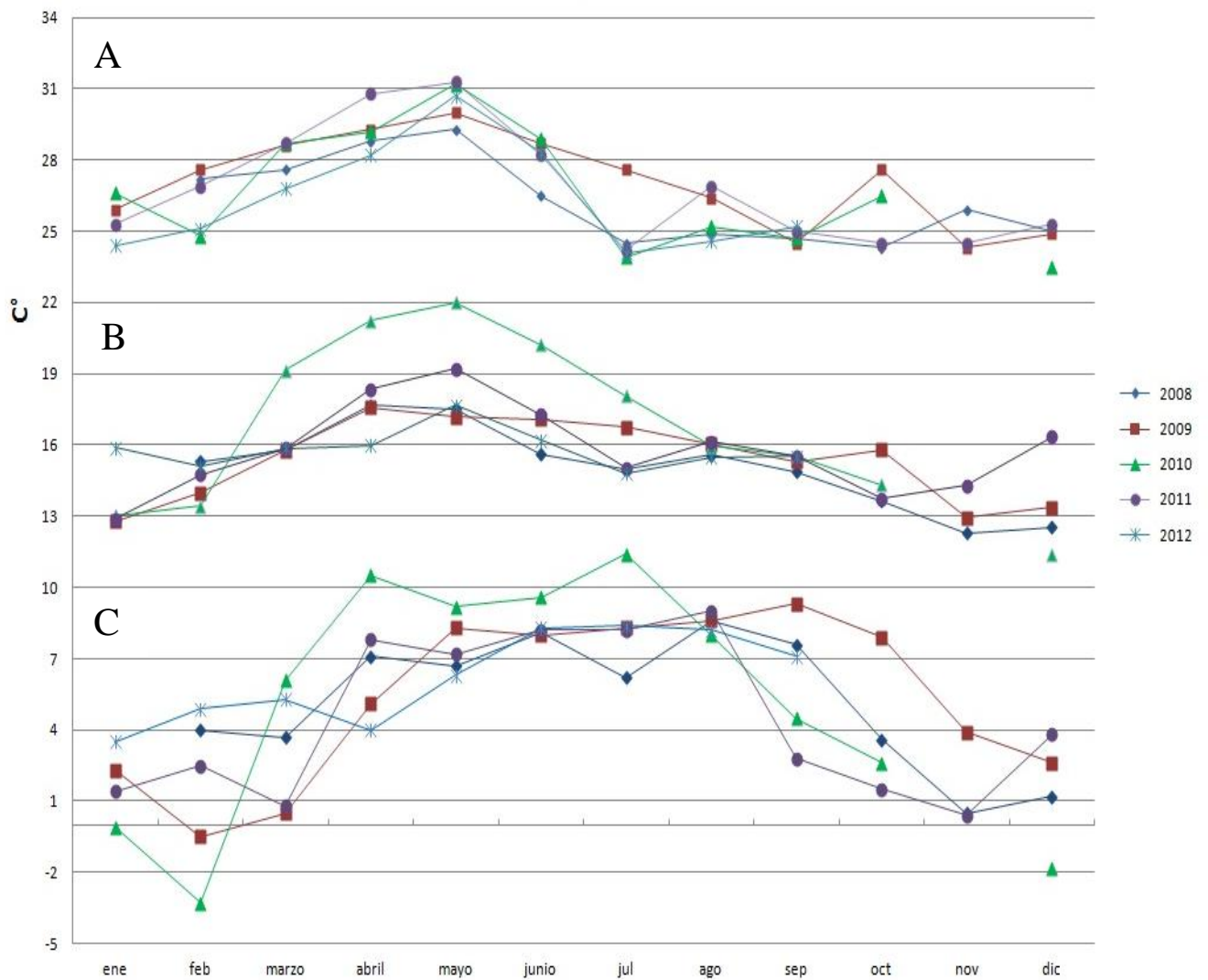


Figura 5. Temperatura máxima (A), promedio (B) y mínima (C) desde el 2008 hasta el 2012. Datos obtenidos de la estación meteorológica automatizada “Ecoguardas” (CONAGUA).

Se reconocen dos tipos de matorral en la zona (Bonfil *et al.*, 1997):

Matorral conservado, dominado por el arbusto perenne *S. oxypetalum* así como por *Agave inaequidens*, *Opuntia tomentosa* y *Pittocaulon praecox*, además se observan especies características de comunidades templadas como encinos aislados, así como especies herbáceas y arbustivas. Las zonas boscosas conservadas están dominadas por bosque de *Quercus-Pinus* constituido por la mezcla de *Quercus crassipies*, *Q. rugosa*, *Q. laurina* y *Pinus teocote*. (Bonfil, *et al.*, 1997; Bonfil y Soberón, 1999; CORENA, 2010).

Matorral perturbado, que surgió como consecuencia de los asentamientos humanos establecidos en la zona, dominado por *B. cordata*. En el matorral del PECM predominan *B. cordata* (tepozán), *Buddleia parviflora* (tepozancillo), *Dodoneae viscosa* (chapuixtle), *Pittocaulon praecox* (palo loco), *S. oxypetalum* (siempre viva) y una planta leñosa endémica del sur del Distrito Federal, la *Furcraea bedinghausii*, que está en peligro de extinción (NOM-059-ECOL-2001).

La fauna en el Parque también es muy diversa. Entre los anfibios y reptiles se encuentran las especies *Pseudoeurycea belli* (salamandra), *Sceloporus torquatus* (lagartija) y *Crotalus molossus* (víbora de cascabel). En cuanto a la avifauna, Cabrera (1995) determinó una riqueza de 192 especies, de las cuales el 78% de las especies son residentes, 21% son migratorias invernantes y el resto son especies transientes y residentes de verano. Como ejemplo de las aves del Parque se mencionan a *Hylocharis leucotis* (zafiro oreja blanca), *Picoides villosus* (carpintero vellosomayor), *Contopus pertinax* (pibí tengofrío), *Pheucticus melanocephalus* (picogordo tigrillo) y *Cyrtonyx montezumae* (codorniz arlequín mexicana), que es una especie amenazada. Entre los mamíferos se ha reportado a *Didelphis virginiana* (tlacuache), *Bassariscus astutus* (cacomixtle), *Peromyscus maniculatus* (ratón), *Sylvilagus floridanus* (conejo castellano) y algunos otros como ardillas, tuzas y zorrillos, sin embargo aún se desconoce la diversidad que presentan algunos grupos como los murciélagos y los ratones (Bonfil, *et al.*, 1997; CORENA, 2010).

La perturbación inicial de la zona producida por el derrame de lava, como hemos dicho, generó zonas en las que se ha formado un matorral xerófilo que se encuentra en un estado de sucesión primaria con la consecuente formación de suelo. Durante 1987-1988 la zona sufrió graves disturbios debido a la remoción y fragmentación intensiva del sustrato y la vegetación para la construcción de un desarrollo inmobiliario de clase alta, y de un asentamiento irregular de precaristas obras que fueron suspendidas al decretarse el PECM. Como resultado de estos disturbios, el matorral de esas zonas está dominado por *B. cordata*, *B. parviflora* y *Dodonea viscosa*, especies secundarias comunes en la zona (Bonfil *et al.*, 1997).

Para el presente estudio, se escogieron tres zonas perturbadas que se encuentran en las cercanías de una casa que aunque no está formalmente habitada, está ocupada por unos vigilantes y en ella se realizan actividades sociales fuera de la normatividad del parque (*i.e.* fiestas masivas, rituales religiosos). Sus suelos se encuentran cubiertos de restos de rocas trituradas e inestables. Predomina un paisaje muy abierto, dominado por especies herbáceas y matorral xerófilo perturbado con un comportamiento estacional.

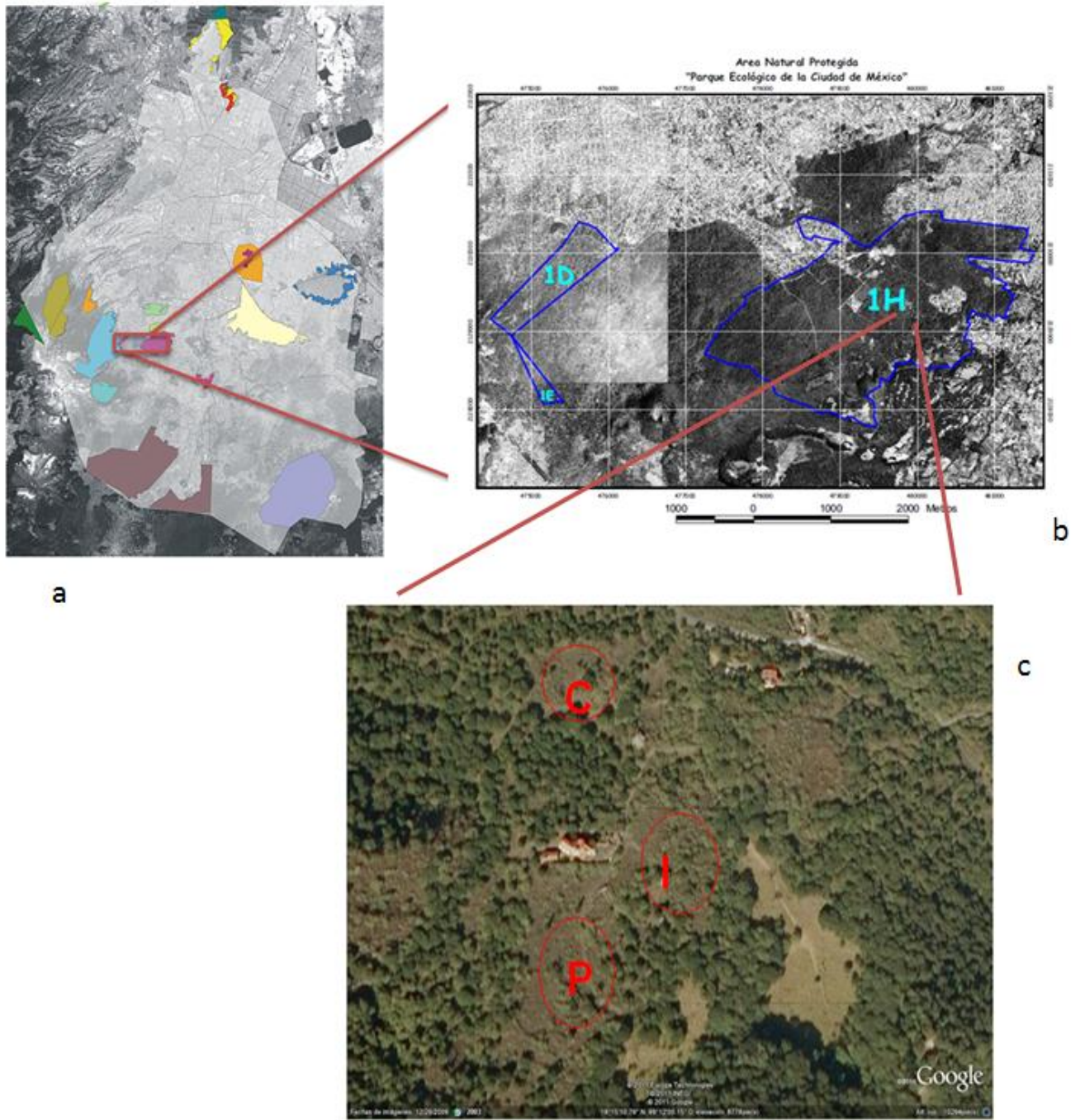


Figura 6. Áreas naturales protegidas del Distrito Federal (a), polígonos del PECM (b) e imagen satelital de las zonas de trabajo P, I C (c) Fuente: Schteingart, 1987; CORENA, 2010; Google Earth, 2011.

4.2. Especie de estudio: *Sedum oxypetalum* H.B.K.

4.2.1. Morfología y dispersión

Conocido también como siempreviva, es un arbusto fanerófito perteneciente al orden de los saxifragales y a la familia Crassulaceae (Raunkiaer, 1934; Rzedowski, 1988). Rzedowski (2001) la describe como un arbusto de porte erecto de 50 cm a 1 m de alto, su tallo puede ser de hasta 10 cm de diámetro, está ramificado y la corteza presenta una cubierta de papel (Fig.7A). Sus hojas son pequeñas, alternas de forma oval y finamente tomentosas (Fig.7B). Presenta inflorescencias en cimas terminales con pocas a muchas flores, ligeramente perfumadas, generalmente pentámeras, sépalos desiguales, lanceolados o triangulares, de 2 a 4.5 mm de largo. Los pétalos, van de rojizos a blanquecinos y las anteras son rojas. El fruto es un folículo con semillas de color café y de forma oblonga. La polinización es realizada por abejas (Fig.7C; melitofilia) y su periodo de floración va de junio a agosto. Su fructificación es de agosto a octubre, la dispersión de sus semillas es por viento (anemócora) (Martínez-Romero, M. 1997). La caída de las hojas y puntas de las ramas junto con la dehiscencia de los frutos es de noviembre a marzo (Martínez-Romero, E. 1997). Estas características, aunadas a la presencia de succulencia y metabolismo MAC (Metabolismo Ácido de las Crasuláceas) le permite sobrevivir en ambientes áridos.

Aunque produce gran cantidad de pequeñas semillas, la tasa de germinación es muy baja (<5%) (Martínez-Villegas *et al.*, 2012); sin embargo la formación de ramets (individuos fisiológicamente independientes) parece ser un evento frecuente en el ciclo de vida de *S. oxypetalum*. Las ramas se fragmentan cuando hay daño mecánico y caen en sitios cercanos al individuo que las formó, y después pueden alejarse por rodamiento o arrastre. Además, los arbustos grandes frecuentemente se desgajan desde la base y las ramas quedan en contacto con el sustrato (obs. pers.). Las ramas fragmentadas son capaces de producir raíces adventicias (Clausen, 1959; Esau, 1977), preferentemente en época de lluvias, lo que permite su establecimiento incluso sobre troncos de encinos y en restos de las bardas de piedra que se construyeron. El hecho de que sus ramas formen fácilmente raíces adventicias ha sido aprovechado para reintroducir a esta especie en los sitios más perturbados, mediante la introducción de esquejes, los cuales registran un alto índice de establecimiento (Bonfil *et al.*, 1997; Martínez-Villegas, 2009). Esta práctica es también muy utilizada con fines de horticultura, en donde para su propagación se recomienda utilizar estacas de diámetro ancho, colocadas en primavera, sobre sustrato arenoso-rocoso y en posición erecta (Stephenson, 1994). En estas mismas prácticas se menciona que con dicha técnica de propagación, una planta de *Sedum* tendrá raíces formadas en seis semanas. Lo que no se

recomienda es utilizar *peatmoss*, composta basada en musgos, ya que a pesar de que sí crecería ahí, también crecerían todos sus enemigos naturales como hongos, algas, áfidos, entre otras plagas de las plántulas y estacas jóvenes de *Sedum* (Stephenson, 1994).



Figura 7. Diferentes estructuras de *Sedum oxypetalum*. Individuo completo (A). Estaca con hojas (B). Flor siendo polinizada (C).

4.2.2. Distribución y condiciones físicas en las que se desarrolla

Las especies de *Sedum* se restringen al hemisferio Norte y se les relaciona con lugares rocosos y arenosos, establecidas en suelos con capas muy delgadas y bien drenadas. Hay tres áreas particularmente ricas en especies de *Sedum*: el mar mediterráneo y sus islas aledañas, los montes Himalaya y México. Clausen (1959) y Rzedowski (2001) señalan que *Sedum oxypetalum* es una especie endémica del Eje Neovolcánico Transversal, cuya distribución abarca desde la Sierra Nevada hasta la Región Volcánica de Michoacán, reportándose en la mitad del sur del Valle de México: de Tlalnepantla y Texcoco a Tlalpan, Milpa Alta y Amecameca, en altitudes de 2, 300 a 3, 200 msnm en laderas y lugares rocosos en matorrales y en bosques de encino y de coníferas.

Las especies de *Sedum* de altitudes elevadas (por ejemplo *S. oxypetalum* y *S. frutescens*), cuando son cultivadas son especialmente sensibles al calor y a los rayos directos del sol. En condiciones contrarias, es decir de congelamiento, pueden soportar hasta -12°C, congeladas pero sin presentar muerte tisular. La mayor parte de las especies de *Sedum* pueden sobrevivir sin agua hasta por un mes y en sitios donde las temperaturas son constantemente menores de 10°C pueden soportar incluso varios meses sin agua. El exceso de agua durante los meses de lluvia también puede ser un factor adverso para su crecimiento (Stephenson, 1994).

4.2.3. Estudios ecológicos en el género *Sedum*

En el PECM *S. oxypetalum* es considerado como una especie colonizadora muy importante para la sucesión del sitio (Soberón et al, 1991; Bonfil *et al.*, 1997; Cano-Santana y Meave., 1996; Cano-Santana *et al.*, 2006; Martínez-Villegas, 2009), ya que tiene especial importancia en la modificación de las características limitantes de los sitios perturbados. Además es considerada una especie protectora y organizadora en el Ajusco Medio ya que su dosel cerrado crea micrositios benignos en los que se establecen especies perennes características de estadios serales avanzados en el matorral conservado (Soberón *et al.*, 1991; Ruiz-Amaro, 1996; Cano Santana y Meave, 1996, Cano Santana *et al.*, 2006, Mendoza-Hernández *et. al.*, 2013).

De acuerdo con González-Hidalgo *et.al.* (2001) en su estudio sobre la vegetación del PECM, el matorral de *Sedum* se presenta en apenas el 3.10% de la superficie del Parque y representa un estadio sucesional secundario que es relativamente joven (no mayor a 30 años) y que ha avanzado a expensas de las zonas perturbadas de *Quercus*. Sin embargo, aun cuando el matorral xerófilo primario, representado por *Pittocaulon praecox* y *Agave salmiana*, ocupa el 41.6% del área del Parque, estas especies no parecen ser tan buenas facilitadoras como lo es *S. oxypetalum* (Mendoza-Hernández, 2013) ya que de ser el caso que el matorral de *Sedum* es tan joven, se remarcaría entonces su potencial colonizador y por lo tanto su importancia en la regeneración de los matorrales de la zona.

4.3. Plantas nodrizas

Se seleccionaron dos plantas nodrizas: *Buddleia cordata* y *Opuntia* spp. Estas plantas fueron elegidas debido a su uniformidad en cuanto a tamaño y abundancia en las zonas perturbadas del PECM.

4.3.1. *Buddleia cordata*

Comúnmente conocida como tepozán, es una especie fanerofita, arbórea, perenne del orden de los Gentianales y de la familia Loganiaceae, con una amplia distribución en el Valle de México como elemento de la vegetación secundaria de bosques de pino-encino, encino, zacatonales, matorrales xerófilos y áreas urbanas localizadas a una altitud entre 2,200 y 3,000 msnm (Mendoza-Hernández, 2003; Castillo *et al.* 2004).

Vargas (1985) describe al tepozán como un árbol o arbusto de 1 a 20 m de alto, dioico; con tallos tetragonales y densamente tomentoso-estrellado en las zonas más jóvenes; hojas con líneas estipulares o en ocasiones con estípulas foliosas, venación muy prominente en el envés, textura algo coriácea, pubescencia de pelos aserrados, muy densa en el envés, de color blanco brillante, caduca con el tiempo; inflorescencia formada por grandes panículas terminales de 14 a 25 cm de largo ramificadas por 2 a 4 veces, flores blancas o amarillentas acampanuladas, con numerosas semillas aladas de 1 a 1.5 mm de largo por 0.2 a 0.4 mm de ancho dispersadas de manera esclerótica (i.e. diásporas con modificaciones especiales para ser dispersadas por el viento). En tiempos secos, un porcentaje de las semillas producidas presentan diferentes grados de latencia innata, de manera que permanecen en el suelo hasta la llegada de lluvias.

Se establece fácilmente en sitios abiertos y perturbados, así como en matorrales, pastizales y bosques. La emergencia masiva es un atributo que lo favorece como especie colonizadora de ecosistemas con humedad limitante en el suelo y con pendientes moderadas (Standley, 1926; Vargas, 1985; Mendoza-Hernández, 2003). Dado que el matorral perturbado del PECM se encuentra en una etapa de sucesión temprana, con dominancia del tepozán (Flores, 2004), su presencia en zonas perturbadas se ha considerado benéfica por su rápido crecimiento, su gran aporte de materia orgánica, la retención del suelo y porque su presencia evita la erosión del suelo, además de ser un recurso primordial para una gran cantidad de insectos folívoros. Ruiz-Amaro (1996) afirma que su presencia en el PECM no limita pero tampoco produce condiciones particularmente favorables para el establecimiento de otras especies perennes, debido a que bajo su copa se establecen especies ruderales (como algunas gramíneas y compuestas) de amplia

distribución. Algunos estudios, por el contrario, la consideran como una planta que actúa como protectora e intermediaria en el establecimiento de especies de matorral y bosque de encinos (Bonfil, *et al.*, 1997; Cano-Santana y Meave, 1996; Cabrera *et al.*, 1998). En ocasiones germina cerca de casas y se deja como árbol de ornato; sus hojas se han utilizado en la medicina tradicional para el tratamiento de diversas enfermedades ya que se le atribuyen propiedades analgésicas, eupépticas, diuréticas y antisépticas, además se emplea en el tratamiento de cirrosis, como reparador de la vesícula, del útero y ojos; también se ha reportado que ayuda a sanar zonas afectadas por tumores y úlceras (Ortiz, 1996; Norman, 1966).

Como observaciones personales el tepozán presenta, a pesar de ser perenne, caída de hojas en la época seca (subcaducifolio), contribuyendo con el aporte de materia orgánica al suelo perturbado de la zona.

4.3.2. *Opuntia spp.*

El género *Opuntia*, pertenece al orden de los Caryophyllales y a la familia Cactaceae. Es un género nativo del hemisferio Oeste de la Tierra y se distribuye principalmente en regiones áridas, semiáridas, bosques mésicos y pastizales (Anderson, 2001; Starmer *et al.*, 2003). Es un grupo polifilético con una gran cantidad de especies, sin embargo contiene otra gran cantidad de representantes que permanecen aún sin ser estudiados. La especie tipo es *Opuntia ficus-indica*, conocida como nopal en México. En general, las opuntias se caracterizan por ser organismos modulares, con apariencia carnosa, cladodios planos y generalmente ovales, y su crecimiento en campo suele ser muy lento; las hojas se han reducido a espinas y la actividad fotosintética está a cargo de los tallos, asimismo la hibridización es un fenómeno común en este género (Anderson, 2001; Stephen *et al.*, 2003).

Se ha demostrado que muchas especies de cactáceas requieren de nodrizas para germinar y establecerse (Steenbergh y Lowe, 1969; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Olvera (2001) menciona que *O. tomentosa* posiblemente requiere de nodrizas, ya que numerosas plántulas y plantas de mayor tamaño se encuentran creciendo cerca de individuos de *Buddleia cordata* o protegidas por la sombra que proyectan piedras y bardas. La misma autora también nos dice que es muy probable que las especies de *Opuntia* que habitan en el Pedregal tengan una gran importancia ecológica en la comunidad, ya que sus frutos pueden representar una fuente importante de alimento para diversas especies de animales, algunas de las cuales pueden actuar como agentes dispersores de sus semillas. El género está siendo utilizado en programas para prevenir la erosión del suelo y combatir la desertificación, ya que tienen una gran capacidad de

establecerse en tierras pobres de suelo, humedad y nutrientes (Stephen *et al.*, 2003). En el presente trabajo nos interesa que también puede ser nodriza, como se observó en campo (Fig. 8).



Figura 8. *Sedum oxypetalum* creciendo bajo *Opuntia* spp. en una zona perturbada del PECM.

4.4. Trabajo de campo

Se llevó a cabo la colecta de tallos de *Sedum oxypetalum* en del Parque Ecológico de la Ciudad de México para obtener estacas o ramets (fragmentos de tallos) con una longitud promedio de 10 cm y diámetro de 2.5 cm ($\bar{x} = \pm 3$ cm; 1 cm, longitud y diámetro). Los tallos se colectaron cortando porciones de ramas que presentaban un diámetro intermedio uniforme sin hacer distinción entre si la rama provenía de la parte más basal de la planta o de las partes terminales, únicamente se atendió a su diámetro (2-4cm; Fig. 9Ay B), posteriormente dichas ramas se cortaron en longitudes promedio de 10 cm (Fig. 9C).

La colecta de estacas se llevó a cabo en dos épocas, la primera el 13 de enero de 2011 (correspondiente a la época seca) y la segunda el 13 junio del mismo año (correspondiente a la época de lluvias). En ambos casos las estacas fueron colectadas 2 días antes de su colocación en campo para realizar el etiquetado de cada una. La colocación en campo de las primeras estacas se realizó entre el 15 y 23 de enero del 2011, mientras que para las estacas colocadas en junio, fue entre el 15 y 17 de junio del mismo año. Las estacas fueron colocadas en grupos de tres (Fig. 9D)

en cada orientación bajo la planta nodriza, así como lo más pegado posible al tallo de la misma (*i.e.* 12 estacas bajo cada planta). Las estacas no fueron sometidas a ningún tratamiento previo, y todas se colocaron en posición postrada, aún cuando se sabe que al ponerlas erectas se establecen mejor (Stephenson, 1994; Walte-Vega, 2010, Mendoza-Hernández y Orozco-Segovia, en prep.), pues al fragmentarse naturalmente lo más probable es que caigan así.



Figura 9. Corte de ramas directamente de la planta (A). Ramas con diámetros uniformes (B). Corte de las ramas de 10 cm de longitud (C). Colocación en campo de estacas etiquetadas (D).

Se escogieron tres zonas del matorral xerófilo perturbado, con un paisaje muy abierto, dominado por especies herbáceas y con sustrato rocoso suelto y removido, con *B. cordata*, *D. viscosa*, *E. glabratum* y *Opuntia* spp como especies dominantes. En cada zona se identificaron al azar 10 individuos de *B. cordata* y 10 individuos de *Opuntia* spp (*O. lasiacantha* y *O. tomentosa*, sin diferenciar entre estas dos especies, que probablemente producen híbridos entre sí), que fungieron como plantas nodrizas de *S. oxypetalum* en ambas temporadas. En cada zona se colocaron además 10 estacas en zonas expuestas y sin plantas nodrizas (Fig.10). Los factores experimentales que se analizaron fueron la época de colocación (enero y junio de 2011, invierno y verano respectivamente), la especie nodriza (tepozán, cacto y externas) así como la orientación (norte, sur, este y oeste). Las estacas de cada época se siguieron por un periodo de 12 meses.

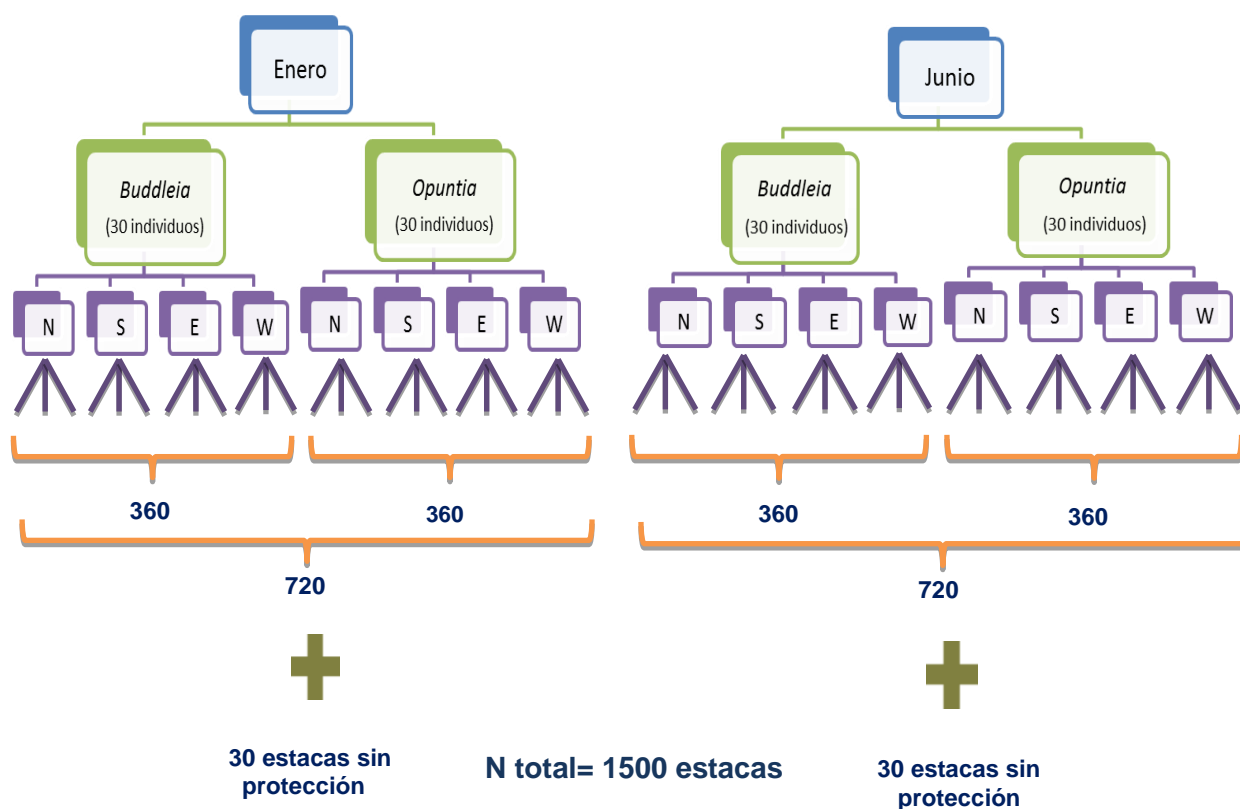


Figura 10. Diseño experimental compuesto por dos épocas de colocación de estacas (enero y junio); con dos tipos de plantas nodrizas, 30 individuos de *B. cordata* y 30 individuos de *Opuntia* spp. (los mismos individuos para las dos épocas) y tres estacas bajo cada orientación de cada planta nodriza (i.e. 2 épocas x 2 tipos de plantas nodrizas x 30 individuos de cada tipo de planta nodriza x 12 estacas bajo cada planta nodriza = 1440 estacas protegidas + 60 estacas sin protección = 1500 estacas como N total).

Se estimó mensualmente la cobertura del dosel de cada plantas nodriza mediante la colocación de un densiómetro esférico (Forest E. Lemmon Forest Densimeters, modelo-C) en la base de la planta y al nivel del suelo, orientado hacia el norte y contando el número de cuadros que no contenían el reflejo de la nodriza; dicho valor se multiplicó por 1.04 para obtener el porcentaje de área no ocupada por el dosel y se le restó a 100 para determinar el porcentaje de la sombra proyectada por la planta. Además, se hicieron medidas pareadas entre sitios protegidos y sitios expuestos a la radiación solar y PAR (por sus siglas en inglés *Photosynthetic Active Radiation*) expresado en $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, utilizando un sensor de cuantos (quantum) LICOR modelo LI-1400, que cuenta con un sensor modelo Q328328, el cual en el caso de las plantas nodrizas se colocó a nivel del suelo, pegado a la base de la planta y orientado hacia el norte, mientras que para

los sitios expuestos se buscaron zonas aledañas a cada planta. Estas mediciones se realizaron en las 60 plantas nodrizas entre las 10 y las 13 horas una vez al mes.

La humedad y temperatura superficial del suelo se midieron mediante *data loggers* (HOBO Pendant temp part # UA-001-08, Patente 6,826, 664 y el HOBO Pro V2 Part No. U23-001 temp/RH, respectivamente) en las condiciones experimentales: sitios desprovistos de vegetación y sitios bajo el dosel de las especies propuestas como nodrizas. Para proteger los medidores y garantizar la uniformidad en la toma de datos cada uno fue cubierto por dos bolsas de plástico y sellado con cinta adhesiva. Se colocó un total de 18 *data loggers* en las 3 zonas, situando seis en cada tipo de tratamiento (bajo *B. cordata*, *Opuntia* spp. y en sitios abiertos) de los cuales tres correspondieron a *data loggers* de temperatura y tres de humedad. Sin embargo, a la mitad del experimento los medidores de humedad colocados en sitios abiertos fueron robados y dado que no contábamos con el equipo suficiente para reemplazarlos, únicamente fueron reemplazados por *data loggers* de temperatura, por lo que la humedad sólo se comparó entre plantas nodrizas.

Cada mes se registró el estado general de las estacas, el número de brotes foliares y hojas, indicando el estadio en el que se encontraban, es decir, si se trató de estructuras foliares jóvenes, maduras o seniles. Asimismo se contó el número de raíces adventicias que presentaron las estacas, y la presencia o ausencia de establecimiento de las mismas. Se consideró una estaca como establecida cuando ésta quedaba fijada al suelo por las raíces y al aplicar un poco de esfuerzo no era posible levantarla. A partir de ese momento, la cuantificación de las raíces adventicias puede dificultarse por lo que no se continuó en aquellas estacas que presentaron establecimiento.

La mortalidad de los ramets es difícil de determinar, pues es común que las que parecen secas presenten brotes foliares al iniciar las lluvias, a pesar de su mal estado. Por ello nunca se consideró una estaca como muerta.

Con los datos obtenidos se calcularon los valores de temperatura, humedad, radiación solar y cobertura como variables independientes, y como variables dependientes la cantidad de brotes foliares, hojas, raíces y la presencia de establecimiento que se definen a continuación:

Cuadro 1. Variables empleadas para analizar la respuesta de ramets de *S. oxypetalum* colocados bajo dos plantas nodrizas y en sitios abiertos.

Variables independientes	Descripción y cálculo de la variable
Temperatura	Los <i>data loggers</i> arrojaron diariamente el valor de temperatura (°C) de cada hora. Estos valores se promediaron mensualmente y se obtuvo el valor mínimo, promedio y máximo para cada tipo de planta nodriza y para los sitios abiertos.
Humedad	Los <i>data loggers</i> obtuvieron el valor de porcentaje de humedad de cada hora diariamente. Estos valores se promediaron mensualmente y se obtuvo el valor mínimo, promedio y máximo para cada tipo de planta nodriza.
Radiación solar (PAR)	Los valores de PAR obtenidos se promediaron mensualmente para cada tipo de planta nodriza y para sitios abiertos.
Cobertura	Los porcentajes de cobertura que se obtuvieron se promediaron mensualmente para cada una de las plantas nodrizas.
Variables dependientes	Descripción y cálculo de la variable
Brotos foliares	Mensualmente se contó el número de brotes producidos por estaca. Los datos se ordenaron por época, tipo de planta nodriza (<i>Buddleia</i> , <i>Opuntia</i> , sitios abiertos) y orientación.
Hojas	Mensualmente se contó el número de hojas juveniles, maduras y seniles que presentó cada estaca, identificando a cada una de ellas por su apariencia y tamaño. Los juveniles eran hojas pequeñas bien desarrolladas, los maduros eran ramas con hojas grandes y los seniles eran las ramas que tenían hojas deshidratadas de color café. Los datos se ordenaron por época, tipo de planta nodriza (<i>Buddleia</i> , <i>Opuntia</i> , sitios abiertos) y orientación.
Raíces	Mensualmente se contó el número raíces producidas por estaca. Los datos se ordenaron por época, tipo de planta nodriza (<i>Buddleia</i> , <i>Opuntia</i> , sitios abiertos) y orientación.
Establecimiento	Mensualmente se contaron los casos de establecimiento estaca por estaca. Los datos se ordenaron por época, tipo de planta nodriza (<i>Buddleia</i> , <i>Opuntia</i> , sitios abiertos) y orientación.

Nota: la zona no fue un factor considerado para el análisis

4.5. Análisis estadístico

4.5.1. Efecto de los factores físicos sobre las variables de respuesta

Para determinar si la diferencia entre las variables del medio físico de cada tratamiento eran significativamente diferentes entre sí, se realizó un ANOVA de una vía con la radiación y la temperatura de los dos tipos de plantas nodrizas y los sitios abiertos, y una prueba de t con la cobertura y la humedad de las dos plantas nodrizas (Zar, 1984).

El efecto físico de la planta nodriza se evaluó a través de los datos de temperatura, humedad, radiación solar y cobertura. Los valores mensuales de estos parámetros se correlacionaron (correlación de Pearson) con los valores mensuales de la producción de brotes, hojas, raíces adventicias y la presencia de establecimiento (Cuadro 2). El análisis fue realizado en el programa TableCurve 2D v5.01; para el ajuste de la correlación de los datos se utilizaron 3 ecuaciones exponenciales ($y=a+be^x$, $y=a+be^{-x}$, y la exponencial de 3 variables) en las que y representó la respuesta de la variable dependiente que puede ser brotes, hojas, raíces o establecimiento. Por otro lado a representó al ínfimo de y y b representó la tasa de cambio de x , que podía ser la temperatura, la humedad, la radiación solar o la cobertura para la época de enero y junio con nodrizas tipo *B. cordata*, *Opuntia* spp. Por ejemplo, los modelos para la temperatura fueron:

Cuadro 2. Modelos realizados para evaluar el efecto físico de la planta nodriza en las dos épocas a través de los datos de temperatura. De la misma manera se hicieron modelos para la humedad, la radiación solar y la cobertura.

Variable independiente	Variable dependiente
Temperatura mensual de enero 2011 a enero 2012 en sitios abiertos	vs Cantidad de brotes producidos mensualmente por estacas colocadas en enero en sitios abiertos
Temperatura mensual de enero 2011 a enero 2012 en sitios abiertos	vs Cantidad de hojas producidas mensualmente por estacas colocadas en enero en sitios abiertos
Temperatura mensual de enero 2011 a enero 2012 en sitios abiertos	vs Cantidad de raíces producidas mensualmente por estacas colocadas en enero en sitios abiertos
Temperatura mensual de enero 2011 a enero 2012 en sitios abiertos	vs Cantidad de estacas colocadas en enero en sitios abiertos establecidas mensualmente
Temperatura mensual de junio 2011 a junio 2012 en sitios abiertos	vs Cantidad de brotes producidos mensualmente por estacas colocadas en junio en sitios abiertos
Temperatura mensual de junio 2011 a junio 2012 en sitios abiertos	vs Cantidad de hojas producidas mensualmente por

		estacas colocadas en junio en sitios abiertos
Temperatura mensual de junio 2011 a junio 2012 en sitios abiertos	vs	Cantidad de raíces producidas mensualmente por estacas colocadas en junio en sitios abiertos
Temperatura mensual de junio 2011 a junio 2012 en sitios abiertos	vs	Cantidad de estacas colocadas en junio en sitios abiertos establecidas mensualmente
<hr/>		
Temperatura mensual de enero 2011 a enero 2012 bajo <i>B.cordata</i>	vs	Cantidad de brotes producidos mensualmente por estacas colocadas en enero bajo <i>B.cordata</i>
Temperatura mensual de enero 2011 a enero 2012 bajo <i>B.cordata</i>	vs	Cantidad de hojas producidas mensualmente por estacas colocadas en enero bajo <i>B.cordata</i>
Temperatura mensual de enero 2011 a enero 2012 bajo <i>B.cordata</i>	vs	Cantidad de raíces producidas mensualmente por estacas colocadas en enero bajo <i>B.cordata</i>
Temperatura mensual de enero 2011 a enero 2012 bajo <i>B.cordata</i>	vs	Cantidad de estacas colocadas en enero establecidas mensualmente bajo <i>B.cordata</i>
Temperatura mensual de junio 2011 a junio 2012 bajo <i>B.cordata</i>	vs	Cantidad de brotes producidos mensualmente por estacas colocadas en junio bajo <i>B.cordata</i>
Temperatura mensual de junio 2011 a junio 2012 bajo <i>B.cordata</i>	vs	Cantidad de hojas producidas mensualmente por estacas colocadas en junio bajo <i>B.cordata</i>
Temperatura mensual de junio 2011 a junio 2012 bajo <i>B.cordata</i>	vs	Cantidad de raíces producidas mensualmente por estacas colocadas en junio bajo <i>B.cordata</i>
Temperatura mensual de junio 2011 a junio 2012 bajo <i>B.cordata</i>	vs	Cantidad de estacas colocadas en junio bajo <i>B.cordata</i> establecidas mensualmente
<hr/>		
Temperatura mensual de enero 2011 a enero 2012 bajo <i>Opuntia</i> spp.	vs	Cantidad de brotes producidos mensualmente por estacas colocadas en enero bajo <i>Opuntia</i> spp
Temperatura mensual de enero 2011 a enero 2012 bajo <i>Opuntia</i> spp	vs	Cantidad de hojas producidas mensualmente por estacas colocadas en enero bajo <i>Opuntia</i> spp
Temperatura mensual de enero 2011 a enero 2012 bajo <i>Opuntia</i> spp	vs	Cantidad de raíces producidas mensualmente por estacas colocadas en enero bajo <i>Opuntia</i> spp
Temperatura mensual de enero 2011 a enero 2012 bajo <i>Opuntia</i> spp	vs	Cantidad de estacas colocadas en enero establecidas mensualmente bajo <i>Opuntia</i> spp
Temperatura mensual de junio 2011 a junio 2012 bajo <i>Opuntia</i> spp	vs	Cantidad de brotes producidos mensualmente por estacas colocadas en junio bajo <i>Opuntia</i> spp
Temperatura mensual de junio 2011 a junio 2012 bajo <i>Opuntia</i> spp	vs	Cantidad de hojas producidas mensualmente por estacas colocadas en junio bajo <i>Opuntia</i> spp
Temperatura mensual de junio 2011 a junio 2012 bajo <i>Opuntia</i> spp	vs	Cantidad de raíces producidas mensualmente por estacas colocadas en junio bajo <i>Opuntia</i> spp
Temperatura mensual de junio 2011 a junio 2012 bajo <i>Opuntia</i> spp	vs	Cantidad de estacas colocadas en junio bajo <i>Opuntia</i> spp establecidas mensualmente

De los modelos obtenidos a partir de las correlaciones, con base en el índice de Akaike se seleccionaron aquellos que estuvieron mejor apoyados por los datos. El índice de Akaike o AIC (criterio de información de Akaike) es una medida de la probabilidad y parsimonia de un modelo, de tal modo que para un modelo dado, el AIC es una función de su verosimilitud (ℓ) y del número de parámetros estimados (K) (Posada y Buckley, 2004), según la fórmula:

$$\text{AIC} = -2 \log \ell + 2K$$

En donde $\log \ell = -1/2 n \log (\sigma^2)$, siendo n el número de datos, y σ^2 la suma de cuadrados del error entre el número de datos (n). El mejor modelo será el que presente el menor AIC. Los modelos con una diferencia (ΔAIC) menor de 2 puntos respecto al modelo con menor AIC se considera que tienen un apoyo similar al del mejor modelo y permiten hacer inferencias respecto a la importancia de los factores físicos en la producción de brotes, hojas, raíces y la presencia de establecimiento (Burnham y Anderson, 2002).

4.5.2. Efecto de los factores experimentales sobre las variables de respuesta

El efecto de la época, la planta nodriza y la orientación se evaluaron con los datos de producción de brotes, hojas, raíces adventicias y la presencia de establecimiento. Para determinar su efecto en dichas variables así como en el paso de las estructuras foliares a su siguiente estadio (*i. e.* brotes a hojas maduras y seniles), se ajustó un modelo log-lineal para proporciones con distribución del error tipo Poisson. Para encontrar diferencias entre tratamientos se realizaron pruebas de ji-cuadrada. El éxito del establecimiento por tratamiento se analizó ajustando un modelo log-lineal para proporciones con distribución del error tipo binomial. Las diferencias entre tratamientos se analizaron con pruebas de ji-cuadrada. En los casos en que los valores de cero representaron más del 5% de los datos, se excluyeron del análisis (Everitt, 1977). Estos análisis se realizaron con el paquete estadístico JMP versión 7.0 (SAS Institute Inc., 1995).

4.5.3. Comportamiento a través del tiempo

Se realizaron gráficas de barras para cada una de las variables de respuesta y se calculó el tiempo de inicio de producción de tejidos fotosintéticos y radiculares, así como el tiempo que tardaron las estacas en establecerse. Asimismo se obtuvieron los porcentajes de estacas que presentaron brotes, hojas, raíces y que se establecieron en las dos épocas de colocación.

Además, se calculó el índice de establecimiento en el tiempo (IET*; Walte-Vega, 2010) para cada una de las estacas que presentaron establecimiento (se consideró una estaca como establecida cuando al moverla levemente ya no podía ser separada del sustrato sin comprometer la integridad de las raíces) de la siguiente manera:

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

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 (51 semanas para ambas épocas de colocación).

El valor obtenido de IET para cada estaca se encuentra en un intervalo que va de 0 a 1. Si el establecimiento se presentó por un tiempo prolongado, entonces el valor del IET se acercará más a uno. Este es un índice implementado para evaluar la longevidad total del establecimiento, ya que los ramets de *S. oxypetalum* presentan alternancias entre la presencia y ausencia de establecimiento, por lo que el que una estaca se haya establecido no implica que ya haya tenido éxito. Para evitar evaluar únicamente la cantidad de estacas establecidas y considerar también su longevidad, procedimos a analizar el IET de cada una de las estacas establecidas y comparar los valores obtenidos con el trabajo realizado por Walte-Vega (2010).

Finalmente, con todos los valores de IET que se obtuvieron, se realizó un ANOVA para conocer el efecto de la época de colocación y la planta nodriza sobre dichos valores.

4.5.4. Relación entre variables bióticas y procesos

A fin de determinar cómo interactúan las variables de respuesta entre sí, se evaluaron las posibles correlaciones entre las variables de respuesta: la producción de tejido fotosintético (brotes, hojas y hojas maduras), tejido radicular y el establecimiento.

V. RESULTADOS

5.1. Efecto de los factores físicos sobre las variables de respuesta

5.1.1. Diferencias entre los factores físicos

La temperatura ($F= 2.31$, g.l.= 6 y $p = 0.039$) y la radiación ($F= 7.11$, g.l.=2 y $p =0.002$) fueron significativamente menores bajo las especies nodrizas respecto a las áreas expuestas. No se observaron diferencias significativas en la humedad relativa y la cobertura bajo las plantas nodriza (Cuadro 3).

Cuadro 3. Valores promedio de las variables ambientales bajo las plantas nodrizas y los sitios abiertos. Bajo cada valor se muestran los valores de p obtenidos por el Anova (d.f.=43, $MS=1147$; Tukey $\alpha<0.05$) y la prueba de t.

	Temperatura (C°)			PAR ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	% RH			% Cobertura
	Prom	Max	Min		Prom	Max	Min	
<i>B. cordata</i>	16.8	39.5	5.7	504.76	69.3	92.1	33.5	84.34
<i>p</i>	0.557	0.170	0.956	0.95	0.51	0.39	0.86	0.95
<i>Opuntia spp.</i>	17.9	44.4	6.01	470.2	65.3	88.4	32.3	86.78
<i>p</i>	0.624	0.315	0.728	0.98	0.52	0.94	0.94	0.38
Sitios abiertos	18.8	48.37	5.27	895.61	-	-	-	-
<i>p</i>	0.1312	0.0051*	0.883	0.008*	-	-	-	-

*Valor estadísticamente significativo

La temperatura máxima de los sitios abiertos es mayor a la observada bajo las plantas nodrizas (Fig.11).

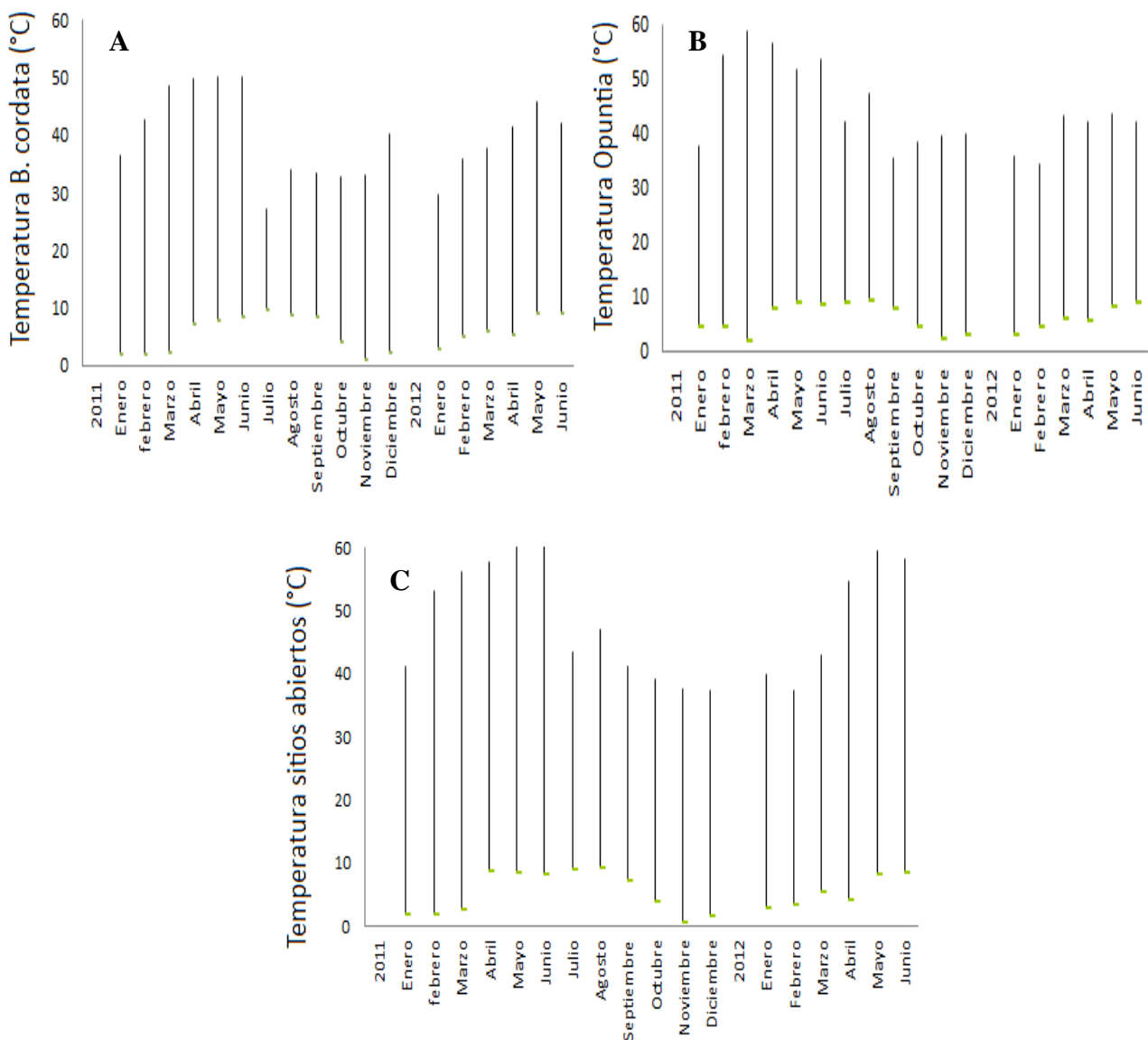


Figura 11. Fluctuación mensual de la temperatura bajo la copa de *B. cordata* (A), bajo la copa de *Opuntia* (B), y bajo sitios abiertos (C).

Las temperaturas bajo *Opuntia* (Fig.11B) y *B. cordata* (Fig. 11A) no fueron tan drásticas como la que se observaron en sitios abiertos (Fig.11C) los cuales presentaron temperaturas entre 0-61 °C. Incluso se observó que bajo *B. cordata* la temperatura fue aún menos drástica que bajo *Opuntia*. La cobertura fue mayor en *Opuntia* la mayor parte del año (Fig. 12A). En cuanto a la humedad relativa, esta fue mayor bajo *B. cordata* casi todo el año (Fig. 12B) con excepción de los primeros meses de la época seca (enero, febrero, marzo de 2011).

La radiación fue significativamente mayor en sitios abiertos, mientras que entre plantas nodrizas fue mayor bajo *B. cordata* (Cuadro 3 y Fig.12C).

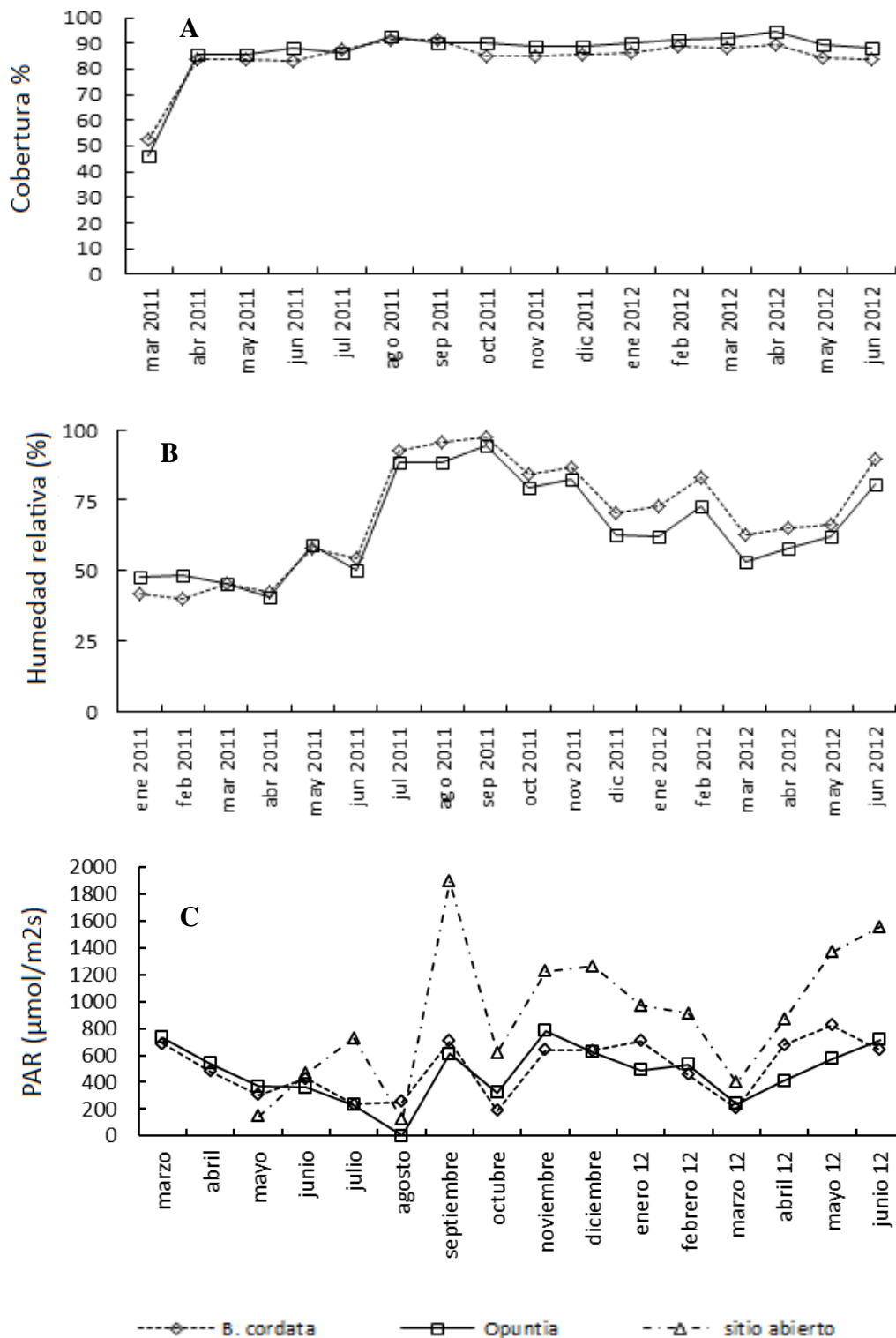


Figura 12. Promedios mensuales de la cobertura (A), la humedad relativa (B), y la radiación solar (C) entre sitios bajo *B. cordata* y *Opuntia*, así como en sitios abiertos.

5.1.2. Correlaciones entre factores físicos y variables de respuesta

De acuerdo con el índice de Akaike (Cuadro 4), la producción de tejido fotosintético estuvo afectada sobre todo por la temperatura y la radiación solar. La temperatura óptima para la producción de tejido fotosintético oscila entre los 17 y 21°C, y los valores óptimos de radiación solar entre 700 y 1500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. En el caso del tejido radicular, hubo una correlación positiva entre la humedad y la producción de raíces en las estacas de ambas especies nodrizas colocadas en enero. Asimismo hubo una correlación positiva entre la cobertura de *B.cordata* y la humedad bajo su dosel, de manera que la producción de raíces se correlaciona positivamente con su cobertura. Para el establecimiento, el modelo mejor apoyado por los datos muestra una correlación negativa entre la temperatura y las estacas establecidas de enero bajo *B. cordata*, siendo las temperaturas con mayor establecimiento entre 12 y 15° C.

Cuadro 4. Resultados de la selección de modelos de las correlaciones entre factores físicos y variables de respuesta. Cada modelo representa una hipótesis de la variación en la producción de brotes, hojas, raíces y en el establecimiento. El ajuste de cada modelo se evaluó utilizando el Criterio de Información de Akaike (AIC por sus siglas en inglés). Los modelos con el un valor de $\Delta\text{AIC} \leq 2$ respecto al modelo con el mínimo AIC son los que presentan un mayor ajuste de los datos al modelo. EEX= producción en estacas en sitios abiertos; EENB= producción en estacas de enero bajo *Budleia*; EENO=producción en estacas de enero bajo *Opuntia*; EJUO= producción en estacas de junio bajo *Opuntia*; EJUB= producción en estacas de junio bajo *Budleia*. Se indican con negritas modelos con el mejor ajuste para cada variable de respuesta.

Variable de respuesta	Modelo	AIC	ΔAIC
Brotes producidos	*temperatura vs EEX	-29.531766	0
	PAR vs EEX	24.274747	53.806514
	cobertura vs EENB	30.629496	60.16126
	PAR vs EENB	32.703078	62.234845
	temperatura vs EENB	32.79969	62.331460
	RH vs EENB	32.909081	62.440855
	cobertura vs EENO	40.159454	69.691218
	PAR vs EENO	41.008652	70.540419
	temperatura vs EENO	42.565727	72.097494
	RH vs EENO	43.836744	73.368511
	RH vs EJUO	46.675209	76.206976
	RH vs EJUB	50.708507	80.240274
	PAR vs EJUO	50.936673	80.468440
	cobertura vs EJUB	52.953076	82.484843
	temperatura vs EJUB	54.737471	84.269238
PAR vs EJUB	54.744383	84.2761	

	temperatura vs EJUO	54.767977	84.299743
	cobertura vs EJUO	57.364707	86.896473
Hojas producidas	*temperatura vs EEX	-0.5770161	0
	*PAR vs PEEEX	0.1654627	0.7424789
	cobertura vs EENB	21.282952	21.859969
	RH vs EENB	22.01399	22.591010
	PAR vs EENB	26.754434	27.331446
	temperatura vs EENB	27.925177	28.502194
	PAR vs EENO	31.488248	32.065264
	temperatura vs EENO	32.018674	32.595690
	RH vs EENO	33.301806	33.878822
	cobertura vs EENO	33.527298	34.104314
	cobertura vs EJUB	43.723532	44.300548
	RH vs EJUB	46.091855	46.668872
	PAR vs EJUB	46.700633	47.277649
	temperatura vs EJUB	48.313321	48.890337
	RH vs EJUO	52.112272	52.689288
	PAR vs EJUO	52.381362	52.95837
	cobertura vs EJUO	55.075716	55.652732
	temperatura vs EJUO	55.923862	56.500878
Raíces producidas	*cobertura vs EENB	15.980184	0
	*RH vs EENO	16.0562396	0.07605566
	*RH vs EENB	17.204895	1.22471103
	PAR vs EENO	19.5643912	3.58420727
	temperatura vs EENB	19.6049105	3.62472657
	PAR vs EENB	20.1060512	4.12586725
	cobertura vs EENO	21.1702895	5.19010557
	temperatura vs EENO	21.3280064	5.34782243
	PAR vs EJUB	25.2322902	9.25210618
	RH vs EJUB	29.0678112	13.0876272
	temperatura vs EJUB	29.2785579	13.298374
	cobertura vs EJUB	29.4856307	13.5054467
	RH vs EJUO	33.3576199	17.3774359
	cobertura vs EJUO	38.715969	22.735785
	PAR vs EJUO	38.8084788	22.8282948
	temperatura vs EJUO	39.8314545	23.8512705
Estacas Establecidas	*temperatura vs EENB	-8.8368534	0
	RH vs EENB	-1.8419130	6.99494045
	temperatura vs EJUB	-1.7703142	7.0665392
	cobertura vs EENB	-1.6856797	7.15117367
	PAR vs EENB	-1.1729022	7.66395121
	PAR vs EJUB	0.9110088	9.74786234
	cobertura vs EJUB	1.7929997	10.6298532
	RH vs EJUB	1.9181600	10.7550135
	temperatura vs EENO	2.6483719	11.4852255

PAR vs EENO	3.6881714	12.5250249
cobertura vs EENO	6.1680680	15.0049215
RH vs EENO	7.4626472	16.2995007
RH vs EJUO	12.658378	21.4952323
temperatura vs EJUO	12.754828	21.5916815
cobertura vs EJUO	12.9441	21.7809535
PAR vs EJUO	14.302694	23.1395476

5.2. Efecto de los factores experimentales sobre las variables de respuesta

5.2.1. Efecto de los valores experimentales sobre las variables de respuesta

Los resultados demostraron que la época de colocación ($X^2= 76.27$, $g.l.= 1$, $p < 0.001$) y la presencia de una planta nodriza ($X^2= 8.43$, $g.l.= 2$, $p = 0.0147$) tuvieron un efecto significativo sobre el conjunto de las variables de respuesta (brotes, hojas, raíces y establecimiento). El efecto de la orientación no tuvo un efecto significativo en ninguna variable de respuesta ($X^2= 13.12$, $g.l.= 3$, $p = 0.36$). La época de colocación y la presencia de *Opuntia* spp. tuvieron un efecto significativo ($p < 0.0001$ y $p = 0.0049$ respectivamente; Cuadro 5) en la producción de tejido fotosintético, siendo las estacas colocadas en junio y bajo *Opuntia* las que tuvieron una mayor producción de estructuras fotosintéticas (Fig. 13A). En cuanto a la producción de raíces, únicamente la época de colocación tuvo un efecto significativo ($p < 0.0001$; Cuadro 5), siendo las estacas colocadas en junio las que mayor producción presentaron.

Cuadro 5. Valores de probabilidad (p) de la ji-cuadrada entre los tratamientos Época, tipo de planta nodriza y orientación en las variables de respuesta (tejido fotosintético, raíces y establecimiento).

	Estructuras fotosintéticas	Raíces	Establecimiento
Época	< 0.0001*	< 0.0001*	0.189
<i>B. cordata</i>	0.6	0.844	0.074
<i>Opuntia</i>	0.0049*	0.844	0.0017*
Orientación	0.36	0.09	0.28

*Diferencias estadísticamente significativas

Las producción de raíces bajo los dos tipos de plantas nodrizas no fue significativamente diferente ($p = 0.84$), sin embargo la producción de raíces de las estacas de la época de enero fue

más abundante bajo *B. cordata*, mientras que en junio la producción fue mayor bajo *Opuntia* (Fig. 13B). Las estacas colocadas en sitios abiertos no presentaron producción de raíces y por lo tanto no hubo establecimiento de las mismas. No hubo diferencias significativas ($p = 0.18$; Cuadro 5) para el establecimiento entre las dos épocas de colocación, sin embargo sí lo hubo entre las plantas nodrizas ($p = 0.0017$; Cuadro 5), presentándose una mayor cantidad de estacas establecidas bajo *Opuntia* (Fig. 13C).

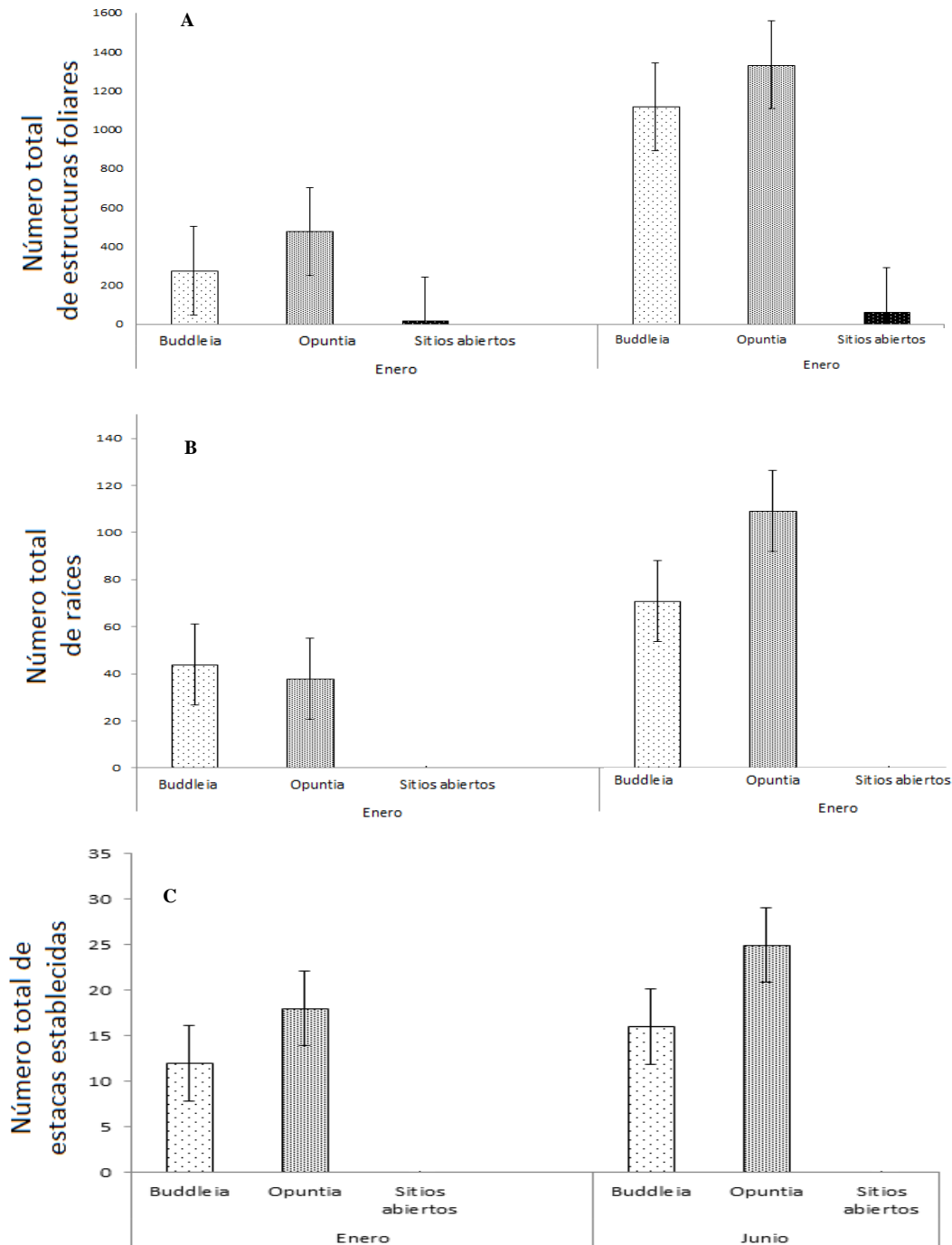


Figura 13. Efecto de la época de colocación de las estacas (enero y junio) y la planta nodriza (*Buddleia*, *Opuntia* o sitio abierto) sobre la producción de estructuras foliares (A), la producción de raíces (B) y el número total de estacas establecidas (C).

5.2.2. Efecto de los factores experimentales sobre los diferentes estadios de las estructuras foliares

El paso de una estructura foliar hacia su siguiente estadio (*i.e.* de brote a juvenil, de juvenil a maduro y de maduro a senil), se vio afectado por la época de colocación ($X^2= 154.16$, $g.l.= 1$, $p < 0.0001$) y la planta nodriza ($X^2= 123.39$, $g.l.= 2$, $p < 0.0001$) bajo la cual se encontraba la estaca. Ambos factores tuvieron efectos significativos sobre todas los estadios ($p < 0.0001$ en todos los casos). En las estacas colocadas en junio y bajo *Opuntia* se presentaron mayor cantidad de estructuras foliares en todas sus estadios, por el contrario, las estacas colocadas en sitios abiertos únicamente presentaron brotes (Fig.14).

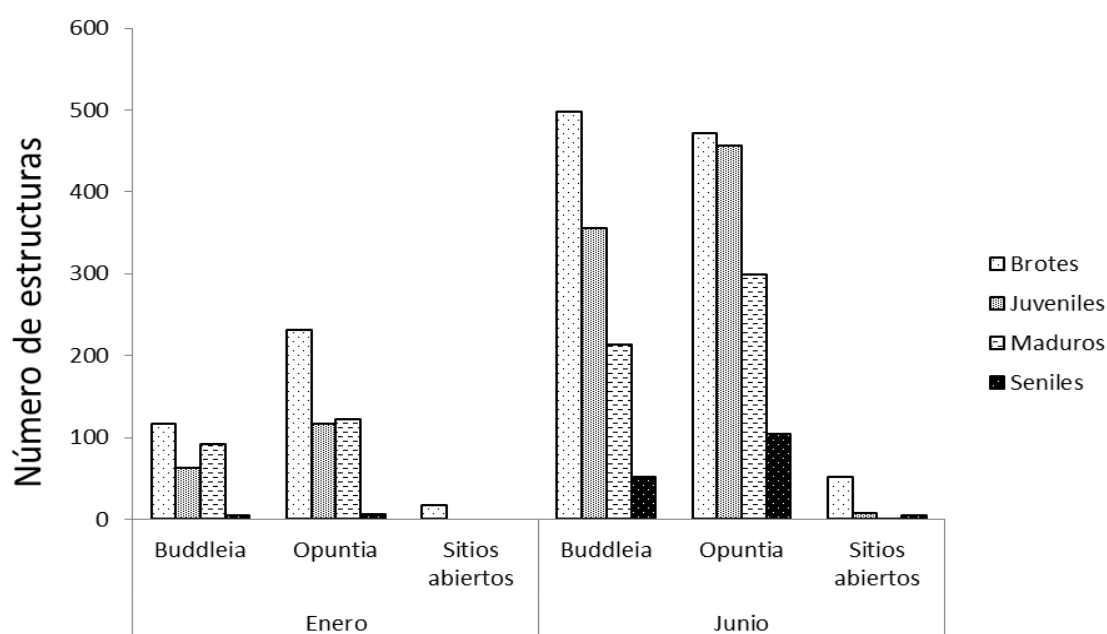


Figura 14. Número total de estructuras foliares en diferentes estadios y agrupados por época de colocación (enero y junio) y por planta nodriza (*Buddleia* y *Opuntia*) y sitio abierto. En todos los casos el menor número de estructuras correspondió a los sitios abiertos

5.3. Comportamiento a través del tiempo

5.3.1. Brotes foliares, hojas, raíces y establecimiento

En general la producción de todas las variables de respuesta se vio favorecida en la época de lluvias, y por lo tanto fue mayor en las estacas colocadas en junio (Cuadro 6). La proporción de estructuras entre las estacas de enero y las de junio llegó a ser hasta de 1:6 (una producida en enero y seis producidas en junio). Los meses con mayor producción de todas las variables fueron

julio, agosto y septiembre. En estos meses, además, otro tipo de vegetación aledaña se vio favorecida y su crecimiento aportó mayor sombra a las estacas, tal fue el caso de *Wigandia urens* cuyo crecimiento se observó sobre todo en de mayo y junio (obs.pers.). A pesar de los altos porcentajes de estacas que presentaron brotes, hojas y raíces, el porcentaje de estacas que se establecieron en total fue de 2.86%, es decir 43 estacas del total de 1500 colocadas en las dos épocas. Al final del experimento únicamente 3 estacas seguían establecidas de las 750 colocadas en enero y cero de las 750 colocadas en junio.

Cuadro 6. Comparación del comportamiento y producción de las estructuras de respuesta (brotes, hojas, raíces y presencia de establecimiento) a través del tiempo en las estacas de las dos épocas de colocación. Mdcc= meses después de ser colocadas.

	Época de colocación	Brotes	Hojas	Raíces	Establecimiento
Inicio de la producción	Enero	Marzo (1 mdcc)	Marzo (1 mdcc)	Mayo (4 mdcc)	Julio (6 mdcc)
	Junio	Julio (1 mdcc)	Julio (1 mdcc)	Julio (1 mdcc)	Septiembre (3 mdcc)
Meses con valores máximos de producción/ Presencia	Enero	Julio (6 mdcc)	Agosto (7 mdcc)	Agosto (7 mdcc)	Septiembre (8 mdcc)
	Junio	Septiembre (3 mdcc)	Septiembre (3 mdcc)	Septiembre (3 mdcc)	Noviembre (5 mdcc)
Meses con valores mínimos de producción/ Presencia	Enero	Diciembre (11 mdcc)	Abril (3 mdcc)	Noviembre (10 mdcc)	Julio (6 mdcc)
	Junio	Mayo (11 mdcc)	Junio (11 mdcc)	Enero (7 mdcc)	Mayo (11 mdcc)
Porcentaje (%) de estacas que presentaron producción	Enero	11.6	10	7.4	4
	Junio	66.5	43.2	16.8	3.8

La producción de brotes foliares en ambas épocas de colocación comenzó un mes después de que las estacas fueron colocadas (Fig.15). El porcentaje de estacas que presentaron brotes foliares en la época de enero tuvieron una proporción de 1 a 6 respecto a las de junio, lo que significa que por cada brote producido en las estacas colocadas en enero, se produjeron 6 en las estacas de junio. El aumento en la producción de brotes en las estacas de enero comenzó en julio, un mes de días largos y con altos porcentajes de humedad relativa (sin llegar al máximo). Aunque

ambas épocas parecieron responder a la época de lluvias, se puede apreciar que no fue éste el factor desencadenante de su producción, ya que las estacas de enero presentaron estructuras foliares durante los meses más secos (marzo y abril) y su producción comenzó antes de la época de lluvias. Al comenzar el invierno, las estacas de enero decrecieron la producción de brotes y la retomaron en el último mes de esta estación. Las estacas de junio, por su parte, respondieron en mayor medida a la estacionalidad de la época de lluvias y su producción decreció conforme decreció la humedad relativa en el ambiente.

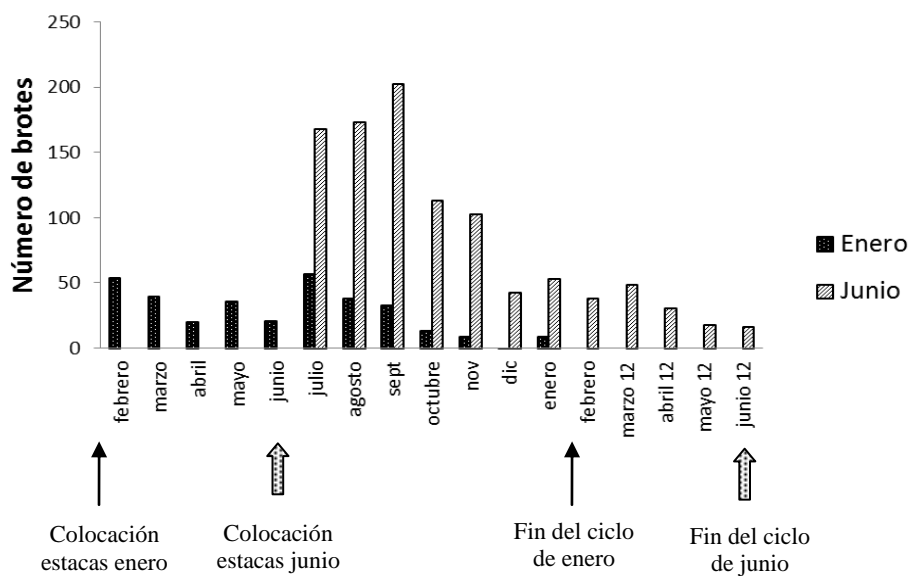


Figura 15. Comportamiento de la producción de brotes en ambas temporadas de colocación a través del tiempo.

La producción de hojas en ambas épocas de colocación presentó un comportamiento similar al de los brotes, sin embargo es evidente que para las estacas de la época de junio los valores fueron mucho más altos que de los brotes, y al igual que en los brotes de la época de junio su producción comenzó un mes después de que las estacas fueron puestas (Fig. 16). De las estacas colocadas en enero 10% presentaron hojas mientras que de las de junio fue el 43.2 % (Cuadro 6). Esta proporción es 1 a 4, lo que significa que por cada hoja producida en las estacas colocadas en enero, se produjeron 4 en las estacas de junio. Las estacas de enero parecen tener producciones constantes de hojas que aumentaron con las lluvias y que cesaron a principios del invierno. La producción de raíces de la época de enero comenzó cuatro meses después de su colocación; la producción de las estacas de junio se inició un mes después de haber sido puestas (Fig. 17).

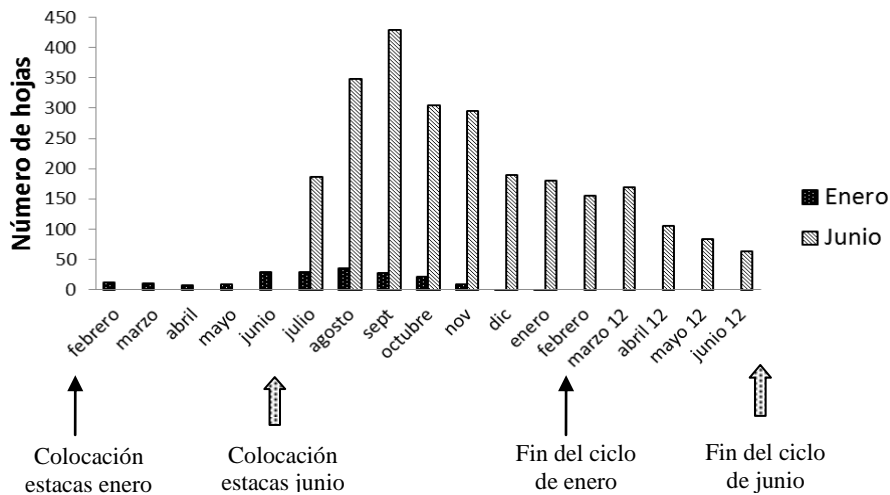


Figura 16. Comportamiento de la producción de hojas en ambas temporadas de colocación a través del tiempo.

Sin embargo en ambas temporadas el establecimiento se presentó dos meses después de haber iniciado la producción de tejido radicular. La proporción de producción entre épocas es aproximadamente de 1 a 2, lo que significa que por cada raíz producida en las estacas colocadas en enero, se produjeron dos en las estacas de junio.

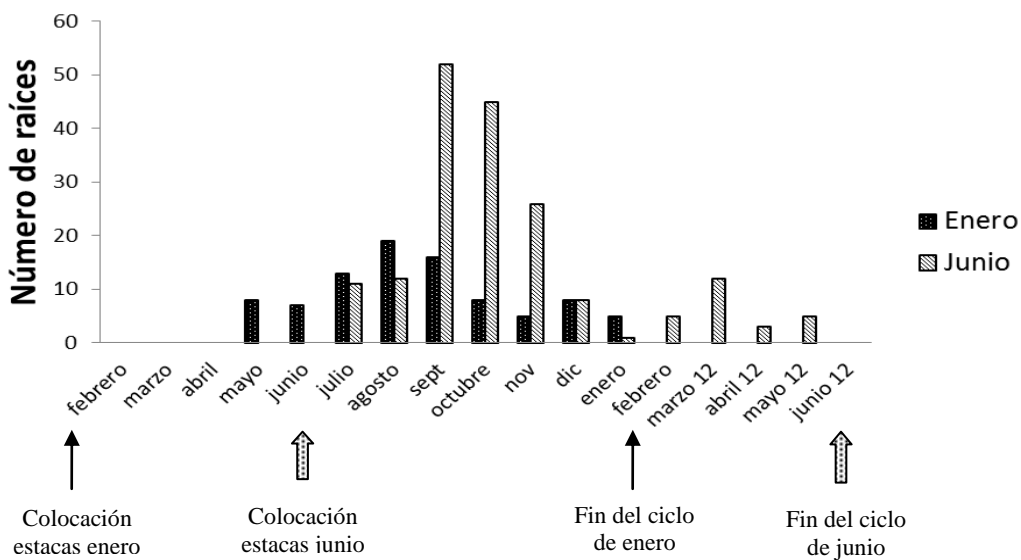


Figura 17. Comportamiento de la producción de raíces en ambas temporadas de colocación a través del tiempo.

El establecimiento y la producción de raíces responden a la precipitación, es por esto que en las estacas de enero el establecimiento se presentó seis meses después de su colocación entretanto que en las estacas de junio inició solo tres meses después (Fig.18). En ambas épocas la cantidad de estacas establecidas fue casi la misma.

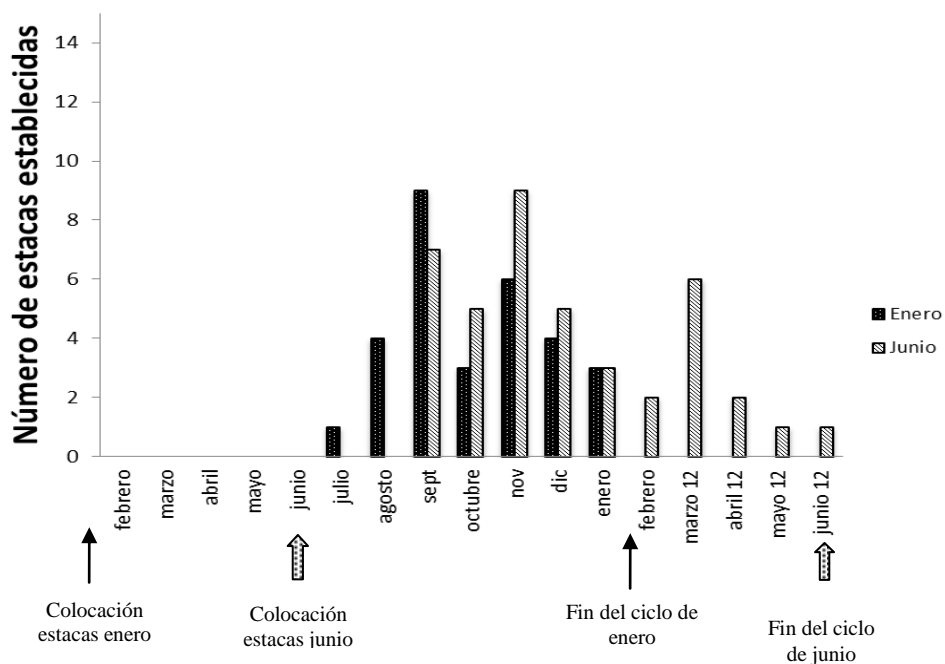


Figura 18. Comportamiento del establecimiento en ambas temporadas de colocación a través del tiempo.

5.3.2. Índice de Establecimiento en el Tiempo

El ANOVA y la prueba de Tukey correspondientes, que se llevaron a cabo para analizar el índice de establecimiento en el tiempo (IET) mostró que ninguno de los factores tuvo efecto significativo ($F= 0.63$ y 0.65 ; $g.l.= 1$ y 2 ; $p = 0.43$ y 0.42 para la época y la planta nodriza respectivamente). El valor promedio del IET fue de 0.15 que corresponde a un establecimiento promedio de seis semanas de duración. El IET mínimo fue de 0.078 que corresponde a cuatro semanas de establecimiento. La estaca que permaneció más tiempo establecida (28 semanas, $IET=0.66$) corresponde a la época de junio bajo un tepozán. De la época de enero, la estaca que más tiempo permaneció establecida (20 semanas, $IET=0.47$) se encontró también bajo un tepozán.

5.4. Relación entre variables bióticas

Las correlaciones efectuadas entre las variables bióticas (brotes, hojas, raíces y establecimiento) muestran una correlación positiva entre la producción de tejido fotosintético y radicular.

En las estacas de enero, únicamente la producción de hojas estuvo significativamente correlacionada con la producción de raíces (Fig. 19). En la época de junio, los brotes y las hojas estuvieron significativamente correlacionados con la producción de raíces (Fig. 20 y 21). En ningún caso hubo correlaciones significativas entre la producción de raíces y el establecimiento,

lo que sugiere que en el establecimiento de estacas de *S. oxypetalum* hay factores involucrados que no se consideraron en el presente trabajo y que aún no conocemos.

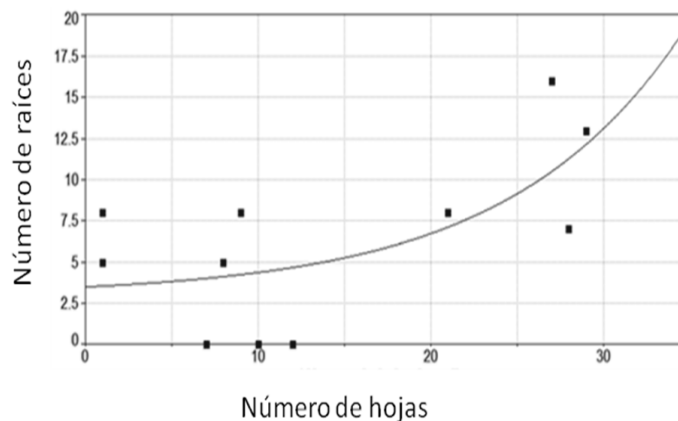


Figura 19. Correlación entre la producción de hojas y raíces para las estacas colocadas en enero. $r^2=0.65$; $F= 8.49$; $p= 0.008$

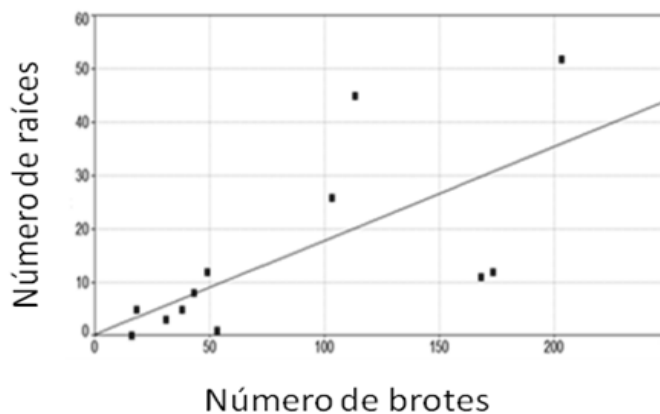


Figura 20. Correlación entre la producción de brotes y la producción de raíces para las estacas colocadas en junio ($r^2=0.74$; $F= 13.11$; $p= 0.002$).

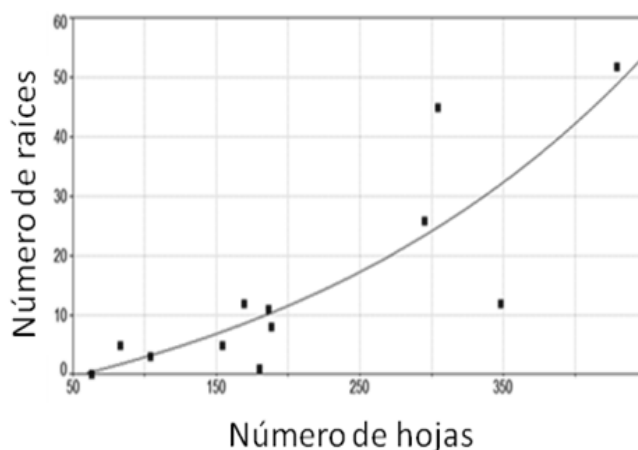


Figura 21. Correlación entre la producción de hojas y la producción de raíces para las estacas colocadas en junio ($r^2= 0.46$; $F=3.85$; $p= 0.06$).

VI. DISCUSIÓN

6.1. Tendencias generales

En términos generales podemos afirmar que las estacas de *S. oxypetalum* requieren una planta nodriza para establecerse. Adicionalmente, se observó que las estacas colocadas en junio producen gran cantidad de estructuras foliares y radiculares, sin embargo el éxito del establecimiento no está relacionado con la producción de ninguna de esas variables ya que las estacas de ambas épocas de colocación tuvieron porcentajes de establecimiento muy similares. La producción de estructuras foliares se correlacionó con la radiación solar y la temperatura, mientras que la producción de estructuras radiculares se correlacionó con la humedad. El establecimiento de *S. oxypetalum* pareció ser sensible a las temperaturas elevadas y debido a esto sólo el 2.8% de las estacas presentó establecimiento al menos durante 4 semanas.

Los diversos estudios realizados con *S. oxypetalum* (Ruiz-Amaro, 1996; Walte-Vega, 2010; Martínez-Villegas *et. al.*, 2012; Mendoza-Hernández *et. al.*, 2013) la señalan como una importante colonizadora más que una pionera. Los resultados obtenidos en este trabajo demuestran que en efecto no es una buena pionera y que requiere de la facilitación por parte de otra planta para que sus ramtes puedan sobrevivir en condiciones estresantes (altas temperaturas y radiaciones, poco suelo formado y pobre en nutrientes) como las que presentan las zonas perturbadas del PECM. Incluso algunos autores sugieren (González-Hidalgo *et. al.*, 2001) que el matorral de *Sedum* es relativamente reciente, de no más de 30 años, lo que remarca la capacidad colonizadora de esta especie. Con estas bases podemos afirmar que la restauración de zonas perturbadas con *S. oxypetalum* utilizando plantas nodrizas es una medida viable para recuperar dichos espacios.

En cuanto a las plantas nodrizas, el establecimiento fue significativamente mayor bajo *Opuntia* pero más prolongado bajo *B. cordata*. Es difícil señalar a una u otra planta como la planta nodriza de *S. oxypetalum*, sin embargo dado que la abundancia en zonas perturbadas de *B. cordata* es mayor que la de *Opuntia* y a que tiene un papel facilitador anteriormente reportado, consideramos que de optarse por una estrategia de restauración del área, *B. cordata* sería una especie con mayores perspectivas para considerarse como nodriza, además de otros aspectos que se discutirán más adelante.

6.2. Factores que afectan la producción de brotes, hojas y raíces.

6.2.1. Factores físicos

Los factores físicos que intervinieron en la producción de los diferentes tejidos así como en el establecimiento de los ramets fueron diferentes. La producción de tejido fotosintético se vio afectada por la temperatura y la luz, lo que coincidió con los resultados obtenidos por Walte-Vega (2010). Asimismo, observamos que en las estacas colocadas en ambas épocas hubo una producción continua de brotes que aumentó durante los meses de lluvias, respondiendo rápidamente a las condiciones climáticas; sin embargo los brotes se perdían fácilmente. Paterson y Rost (1979) reportan que el contacto de los tejidos vegetales con el agua y con el aire, cuando la humedad relativa es alta (p.ej. 80%) puede desencadenar la diferenciación de los meristemos, lo que explica la mayor producción de tejido fotosintético en época de lluvias. La producción máxima de brotes en las estacas colocadas en enero se presentó en julio, un mes con humedad relativa alta (90%) mientras que para las de junio fue en septiembre, el mes con mayor humedad relativa (100%). Las estacas de ambas épocas responden de diferente manera a la disponibilidad de recursos, ya que mientras las estacas de enero aprovechan la precipitación para generar mayores cantidades de tejido fotosintético, no gastan todos sus recursos en producir cantidades exuberantes de brotes como los que presentaron las estacas de junio.

El tiempo transcurrido desde la separación de la planta de origen, parece afectar la capacidad de regresión meristemática de los tejidos del tallo, pues los valores mínimos de producción de tejidos fueron cerca del final del experimento lo cual concuerda con lo reportado por Martínez-Villegas (2009), Mendoza-Hernández *et al.* (2010) y Walte-Vega (2010). Las causas específicas de la pérdida de meristemos probablemente incluyen el amplio rango en la variación lumínica y en consecuencia, la variación térmica (de 0 a 2000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, y de -3°C a 35°C). Se observó que hay una cierta tendencia a la producción de tejido foliar entre los 600 y 1200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ y debajo de los tepozanes una mayor producción cerca de los 700 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. Estos resultados pueden asociarse al pico de actividad en los fotosistemas 1 y 2 (680 y 700 nm respectivamente) en los que absorben mayor cantidad de luz y la convierte en energía química. Así, también el comportamiento de brotes y hojas a través del tiempo para las estacas de enero (fig. 15 y 16) coinciden con la gráfica de la longitud de los días (Raven, 2005), lo que sugiere que en *Sedum oxypetalum* los días largos promueven la activación de los meristemos, al igual que ocurre con otras plantas (Heide, 1965; Paterson y Rost, 1979; Borchert y Rivera, 2001).

Los resultados demostraron que para que un brote producido en cualquier época se desarrolle por completo hasta llegar a su etapa senil, es necesaria la presencia de humedad. Probablemente debido la falta de agua y exceso de calor de la temporada seca (especialmente entre febrero y mayo), muchos de los brotes producidos en la época de invierno no completaron su ciclo de desarrollo. A pesar de esto, la presencia de establecimiento y la producción de raíces no se vieron afectados por la capacidad de los brotes de completar su desarrollo, sin embargo pueden estar reflejando el estrés constante al que estuvieron sometidas las estacas y por el que probablemente se obtuvo un bajo porcentaje de establecimiento. Otro acercamiento es que naturalmente las ramas de *S. oxypetalum* se desgajen en la época seca por una inducción debida al estrés hídrico (reiteración traumática) y que la fenología de los brotes se desarrolle por completo hasta que el ramet ya se haya establecido en el sitio, como se observó en la zona.

En el caso del tejido radicular, se observó que una alta humedad relativa favorece su producción, lo cual coincide con los trabajos realizados por Hay y Kemp (1990) y Walte-Vega (2010) y con la plasticidad fenotípica que presentan las plantas de ambientes áridos, las cuales son capaces de producir rápidamente raíces cuando llueve (Nobel y Sanderson, 1984). El Índice de Akaike señaló al modelo de producción de raíces vs la humedad en las estacas de enero con un mejor apoyo por los datos para la formación de raíces, aun cuando las estacas de junio presentaron mayor producción de raíces y humedad relativa constantemente elevada. La producción de raíces en las estacas colocadas en enero, comenzó cuatro meses después de su colocación, mientras que en las de junio fue un mes después de su colocación, con una clara dependencia de la humedad. Al igual que con la producción de brotes, las estacas de junio tuvieron su máxima producción de raíces tiempo después de la producción máxima de raíces de las estacas de enero (en este caso un mes), lo que indica que aun cuando todas las estacas estuvieron sometidas a la misma cantidad de lluvia, es necesario que transcurra un lapso de algunos meses entre su colocación en campo y el comienzo de la época de lluvias para que comience la diferenciación foliar y posteriormente la radicular; algo similar ocurre en la papa (*Solanum tuberosum*), la cual requiere de al menos dos meses de sequía para romper la latencia de los meristemas (Raven, 2005). Como se mencionó anteriormente, el comportamiento de los brotes y hojas producidos en las estacas de enero, coinciden con la gráfica de la longitud de los días, y podrían estar experimentando lo que se conoce como una endolancia (Borchert y Rivera, 2000). Se requiere más información al respecto ya que esta aseveración no puede ser afirmada con los resultados del presente estudio, pero se puede sugerir que las estacas colocadas en enero tienen periodos más largos de oscuridad, lo cual estimula la regeneración de tejido meristemático (Reed, 1923; Paterson y Rost, 1979) y coincide con otros trabajos con plantas suculentas (Borchert y Rivera, 2001; Rivera *et. al.*, 2002)

en los que se ha encontrado que tanto en plantas suculentas como leñosas hay una sincronización de los meristemas con la duración de los días. La mayoría de los meristemas rompen su latencia durante el equinoccio de primavera, lo que permite el inicio de la producción de brotes y expansión de las hojas, las cuales presentan su mayor producción justo en los meses con días más largos (mayo y junio). Esta inducción puede ser adaptativa, pues permite que al llegar la época de lluvias se produzca más rápido el desarrollo de las hojas para aprovechar los recursos disponibles (Wright, 1996). Estos resultados se asemejan a los patrones de germinación de *S. oxypetalum* observados por Martínez-Villegas (2009), quien encontró que las semillas que presentan endurecimiento natural (las que se colocaron en época invernal) tienen mayores tasas de germinación. Se sugiere entonces que los meristemas de los ramets de *S. oxypetalum* presentan una latencia similar al endurecimiento de las semillas, y que aun cuando en la época de secas la producción de tejidos es menor, se incrementa la probabilidad de que las estructuras que se produjeron permanezcan por más tiempo. El tiempo en el que se separe el ramet de la planta de origen, es también importante, ya que se sabe que las estacas colectadas cuando la planta está en reposo durante la época seca tienen mayor capacidad de desarrollar raíces que las colectadas en la temporada de mayor actividad (Castellanos y Bonfil, 2013). En nuestro caso no observamos como tal una mayor capacidad radicular de las estacas cortadas y colocadas en enero, sin embargo observamos que las raíces que produjeron fueron constantes y permanecieron por tiempos prolongados.

Como ya mencioné, se encontró una correlación positiva entre la producción de tejido foliar y la producción de tejido radicular en campo. Nuestros resultados van de acuerdo a lo obtenido por Walte-Vega (2010), quien también observó que los brotes responden a las condiciones ambientales favorables más rápido que las raíces. En campo, el desarrollo de las raíces puede depender de la presencia y de la actividad del tejido fotosintético (Kachi y Rorison, 1991; Boot y Mensink, 1991). Se ha reportado también que en estacas de varias especies de *Bursera* la producción de estructuras aéreas es un buen indicador de la producción de raíces cuando es imposible contarlas (Castellanos y Bonfil, 2013). En el metabolismo CAM, esta correlación tiene mucho sentido ya que refleja adaptaciones a hábitats secos mediante la producción y acumulación masiva de ácido málico en las vacuolas de sus hojas (Raven, 2005) para posteriormente utilizarlo en la producción de nuevos tejidos.

Cabe señalar que un número considerable de estacas que se encontraban en buenas condiciones no fueron capaces de producir ninguna estructura (74.9% de las estacas utilizadas en el experimento), lo que sugiere que hay otros factores tanto externos como internos a las estacas que son necesarios para la diferenciación de tejido y que no consideramos en este trabajo, por

ejemplo la edad de la planta madre, el estado fisiológico de las ramas que se utilizaron y la época en que se cortaron. Walte-Vega (2010) también obtuvo valores muy bajos de producción de tejido foliar y radicular, sobre todo en la zona más perturbada considerada por ella, no obstante no fueron tan bajos como los aquí reportados, lo que puede ser debido al año de colocación de mi experimento (2011), el cual presentó temperaturas particularmente altas comparadas con el 2008 (Fig.5) cuando Walte-Vega realizó su experimento. El crecimiento (cm) de la mayoría de los cultivos generalmente decae cuando las temperaturas son mayores a 35°C (FAO, 1985), y dado que la mayoría de los meses del presente estudio presentaron esas temperaturas, podría esperarse que haya sido eso lo que tuvo efectos adversos sobre mi especie de estudio. Además, en algún momento las estacas de ambas épocas de colocación estuvieron sometidas a un fuerte estrés hídrico que según se sabe, retarda la actividad metabólica CAM en algunas especies de *Sedum*, en particular disminuye la actividad antioxidativa de la superoxidasa dismutasa y la catalasa (Habibi y Hajuboland, 2010), de manera que hay más radicales libres en sus células, los cuales llegan a ser letales en grandes cantidades. Por otro lado, el exceso de agua en los meses de lluvia pueden ser un factor adverso para su establecimiento (Stephenson, 1994).

En agricultura y manejo forestal de plantas suculentas se sabe que los factores ambientales más importantes que definen la producción potencial de un cultivo son la radiación solar, la temperatura y el bióxido de carbono. Estos tres elementos, junto con las características del cultivo (fisiología, fenología y genotipo) son lo que definen el máximo potencial productivo de una zona agrícola (Leakey y Mesén, 1994; SAGARPA, 2010). Cada especie responde fisiológica y diferencialmente a los cambios ambientales, y se sabe que existe un intervalo óptimo de valores de cada factor ambiental el cual está determinado por los procesos fisiológicos de la especie como la transpiración, la fotosíntesis y la respiración (SAGARPA, 2010). En el caso de la temperatura, se ha utilizado como medida indirecta del crecimiento de los cultivos a los Días Grado Crecimiento (DGC) que representan la integración de la temperatura ambiental entre dos temperaturas limitantes, las cuales definen el intervalo en el que un organismo se encuentra activo; fuera de este intervalo el organismo no presenta un desarrollo apreciable o puede morir (Ojeda *et. al.*, 2006). Nuestros resultados sugieren que durante el experimento se sobrepasaron las temperaturas máximas o mínimas que las estacas colectadas de *S. oxypetalum* podían resistir. Por ello es necesario que en estudios posteriores se hagan experimentos fisiológicos de estacas de *S. oxypetalum* para determinar los valores críticos de esta especie, así como los días grados óptimos de su producción. Observamos que las temperaturas óptimas de producción de tejido fotosintético oscilaron entre 17 y 21°C, mientras para el establecimiento fueron de 12 a 15°C, mas no hay una tendencia clara que nos permita afirmar que esas son las temperaturas óptimas, además de que

para cultivos con metabolismo CAM (igual que *S. oxypetalum*) las temperaturas reportadas como óptimas para la fotosíntesis son de 25 a 30°C y en condiciones de humedad relativa alta (FAO, 1985; Leakey y Mesén, 1994) las cuales difieren mucho de las que obtuvimos. Estas diferencias no necesariamente señalan un error ya que Clausen (1959) describe a esta especie como propia de altitudes elevadas con menor temperatura. La incorporación del concepto Días Grado Crecimiento (DGC) para describir parámetros asociados a la restauración ecológica es una alternativa factible que puede hacer más eficientes los programas aplicados en áreas prioritarias para la conservación.

6.2.2. Plantas nodrizas

Nuestros resultados indican que los ramets de *S. oxypetalum* requieren de una planta nodriza para la producción de brotes, hojas y raíces, y para su establecimiento, por lo que nuestra primera hipótesis respecto a que la producción de brotes, hojas, raíces y el establecimiento sería mayor bajo las plantas nodrizas, no se rechaza o se acepta. Las plantas nodrizas confieren un amortiguamiento frente a condiciones ambientales extremas, en particular de la excesiva radiación solar y como consecuencia, las altas temperaturas (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Callaway y Pugnaire, 1999; Temperton y Zirr, 2004).

La cobertura en gran parte del año es mayor bajo *Opuntia* (Fig. 12A). Esto puede deberse a que los individuos de *B. cordata* en las zonas consideradas aún son pequeños, con ramas poco abundantes y escasas hojas. Sin embargo, *B. cordata* es una especie caducifolia en parte y en verano presenta muchas más hojas que en invierno, además de que muchas de éstas se caen como consecuencia de la herbivoría en sus hojas. Hoy en día, el tamaño de estos árboles en las zonas perturbadas de este estudio fue relativamente pequeño ($\bar{x} = 180 \pm 50$ cm de altura) y aunque sí aporta materia orgánica al suelo su contribución aún es poca. Con el paso del tiempo seguramente aumentará, lo que pudiera ser benéfico para las estacas bajo su dosel. Se observó que aunque *B. cordata* carece de hojas en la época de invierno, su cobertura presenta una correlación positiva con la humedad ($r^2 = 0.4$), de manera que en época de secas guarda humedad gracias a la materia orgánica bajo su dosel, que favorece la producción de raíces en las estacas colocadas en enero. En junio, el micrositio bajo *Opuntia* parece conservar mejor la humedad, ya que en la mayoría de los individuos había musgo bajo de su dosel, además se observó que sus cladodios se caían ocasionalmente, sobretodo en el mes de marzo, dando protección y humedad extra a las estacas. Esto nos indica que las condiciones bajo las diferentes plantas nodrizas, no son iguales a pesar de que no hubo diferencias significativas en las pruebas realizadas. Una interacción a probar, es el efecto del musgo en el intercambio gaseoso de las estacas, ya que presenta metabolismo C_3 con

liberación de CO₂ durante la noche, mientras que *Sedum* tiene metabolismo CAM con captura de CO₂ en la noche (Raven, 2005), esto pudo favorecer la producción de brotes en época de sequía y de raíces en la época de lluvias. Emilsson y Rolf (2005) señalan que la presencia de musgo incrementa la cantidad de nutrientes en el suelo, y dado que las raíces funcionan como órganos exploratorios (Goss, 1991) su producción pudo ser mayor en *Opuntia* debido al aumento en la cantidad de nutrientes en el suelo aunado a la cantidad de humedad, la concentración de CO₂ y la textura y la temperatura del suelo (Goss, 1991; Gavito, 2001). Se ha visto que estas condiciones pueden inducir la producción de etileno, que a su vez dispara la diferenciación meristemática y el crecimiento de las raíces adventicias (Visser *et. al.*, 1996). Por otro lado, se observó que bajo *Opuntia* había una presencia constante de arañas del género *Neoscona*, así como hormigas, abejas y moscas. No sabemos en qué grado estas especies puedan tener algún efecto sobre la supervivencia y producción de raíces, brotes y el establecimiento, lo que sí se sabe es que en pequeñas cantidades la herbivoría puede tener efectos de sobrecompensación y elevar la adecuación de una planta (Poveda *et. al.*, 2010). A pesar de las bondades que pareciera tener la presencia de musgo bajo *Opuntia*, en la propagación vegetativa de especies de *Sedum* con fines ornamentales no se recomienda utilizar como sustrato el *peatmoss* (basado en musgos), ya que aunque es un muy buen sustrato para *Sedum* también lo es para todos sus enemigos, como son algas, hongos, áfidos, entre otras plagas de las plántulas y estacas jóvenes de *Sedum* (Stephenson, 1994).

Como se mencionó anteriormente, 74.9% de las estacas utilizadas en el experimento no fueron capaces de producir ninguna estructura, esto muestra por un lado, que las condiciones de las plantas nodrizas seleccionadas no fueron suficientes para impedir que murieran los meristemas, como ocurre en zonas conservadas (Walte-Vega, 2010) y que entre la protección y la fisiología hay mucho camino que explorar. De acuerdo con Cranston *et al.* (2012) el sexo de las plantas facilitadoras (femenino, masculino y hermafrodita) influye en la asignación de recursos y consecuentemente en el nivel de facilitación que puedan otorgar las plantas bajo su copa. Según su estudio, las plantas hermafroditas del género *Silene* a altitudes superiores a los 2500 msnm pueden albergar un mayor número de especies dado que sus hojas son más largas, esto mismo podría aplicarse a *B. cordata* pues se sabe hay una asignación diferencial de recursos entre sexos, en donde el grosor de las hojas de plantas femeninas y masculinas, varían con el tiempo. En octubre las hojas de plantas masculinas son más gruesas que las femeninas, mientras que en agosto y febrero las plantas femeninas mantienen hojas más gruesas que las masculinas (González-Ramírez, 2012).

Por otro lado, pudiera ser que las plantas progenitoras de los ramets no fueron fisiológicamente capaces de desarrollar sus meristemas y establecerse. Esto se debe posiblemente a una asignación diferencial de recursos entre individuos progenitores, que estuvieron sometidos a diferentes presiones de selección, lo cual pudo afectar el establecimiento de las estacas. La asignación de recursos en especies tolerantes a la sombra, así como en plantas ubicadas en suelos pobres en nutrientes, es mayor hacia las raíces, las cuales generalmente son delgadas y largas. Las plantas que requieren más luz presentan mayor plasticidad fenotípica que las especies tolerantes a la sombra (Paz, 2003). Valdría la pena realizar estudios posteriores que especifiquen de qué individuos habría que obtener estacas para aumentar los porcentajes de establecimiento, así como el genotipo de las poblaciones de *S. oxypetalum* en esta zona, ya que nos permitiría conocer la capacidad fisiológica de los ramets para establecerse.

Al evaluar la factibilidad de utilizar una u otra planta nodriza, advertimos la generosidad de las plantas de *Opuntia* como nodrizas, ya que ofrecen características como la mayor humedad, la presencia de musgo asociado a su base, la herbivoría y la caída de cladodios, que permiten a las estacas presentar mayor cantidad en la producción de brotes, hojas y raíces y presencia de establecimiento. Estos resultados son importantes ya que son pioneros en el estudio del género como plantas nodrizas, que por el contrario siempre se les ha examinado en calidad de plantas facilitadas. Sin embargo, pese a todas sus virtudes como facilitadora de ramets de *S. oxypetalum* en el presente trabajo, no la sugeriré como la principal planta nodriza a considerarse en estrategias de restauración del PECM por cuatro razones principales: el musgo, el establecimiento, las relaciones filogenéticas y abundancia.

En relación al musgo, lo expliqué anteriormente diciendo que en la propagación vegetativa de especies de *Sedum* no se recomienda utilizar como sustrato basado en musgos, ya que en él se establecen plagas de plántulas y estacas jóvenes de *Sedum* (Stephenson, 1994).

En cuanto al establecimiento, de todas las estacas que se establecieron bajo *Opuntia* ninguna llegó al final de su ciclo anual. Por el contrario, las estacas bajo *B. cordata*, aunque se establecieron en menor cantidad, fueron las que al final del ciclo anual aún permanecían establecidas.

El punto de la distancia filogenética entre facilitadora y facilitada ha sido ampliamente estudiado (Webb *et. al.*, 2002, Valiente-Banuet *et.al.*, 2006, Valiente-Banuet y Verdú, 2007), y como se refirió en la introducción, a lo largo del tiempo las especies que están filogenéticamente más alejadas entran en una interacción de mutualismo facultativo, contrario a lo que pasa entre especies cercanas, que entran en una interacción de competencia mutuamente excluyente. De acuerdo a la filogenia de los angiospermas propuesta por Hilu *et. al.* (2003), *S. oxypetalum* es

filogenéticamente más lejano a *B.cordata* que de *Opuntia* (Fig.22). Por esta razón se espera que las estacas establecidas bajo tepozanes, entren en mutualismo más que en competencia y puedan coexistir.

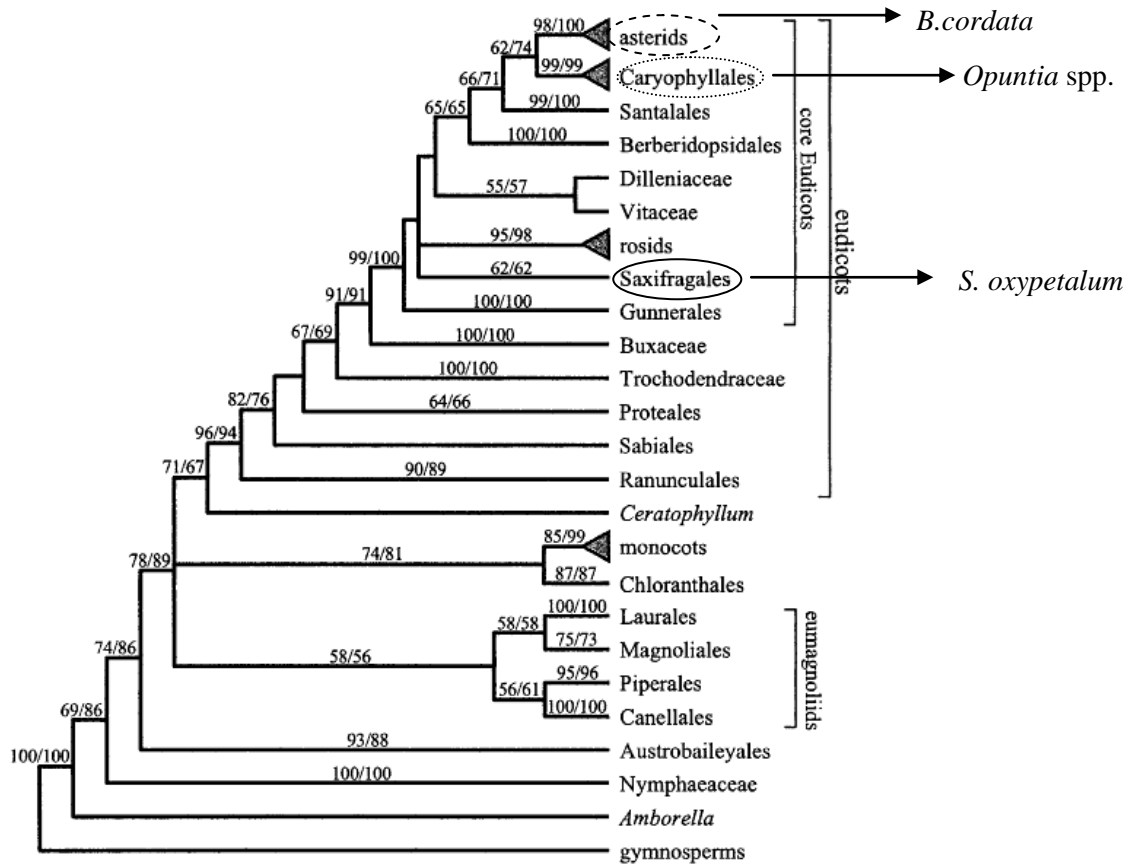


Figura 22. Resumen del árbol filogenético de las angiospermas basado en análisis de parsimonia de genes *matK*, utilizando a las gimnospermas como el grupo externo (Tomado de Hilu *et al.*, 2003)

Finalmente, González-Hidalgo *et al.* (2001) reportan que *B. cordata* en el matorral asociado a *Sedum* del PECM presenta la mayor densidad relativa (13.45; tomado como número de individuos por especie/total de individuos x 100, en 100 m²), además de ocupar el segundo lugar tanto en el índice de importancia (27.62) como en la cobertura relativa (12.14; tomado como el área de cada especie/área del total de especie x 100, en 100 m²), sólo por debajo de *Buddleia parviflora* (con valores de 5.73, 37.56 y 31.80, respectivamente). Por lo que su implementación en estrategias de restauración es más factible que la de *Opuntia* spp.

6.3. Factores que afectan el establecimiento

En ambas temporadas el establecimiento se presentó dos meses después del inicio en la producción de raíces, con una clara dependencia de la humedad. Las estacas colocadas en época de lluvias presentaron un número de raíces significativamente mayor, sin embargo su tasa de establecimiento fue muy similar al que presentaron las estacas de la época de secas. El tiempo que permanecieron establecidas las estacas de ambas temporadas sí fue diferente, en la época de enero, se establecieron un total de 21 estacas, con un tiempo promedio de establecimiento de 33.3 semanas (aproximadamente ocho meses). Al final del ciclo anual considerado en este estudio para las estacas de cada una de las épocas de colocación, una de las estacas aún estaba establecida. En el caso de las estacas de la época de junio, se establecieron 22 estacas, con un tiempo promedio de establecimiento de 20.9 semanas (aproximadamente 5 meses). Las estacas de ésta época dejaron de establecerse a los 11 meses de haber sido colocadas. Estos resultados, concuerdan con los obtenidos por Walte-Vega (2010) y sugieren que las estacas de enero tienen mayores probabilidades de permanecer establecidas aun cuando su tasa de establecimiento e IET sea menor, y que pueden incorporarse a la población incluso si permanecen en el suelo por varios meses a la espera de las lluvias. Lo obtenido con el establecimiento, hace suponer que al igual que en la producción de brotes, los individuos que fueron cortados y colocados en días cortos, en época de reposo (época seca) tienen mayor activación y regeneración meristemática que favorece su persistencia en campo (Reed, 1923; Paterson y Rost, 1979; Castellanos y Bonfil, 2013).

Las oscilaciones en el establecimiento, así como la latencia que pueden presentar los meristemas para su diferenciación, podría ser entendida por dos maneras: por un lado, que los todos los meristemas responden a ciclos anuales de la fenología de *S. oxypetalum*. Por otro lado, que los meristemas de *S. oxypetalum* tienen un crecimiento determinado que se bloquea de forma temporal en respuesta a condiciones ambientales particulares (Salisbury y Ross, 1994). En algunas cactáceas y pteridofitas (Boke, 1979; Dubrovsky, 1997) se ha reportado que el agotamiento de los meristemas (i.e. la pérdida de la actividad meristemática) presenta un comportamiento dependiente de la temperatura en el que los periodos de mayor crecimiento son con una temperatura promedio menor a 22° C, mientras que con temperaturas mayores a 32°C el crecimiento de la raíz se frena (Gladish y Rost, 1993). También es conocido que el agotamiento meristemático es requisito para que se desarrollen las raíces laterales, por lo que la ausencia tanto de raíces como de establecimiento no necesariamente indica que la respuesta de la planta haya sido negativa, sino que puede estarse iniciando algún otro proceso. Finalmente, no se descarta que tanto la presencia-ausencia de raíces y establecimiento, así como que no hubo una correlación

positiva entre el número de raíces y el establecimiento, fue debido a cambios en la disposición de nutrientes, lo que resalta el carácter exploratorio de las estructuras radiculares (Goss, 1991; Raven, 2005). Posiblemente estas suposiciones no representan una tricotomía, ya que pueden estar actuando simultáneamente e incluso con factores abióticos. Son necesarios estudios fisiológicos específicos que determinen el tipo de crecimiento que presentan los meristemas, así como los factores que regulan sus mecanismos de regeneración.

El tamaño de las estacas es un factor que influye de manera importante en su supervivencia, pues está relacionado con la cantidad de nutrientes y agua que pueden almacenar en el tallo, y dado que en el proceso de formación de raíces la demanda de nutrientes es muy elevada, es necesario que las estacas presenten un tamaño adecuado (San Miguel *et. al.*, 1999). La traslocación, reasignación y diferenciación de los recursos son fenómenos que bien valdría la pena estudiar en esta especie ya que podrían tener efectos importantes en su establecimiento.

De acuerdo con Walte-Vega (2010) los individuos de *S. oxypetalum* pueden formar propágulos vegetativos de dos maneras: una por la fractura mecánica de fragmentos de las ramas de individuos adultos establecidos y el otro por la fractura completa del individuo en fragmentos grandes. Dadas las bajas tasas de establecimiento en ambientes perturbados de experimentos con fracturas de ramas, se podría suponer que los fragmentos de mayor tamaño tendrán mayores tasas de establecimiento. La fragmentación de individuos completos de una planta exitosa podría interpretarse como la expansión y exploración de sitios a corta distancia. Mientras que los fragmentos más pequeños permiten explorar micrositios más alejados de la planta de origen. Ambos casos encajarían en un patrones de reclutamiento inicial de plántulas, reportado para semillas pequeñas y en el que sólo existe reclutamiento de plántulas al inicio del establecimiento de una población en un sitio, pero conforme pasa el tiempo sólo se reclutan ramets (Eriksson, 1997). No se sabe en qué medida contribuyan a la dinámica poblacional de ambientes perturbados los fragmentos pequeños y los grandes, así como las semillas de *S.oxypetalum*. Se sabe que en sitios perturbados sus tasas de germinación son nulas (Martínez-Villegas, 2012), y el presente estudio demuestra que la tasa de establecimiento de fragmentos pequeños es baja (2.8%), sin embargo es similar e incluso mayor a la tasa obtenida de semillas en sitios conservados (2.2%), lo que sugiere que hay una asignación diferencial de recursos entre estas formas alternativas de propagación, la cual incide sobre la dinámica de las poblaciones, así como en su evolución (Caswell 1985; Cook 1985). Los fragmentos vegetativos bajo una planta nodriza, son una estrategia exitosa que permite la colonización de ambientes poco favorables sin pasar por la fase crítica de la germinación (Cook, 1983, Mandujano *et. al.*, 1998). Cabe señalar que el establecimiento de las estacas está negativamente correlacionado con la temperatura, es decir que

S. oxypetalum es sensible a temperaturas elevadas, por lo tanto en un año menos caliente es probable que el establecimiento de fragmentos vegetativos pequeños en sitios perturbados y bajo una planta nodriza sea mucho mayor a los obtenidos en esta investigación. West *et. al.* (1979), Perryman *et. al.* (2001), y Colket (2003), señalan que es común que las semillas de plantas de ambientes áridos, permanezcan por varios años formando un banco de semillas hasta que se presenta un pulso de reclutamiento determinado por alguna característica ambiental particular, como ciertas condiciones de precipitación o la temperatura, que propician la germinación y el establecimiento de múltiples semillas. Se ha reportado que en *Artemisa tridentata*, un arbusto de ambientes áridos en Estados Unidos, estos pulsos ocurren dentro de largos periodos cíclicos con picos en intervalos de 9 a 13 años (Colket, 2003). Una propuesta de la dinámica de establecimiento que podría estar ocurriendo en *S. oxypetalum* es que presente también estos pulsos de reclutamiento de semillas, y que en los intervalos entre pico y pico, el establecimiento sea a través de la fragmentación de sus ramas de las maneras anteriores. Esto sugeriría que la propagación vegetativa no compromete la diversidad genética y que es una estrategia eficaz para su establecimiento. Habría que realizar estudios de la dinámica poblacional de *S. oxypetalum* así como de su estructura genética para verificar o descartar este argumento.

El índice de establecimiento en el tiempo es una aproximación cuantitativa de qué tan eficiente es la producción de raíces adventicias en términos de la colonización de nuevos micrositios así como un indicador del éxito del establecimiento a lo largo del tiempo (Walte-Vega, 2010). Los IET del presente trabajo (0.15 en promedio) son mayores a los obtenidos por Walte-Vega (<0.1) en zonas perturbadas, lo que confirma la necesidad de una planta nodriza por parte de las estacas. Se observó que hubo mayor frecuencia de establecimiento bajo *Opuntia*, no obstante las estacas debajo de *B. cordata* permanecieron establecidas por periodos más prolongados.

En cuanto a la orientación en la que fueron colocadas las estacas, no se encontraron diferencias significativas entre las distintas orientaciones, a pesar de que en estudios similares en el área con *Quercus rugosa* sí se han encontrado diferencias importantes (Mendoza-Hernández y Orozco-Segovia, *com. pers.*). Esto coincide con lo descrito con Clausen (1959) para *S. oxypetalum* a lo largo de su distribución, en el que no tiene una orientación preferencial para establecerse.

Si bien este estudio demuestra la importancia de las plantas nodrizas para el establecimiento de *S. oxypetalum*, valdría la pena realizar estudios sobre la supervivencia de dichas estacas, ya que se sabe que algunas plantas dependen de una planta nodriza para establecerse, pero su supervivencia posterior no se ve afectada por éstas (Bonfil *et al.*, 2003). Es

difícil definir un sitio seguro para el establecimiento, pues son muchos los factores que determinan el éxito o el fracaso del establecimiento de una planta, ya sea a partir de semilla o de estructuras vegetativas (Zhang *et.al.*, 2009). Sin embargo con los resultados obtenidos en este trabajo podemos resumir que un sitio propicio para la propagación de estacas vegetativas de *S. oxypetalum* serán aquellos con poco suelo formado, en donde se presente una buena drenación y que estén previamente colonizados por otras plantas.

6.4. Restauración con estacas de *S. oxypetalum* y su importancia en el PECM

Ruiz-Amaro (1996) y Mendoza-Hernández *et. al.* (2013) coinciden en que bajo la copa de *S. oxypetalum* se presenta una densidad y riqueza de especies significativamente alta comparada con la de otras especies y sitios abiertos. *S. oxypetalum* presentó tanto individuos de su misma especie como de otras especies perennes características de estadios serales avanzados. Estos estudios indican que *S. oxypetalum* es una especie potencialmente facilitadora con importantes implicaciones en las zonas perturbadas del PECM, por lo que debe ser considerada para la regeneración de los matorrales de la zona.

Por otro lado, la propagación clonal puede aplicarse en trabajos de restauración ecológica, dado que en general los ramets son estructuras con más posibilidades de sobrevivir que las semillas (Walte-Vega, 2010). El presente estudio demostró que las estacas de *S. oxypetalum* no necesariamente responden a ese patrón, sin embargo el hecho de que las estacas de enero tuvieran mayores probabilidades de permanecer establecidas aun cuando su tasa de establecimiento fue menor, implica que pueden incorporarse a la población incluso si permanecen en el suelo por varios meses a la espera de las lluvias, generando algo parecido a un banco de semillas en un ciclo de latencia (Egley, 1995), pero en su equivalente vegetativo. Lo que además se relacionaría con la posibilidad de que estén ocurriendo en *S. oxypetalum* pulsos de establecimiento de estructuras vegetativas dentro de largos periodos cíclicos y con los cuales han colonizado desde hace 30 años los ambientes perturbados en el PECM.

Los trabajos realizados con esta especie en la zona (Martínez-Villegas, 2009; Walte-Vega, 2010, Mendoza-Hernández, 2013) así como el presente trabajo, sugieren que no es una especie pionera, sino que se trata de una especie de estadios serales avanzados. Por lo tanto, la recuperación de sitios perturbados aun con la utilización de plantas nodrizas, requiere de décadas antes de que *S. oxypetalum* pueda ser dominante.

Desde el punto de vista reproductivo, cabe destacar que varias especies de *Sedum*, *Crassyla* y otros géneros relacionados a las Crasuláceas pueden propagarse muy bien

vegetativamente, lo que ha sido reconocido como una ventaja por los horticultores (Yarbrough, 1936; Stephenson, 1994). En horticultura se recomienda que la propagación vegetativa de estacas de *Sedum frutescens* y *S. oxypetalum* se utilicen partes jóvenes de la planta progenitora lo más suculentas posibles, que se coloquen erectas y en grupo durante la primavera, ya que se ha observado que prosperan cuando hay un poco de competencia con otras plantas (Stephenson, 1994).

Además, Martínez-Villegas (2012) encontró que la aplicación de ácido giberélico incrementa el desarrollo de cotiledones en semillas. Un estudio a realizar sería evaluar el tratamiento de estacas con ácido giberélico y corroborar si esto aumenta la producción de estructuras foliares, que de ser así podría esperarse que también presenten mayor cantidad de raíces con base en las correlaciones obtenidas en el presente trabajo. Como parte de las estrategias de restauración se podrían utilizar estacas con raíces propagadas en vivero (Vázquez-Yanez *et al.*, 1997), y de no contarse con los recursos para implementar eso, yo recomendaría colocar estacas de más de 10 cm de longitud y diámetro mayor a 3 cm, cortadas y colocadas en enero bajo un tepozán, ya que de otra manera una estrategia basada en la introducción de estacas de 10 cm y de 2.5 cm de diámetro, como las utilizadas en este estudio, sería extremadamente ineficiente. Por otro lado, Cranston *et al.* (2012) indican que la propagación vegetativa se ve favorecida por altitudes menores, de manera que se podrían utilizar trasplantes de estacas propagadas en altitudes bajas a altas. Además, habría que considerar ciclos de Niño/Niña para evitar trabajar en años demasiado calientes.

VII. CONCLUSIONES

- ❖ La presencia de una planta nodriza fue crucial para el establecimiento de ramets de *Sedum oxypetalum*.
- ❖ Hay mayor producción de brotes, hojas y raíces en las estacas colocadas bajo plantas nodrizas.
- ❖ La luz y la temperatura son los factores que inciden significativamente en la producción de tejido fotosintético.
- ❖ La humedad relativa alta induce la producción de raíces.
- ❖ La producción de brotes foliares es determinante para la producción de raíces.
- ❖ Temperaturas superiores a 30°C afectan negativamente el establecimiento de los ramets.
- ❖ Las estacas de *S. oxypetalum* pueden permanecer viables por tiempos prolongados aún sin la producción de algún tipo de tejido.
- ❖ El tiempo promedio para que una estaca de *S. oxypetalum* colocada en cualquiera de las dos épocas consideradas se establezca, es de 4 meses.
- ❖ La restauración por medio de estacas pequeñas (10 cm de longitud y 2 cm de diámetro) no es una opción viable, aún bajo plantas nodrizas.

REFERENCIAS

- Álvarez, C. E. 1992. *Condiciones de temperatura y precipitación en el suroeste del Distrito Federal*. Tesis de licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Andel V. J. y Aronson, J. 2006. *Restoration Ecology. The new frontier*. Blackwell Publishing. USA. pp.4-7
- Batis-Muñoz, A I., Alcocer Silva, M. I., Gual Díaz, M., Sánchez Dirzo, C. y C. Vázquez Yanes, 1999. *Árboles mexicanos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación*. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Bases de datos SNIB2010-CONABIO proyecto No. J084. México, D.F.
- Begon, M., J. Harper y C. Townsend. 2006. *Ecology; individuals populations and communities*. Fourth edition. Blackwell Scientific Publications. UK.
- Boke, N.H. 197. Root glochids and root spurs of *Opuntia arenaria* (Cactaceae). *American Journal of Botany* **66(9)**:1085-1092.
- 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., 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.; Rodríguez de la Vega, H. y Peña V. 2003. Evaluación del efecto de las plantas nodrizas en el establecimiento de una plantación de *Quercus* L. *Ciencia Forestal en México* vol. 25. 88: 59-73 pp.
- 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.
- Borchert, R. y Rivera G. 2001. Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees. *Tree Physiology* 21: 213-221.
- Bradshaw, A.D. 1983. The reconstruction of ecosystems. *Journal of Applied Ecology*. **20**: 1-17.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México*, Vol.1. UNAM, México, D.F.
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. 2002. Model selection and inference: A practical information-theoretic approach. Springer-Verlag. New York.
- Cabrera, L. 1995. Ecología comparativa de dos comunidades de aves en un bosque templado del Ajusco Medio, Distrito Federal. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 111 pp.
- Cabrera, L., Mendoza, P., Peña, V., Bonfil, C. y J. Soberón. 1998. Evaluación de una plantación de encinos (*Quercus rugosa* NEE) en el Ajusco Medio, Distrito Federal. *Agrociencia* **32**: 149-156.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among the plants. *The Botanical Review* **61**:306-349.
- Callaway, R.M. y F.I. Pugnaire. 1999. Facilitation in plant communities. Páginas 623-648 en F.I. Pugnaire y F. Valladares (eds). *Handbook of functional Plant Ecology*. Marcel Dekker. Inc., Nueva York, Estados Unidos.
- Callaway, R.M. 2007. *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Berlin: Springer.
- Cano-Santan, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* **41**: 58 -68.
- Cano-Santana, Z., I. Pisanty, S. Segura, P. Mendoza-Hernández, R. León-Rico, J. Soberón, E. Tovar, E. Martínez-Romero, L. Ruiz y A. Martínez-Ballesté. 2006. Ecología, conservación restauración y manejo de las áreas naturales y protegidas del pedregal del Xitle. Pp. 203-226, en: Oyama, K. y A. Castillo (eds.), *Manejo, Conservación y Restauración de Recursos Naturales en México*. Siglo XXI y UNAM, México.
- Carrillo-Trueba, C. 1995. *El pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

- Carrillo-Angeles, I. y Mandujano, M. 2011. Patrones de distribución espacial en plantas clonales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **89**:1-18.
- Castellanos, C. y Bonfil, C. 2013. Propagation of three *Bursera* species from cuttings. *Botanical Sciences* en prensa.
- Castillo-Argüero, S.; Montes-Cartas, G.; Romero-Romero, M. A.; Martínez-Orea, Y.; Guadarrama-Chávez, P.; Sánchez-Gallén, I. y Núñez-Castillo Oswaldo. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **74**: 51-75
- Caswell H. 1985. The evolutionary demography of clonal reproduction. En **Population biology and evolution of clonal organisms** (J.B.C. Jackson, L.W. Buss & R. Cook, eds). Yale University Press, New Haven, p.187-224.
- Caswell, H. 1985. The evolutionary demography of clonal reproduction. *Population biology and evolution of clonal organisms* (eds J. B. C. Jackson, L. W. Buss y R. E. Cook), pp. 254-296. Yale University Press, New Haven.
- Chapin III, F.S., Autum, K. y Pugnaire, F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, **142** (suplemento): s78-s92.
- Chapin, F.S., III. 1991. Integrated responses of plants to stress: A centralized system of physiological responses. *Bioscience* 41:29-36.
- Christensen, N. L. y R. K. Peet. 1980. Succession: A population process. *Vegetation*. Vol. 43:131-140.
- Clausen, R. T. 1959. *Sedum of the trans-mexican volcanic belt: an exposition of Taxonomical Methods*. Cornell University Press. Ithaca, Nueva York.
- Clements F. E., 2004 en Temperton, V. y J. Hobbs. 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
- Clements, F.E., 1916. *Plant Succession: analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute of Washington Publication. No. 242. Washington, DC.
- Cody, M.L. 1993. Do Cholla Cacti (*Opuntia* spp., subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert?. *Journal of Arid Environments* **24**:139-154.
- Colket, E. 2003. Long-term vegetation dynamics and post-fire establishment patterns of sagebrush steppe. Tesis de maestría. Universidad de Idaho, EUA.
- Comisión de Recursos Naturales (CORENA), 2010. *Áreas Naturales Protegidas*. Disponible en http://www.sma.df.gob.mx/corena/mapa_zonas.html
- CONAGUA, 2012. Datos de la estación meteorológica automatizada (EMA) Ecoguardas. Registros facilitados por Emmanuel Álvarez Ramírez de CONAGUA, en octubre de 2012.
- Connell, J. H. y Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, **111**: 1119-1144.
- Cook R.E. 1983. Clonal plant populations: A knowledge of clonal structure can affect the interpretation of data in a broad range of ecological and evolutionary studies. *American Scientist* **71**:244-253.
- Cook R.E. 1985. Growth and development in clonal plant populations. En **Population biology and evolution of clonal organisms** (J.B.C. Jackson, L.W. Buss & R. Cook, eds). Yale University Press, New Haven, p.259-296
- CORENA, 2010. Atlas Geográfico del Suelo de Conservación del Distrito Federal. Gobierno del Distrito Federal. http://www.sma.df.gob.mx/corena/index.php?option=com_content&view=article&id=85&Itemid=41
- Cranston, B.; Callaway; R.M.; Monks, A. y K. J. Dickinson. 2012. Gender and abiotic stress affect community-scale intensity of facilitation and its costs. *Journal of Ecology* **100**: 917-922

- de Kroon, H.; Fransen, B.; van Rheenen, J.; van Dijk, A. y R. kreulen. 1996. High levels of inter-ramet water translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labelling. *Oecología* **106**:73-84.
- Dubrovsky, J. G. 1997. Determinate primary-root growth in seedlings of Sonoran Desert Cactaceae; its organization, cellular basis, and ecological significance. *Planta* **203**:85-92.
- During, H. J. 1990. Growth patterns among bryophytes. En J. Van Groenendael y H. De Kroon (eds). *Clonal growth in plants: regulation and function*, 153-176. SPB Academic Publishing. The Hague, The Netherlands.
- Eckert, C.G. 1999. Clonal plant research: proliferation, integration, but not much evolution. *American Journal of Botany* **86** (11): 1649-1654.
- Egley, G.H. Seed germination in soil:dormancy cycles. En Kigel, J. y G. Galili (eds.) *Seed Development and Germination*. Pp.529-543. Marcel Dekker, Inc. Nueva York, EUA.
- Emilsson, T., K. Rolf.2005. Comparison of establishment methods for extensive green roofs in southern Sweden. *Urban Forestry & Urban Greening* **3** (2): 103-111.
- 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.
- Esau, K. 1977. *Anatomy of seed plants*. John Wiley and Sons, Nueva York.
- Everitt, B.S. 1977. *The analysis of contingency tables*. Chapman and Hall. UK. Pp. 128
- FAO, 1985. Guidelines: Land evaluation for irrigated agriculture. Developing the specifications and critical limits of class-determining factors. *FAO soils bulletin* **55**. Disponible en <http://www.fao.org/docrep/X5648E/x5648e0e.htm>
- Flores, J.C. 2004. Estudio demográfico del Tepozán (*Buddleia cordata* Kunth) en el ajusco medio. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Franco A. C. y Nobel P.S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of ecology* **77**:870-886.
- G. Habibi y R. Hajiboland. 2010. Photosynthetic Characteristics and antioxidative responses in Three Species of Crassulaceae following drought stress. *Journal of Sciences, Islamic Republic of Iran* **21** (3): 205-212.
- García, F. 2004. Demografía modular de una planta perenne mediterránea (*Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss). *Ecosistemas* **13** (3): 129-133.
- Garner W. y Steinberger Y. 1989. A proposed mechanism for the formation of the “fertile islands” in desert ecosystems. *Journal of Arid Environments* **16**:257-262
- 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.
- Gladish, D.K. y T.L. Rost. 1993. The effects of temperature on primary root growth dynamics and lateral root distribution in garden pea (*Pisum sativum* L. c.v. “Alaska”). *Environmental and Experimental Botany* **33**:243-258.
- Gleason, Henry A. 1927. Further views on the succession concept. *Ecology* **8**(3): 299-326.
- González-Hidalgo, B.; Orozco-Segovia, A. y N. Diego-Pérez. 2001. La vegetación de la Reserva Ecológica Lomas del Seminario, Ajusco, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **69**: 77-99.
- González-Ramírez, I. 2012. Comparación de la comunidad de artrópodos epífitos asociados a plantas masculinas y femeninas de *Buddleia cordata* (Loganiaceae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 57pp.
- Gordon L. J.; Peterson G. D.; Bennett E. M. 2008. Agricultural modifications of hydrological flows create ecological surprises. *Trends in Ecology and Evolution*. Apr; **23**(4):211-9.
- 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.

- Guadarrama-Chávez, P.; Sánchez-Gallén, I. & Núñez-Castillo Oswaldo. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, junio, número 074. Distrito Federal, México. Pp. 51-75
- Guàrdia R.; Raventos, J. y Caswell H. 2000. Spatial growth and population dynamics of a perennial tussock grass (*Achnatherum calamagrostis*) in a badland area. *Journal of Ecology* 88 (6): 950-963
- Guillot, O. D.; Laguna, L.E. y J. A. Rosselló. 2008. **La familia Crassulaceae en la flora alóctona valenciana**. Monografías de la revista *Bouteloua*, No. 4, 106 pp. Valencia, España.
- Habibi, G. y R. Hajiboland. 2010. Photosynthetic Characteristics and antioxidative responses in Three Species of Crassulaceae following drought stress. *Journal of Sciences, Islamic Republic of Iran* 21 (3): 205-212.
- Harder, R. 1948. Vegetative and reproductive development of *Kalanchoe blossfeldiana* as influenced by photoperiodism. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 2: 117-138.
- Harper, J. L. 1990. "The heuristic value of ecological restoration", en W. R. Jordan III, E. Gilpin y D. Aber (eds.) *Restoration Ecology: A Synthetic Approach to Ecological Research*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 35-45.
- Hay, R. y D. Kemp. 1990. Primordium initiation at the stem apex as the primary event controlling plant development. *Plant, Cell and Environment* 13:1005-1008.
- Heide, O. M. 1965. Effects of 6-benzylamino-purine and 1-naphthaleneacetic acid on the epiphyllous bud formation in *Bryophyllum*. *Planta* 67: 281-296.
- Hilu, K., Borsch, T., Müller, K., Soltis, D., Soltis, P., Savolainen, V., Chase, M., Powell, P., Lawrence, A., Evans, R., Sauquet, H., Neinhuis, C., Slotta, T., Rohwe, J., Campbell, C. y L. Chatrou. 2003. Angiosperm phylogeny based on *MATK* sequence information. *American Journal of Botany* 90 (12): 1758-1776
- Jacobsen, H. 1954. *Handbuch der sukkulenten Pflanzen*. Veb Gustavo Fisher Verlag. Jena.
- Jónsdóttir, I. S. y M. A. Watson. 1997. Extensive physiological integration: an adaptive trait in resource-poor environments? En: Kroon, H., van Groenendael, J. **The ecology and evolution of clonal plants**. Backhuy Publishers. The Netherlands.
- Kachi, N. y H. Rorison. 1991. Root and shoot activity of two grasses with contrasted growth rates in response to low nutrient availability and temperatura. 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.; Klimesova J.; Hendriks R. y J. van Groenendael. 1997. Clonal plant 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.
- Leakey, R. y Mesén, F. 1994. Métodos de propagación vegetativa en árboles tropicales: enraizamiento de estacas suculentas. Capt. 10 en Cornelius J., Mesén, F. y Corea E. (eds.) **Manual sobre Mejoramiento Genético Forestal**. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica.
- Liu, J. y Noshiro, S. 2003. Lack of latitudinal trends in Wood anatomy of *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae), a species with a worldwide distribution. *American Journal of Botany* 90 (4): 532-539.
- Lohengrin, A. y E. Badano. 2010. Consequences of facilitation on species diversity in plant communities. En Pugnaire, F. I.(ed). 2010. *Positive Plant Interactions and Community Dynamics*. CRC Press. Fundación BBVA. USA. pp. 39-51.
- Mandujano M.C., Montaña C., Méndez I. y Golubov J. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 86: 911-921.

- 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.
- Mandujano, M.C., Flores-Martínez, A., Golubov, J. y E. Ezcurra. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The Southwestern Naturalist* **131**:459-490.
- Martínez, Romero E. 1996. La restauración ecológica. *Ciencias num.* 43 Julio-septiembre. Pp 56-61
- Martínez-Romero, E. 1997. Estudio demográfico de *Sedum oxypetalum* (Crassulaceae) en Lomas del Seminario, Ajusco Medio, D.F. Tesis de Maestría (Ecología y Ciencias Ambientales) Facultad de Ciencias, UNAM.
- Martínez-Romero, M. M. 1997. *Fenología de especies herbáceas y arbustivas del Parque Ecológico de la Ciudad de México, Ajusco Medio*, D. F. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.
- Martínez-Villegas, J. A. 2009. *Germinación de Sedum oxypetalum H. B. K. (Crassulaceae) en ambientes contrastantes del Ajusco Medio, D. F.* Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- McLellan A. J.; Prati D.; Kaltz O. y Schmid B. 1997. Structure and analysis of phenotypic and genetic variation in clonal plants. En J. En: Kroon, H., van Groenendael, J. **The ecology and evolution of clonal plants**. Backhuy Publishers. The Netherlands.
- Mendoza_Hernández, P. E. 2003. El tepozán. *Ciencias* 70: 32-33
- Mendoza-Hernández P. E.; Orozco S.; A. y Pissanty I. 2010. Germination, Emergence, and Survival of *Buddleja cordata* in an Urban Forest. *Ecological Restoration*. (28):3, pp. 263-265.
- Mendoza-Hernández, P. E.; Orozco-Segovia, A.; Meave, J., Valverde, T. y M. Martínez-Ramos. 2013. Vegetation recovery and plant facilitation in a human-disturbed lava field in a megacity: searching tools for ecosystem restoration. *Plant ecology* **214**:153-167.
- Mogie, M. 1992. The evolution of asexual reproduction in plants. Chapman y Hall, New York, N.Y.
- Mulder, C.P., Uliassi, D. y D. Doak. 2001. Physical stress and diversity-productivity relationships: The role of positive interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**:6704-08.
- Niklas, J.K. 1976. Plant evolution and the reciprocity model. *Ann. Bot.* **40**:1255-64
- Niklas, J.K., Tiffney, B.H., y A. H. Knoll. 1980. Apparent changes in the diversity of fossil plants. *Evol. Biol.* **12**:1-89.
- Nobel, P.S., y J. Sanderson. 1984. Rectifier-like activities of roots of two desert succulents. *Journal of Experimental Botany* **35**: 727-737.
- NOM-059-ECOL-2001 Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Catálogo de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión y cambio-Especies en riesgo. Publicada en el Diario Oficial de la Federación el 6 de marzo de 2002.
- Norman, E. M. 1966. The genus *Buddleia* in North America. *Gentes Herbarum* **11**:47-101
- Ojeda, B. W., Sifuentes, I. E., Unland, W. H. 2006. Programación integral del riego en maíz en el norte de Sinaloa, México. *Agrociencia* 40: 13-25.
- Oliver, C.D. y B.C. Larson. 1996. *Forest stand dynamics*. John Willey & Sons, Londres, Reino Unido.
- Olvera, C. Y. 2001. *Estudio ecofisiológico de la germinación, supervivencia y crecimiento de Opuntia tomentosa S.D. en la Reserva del Pedregal de San Ángel*. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Ortiz, Z. 1996. *Actividad antibacteriana de la raíz de Buddleia cordata*. Tesis de licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM. Tlalnepantla, Estado de México. 75 pp.
- Padilla F.M. y Pugnaire F.I. 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology* 21: 489-495.
- PAOT, 2003. *Informe anual: Agua*. Disponible en <http://www.paot.org.mx/centro/paot/informe2003/temas/agua.pdf>

- 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.
- Perryman B.L., Maier, A.M., Hild, A.L. y R.A. Olson. 2001. Demographic characteristics of 3 *Artemisia tridentate* Nutt. Subspecies. *Journal of Range Management* **54**: 166-170.
- Pickett, S. y P. Whitte. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. California, USA.
- Pickett, S.T.A., M. Cadenasso y S. Bartha. 2001. Implications from the Buell-Small Succession Study for vegetation restoration. *Applied Vegetation Science* **4**: 41-52.
- Posada, D. Y Buckley, T.R. 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of akaike information criterion and bayesian approaches over likelihood ratio tests. *Systematic Biology*, **53**: 793-808.
- Poveda, K; Jimenez, MIG; Kessler, A. 2010. The enemy as ally: herbivore-induced increase in crop yield. *Ecological applications*, **20** (7): 1787-1793.
- Power, M. E.; Tilman, D.; Ester, J. A.; Menge, B. A.; Bond, W. J.; Mills, L. S.; Daily, G.; Castilla, J. C.; Lubchenco, J.; y Paine, R. T. 1996. Challenges in the quest for key-stones. *Bioscience*. **46**: 8. Pp 609-620
- Programa General de Ordenamiento Ecológico del Distrito Federal (PGOEDF), 2000. Gobierno del Distrito Federal, Secretaría del Medio Ambiente. Comisión de Recursos Naturales y Desarrollo Rural.
- Pugnaire, F. I.(ed). 2010. Positive Plant Interactions and Community Dynamics. CRC Press. Fundación BBVA. USA. pp: xiii-xvii
- Puigdefábregas, J. y F.I. Pugnaire. 1999. Plant survival in Arid Environments. Páginas 381-406 en F.I. Pugnaire y F. Valladares (eds). *Handbook of functional Plant Ecology*. Marcel Dekker. Inc., Nueva York, Estados Unidos.
- Raunkiaer, C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press. Oxford. 632 pp.
- Raven, P. H.; Evert, R. F. y Eichhorn, E. Susan. 1992. Biología de las plantas. Cuarta edición. Editorial Reverté. España. 721 pp.
- Raven, P. H.; Evert, R. F. y Eichhorn, E. Susan. 2005. Biology of Plants. Seventh edition. W. H. Freeman and Company Publishers. N.Y. USA. 686 pp.
- Reed, E. 1923. Hypothesis of formative stuffs as applied to *Bryophyllum calycinum*. *Bot. Gaz.* **75**: 113-142.
- Reyes O., M. 2001. *Modelo de la respuesta germinativa de diferentes poblaciones de Wigandia urens (Ruíz et Pav.) Kunth en un gradiente de temperaturas constantes*. Tesis para obtener el grado de Maestra en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.
- Rivera, G., Elliott, S., Caldas L., Nicolossi, G., Coradin V. y R. Borchert. 2002. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees* **16**:445-456.
- Rodríguez, H. 2003. Estructura poblacional y distribución espacial de *Senecio praecox* en el Ajusco Medio, D.F. Implicaciones para su reintroducción en sitios perturbados. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. Pp:78.
- Rojo, A. y J. Rodríguez. 2002. *La flora del Pedregal de San Ángel*. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT. México, D. F. p. 7- 11.
- Romero, S., Aguilar, S. y Rojas E. 2003. *Buddleja cordata* H.B.K. SSP. *Cordata* (Buddlejaceae): propagación y anatomía de la madera. *Polibotánica* **16**: 63-78.
- Rost, T. L., and K. Paterson. 1976. The developmental anatomy of adventive plantlets from leaves and leaf segments of *Crassula argentea* (Crassulaceae). *Bot. Gaz.* **137**: 203-210.

- Ruiz-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, G. C. y J. Rzedowski. 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México*, 2° ed. Instituto de Ecología, A.C. y CONABIO. Pátzcuaro, Michoacán.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel, Distrito Federal, México. An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Mex.
- Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Edit. Limusa. México, D. F. 432 pp.
- Rzedowski, J. 1988. *Vegetación de México*. 4ª ed. Editorial Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Rzedowski, J. 1995. Epílogo. In: C. Carrillo T., *El Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp. 165-167.
- Rzedowski, J. y Calderón G. 2002, Prólogo en Rojo, A. y J. Rodríguez. 2002. *La flora del Pedregal de San Ángel*. Instituto Nacional de Ecología. México, D. F. p. 7-9.
- SAGARPA, 2010. Informe final: Apoyo en la evaluación del impacto del cambio climático en la productividad de la agricultura de riego y temporal del estado de Sinaloa. Anexo técnico IMTA-INIFAP RD091.6. Centro de Investigación Regional del Noroeste Campo Experimental Valle del Fuerte Juan José Ríos, Sinaloa, Julio de 2010.
- Salisbury F.B. y C. W. Ross. 1994. *Fisiología Vegetal*. Grupo, Editorial Iberoamérica, México. 759 p.
- San Miguel, F., C.M. De Clavijo, C. Basso y A. Trujillo. 1999. Enraizamiento de estacas de onoto. *Agronomía tropical* 49:69-79.
- SAS Institute Inc., 1995. *JMP Statistics and Graphics Guide*. SAS Institute Inc., Cary, NC, 521pp.
- Schteingart, M. 1987. Expansión urbana, conflictos sociales y deterioro ambiental en la Ciudad de México. El caso del Ajusco. *Revista Estudios Demográficos y Urbanos*. No.3, vol.2. El Colegio de México, D.F.
- Smith R. L y Smith T. M. 2001. *Ecología*. 4ª edición. Pearson. Madrid, España. 642 pp.
- Soberón, J., de la Maza, R., Hernández, A., Bonfil, C., Careaga, S., Gamboa, J., García, P. y G. Espinoza. 1991. *Informe Técnico Final del Primer Año del Proyecto: restauración ecológica de Lomas del Seminario*. Centro de Ecología y Coordinación General de Reordenación Urbana y Protección Ecológica, México D.F.
- Standley, P.C. 1926. Trees and Shrubs of Mexico. *Contr. U.S Nat. Herb.* 23: 1-1721
- Starmer W.T., Schmedicke R.A. y Lachance M. 2003. The origin of the cactus-yeast community. *Federation of European Microbiological Society Yeast Research* 3:441-448.
- Steenbergh, W.F. y Lowe, C.H. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro national Monument, Arizona. *Ecology*, 50:825-834.
- Stephen G.R., Arias-Jiménez E. 2003. El nopal (*Opuntia spp.*) como forraje. En estudio FAO producción y protección vegetal 169 ISSN 1014-1227 ISBN 92-5-304705-4. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Roma, Italia. Disponible en <http://www.fao.org/docrep/007/y2808s/y2808s00.htm>
- Stephenson, R. 1994. *Sedum: cultivated stonecrops*. Timber Press. Portland, Oregon.
- Stephenson, R. 2002. *Cultivated stonecrops*. Timber Press. Portland, Oregon.
- Suzán, H., Nabhan, G.P. y D.T. Patten. 1994. Nurse plant and floral biology of a rare night-blooming *Cereus*, *Peniocereus striatus* (Brandege) F. BUxbaum. *Conservation Biology* 8:461-470.
- 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
- Temperton, V. y Zirr, K. 2004. Order of arrival and availability of safe sites: an example of their importance for plant community assembly in stressed ecosystems. En: V. Temperton, R. J. Hobbs, T. Nuttle, S. Halle (eds.). *The search for a framework for restoration ecology*. Island Press.
- Tiffney, B.H. y K.J. Niklas. 1985. Clonal growth in land plants: a paleobotanical perspective. En: J.B.C. Jackson, L. Buss y R. E. Cook (eds). *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press.

- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, **79**: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., Vital, A., Verdú, M. y R.M. Callaway. 2006. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**: 16812–16817.
- Valiente-Banuet, A. y M. Verdú. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology letters* **10**:1029-1036
- van Groenendael J.M., Klimeš L., Klimešová J. & Hendriks R.J.J., 1996. Comparative ecology of clonal plants. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 351: 1331-1339, UK.
- Vargas, A. 1985. Longaniaceae. En: Rzedowski, J. y G. Rzedowski (eds). *Flora fanerogámica del Valle de México*. Pp. 212-215. Tomo II. Instituto de Ecología, México, D.F.
- Vázquez-Yanez, C.; Orozco, A.; Rojas, M.; Sánchez, M. E. y Cervantes, V. 1997. *La reproducción de las plantas: semillas y meristemos*. La ciencia para todos. Fondo de Cultura Económica. México, D. F.
- 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 *Rumex palustris* Sm. *Plant Physiology* **112(4)**: 1687-1692.
- Walte-Vega, J. K. 2010. *Establecimiento clonal de Sedum oxypetalum en ambientes contrastantes del Ajusco Medio, D. F.* Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Watson, M.A. 1984. Developmental constraints: effect on population growth and patterns of resource allocation in a clonal plant. *American Naturalist* 123:411-426.
- Watson, M.A.; Hay, M. J. y Newton P.C. 1997. Developmental phenology and the timing of determination of shoot bud fates: ways in which the developmental program modulates fitness in clonal plants. En: Kroon, H., van Groenendael, J. **The ecology and evolution of clonal plants**. Backhuy Publishers. The Netherlands.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. y Donoghue, M.A. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **33**: 475–505.
- West, N. E., Rea, K.H. y R.O. Harniss. 1979. Plant demographic studies in sagebrush-grass communities of southeastern Idaho. *Ecology* **60**:376-388.
- Whittaker, R.H. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern, *Ecological Monographs*, 23, 41–78
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*, 2nd edn. Macmillan, London.
- Wright, S. J. 1996. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. En: Mulkey SS, Chazdon RL, Smith AP (eds) **Tropical forest ecophysiology**. Chapman and Hall, New York, pp 440–460.
- Yarbrough, 1936. Regeneration in the Foliage Leaf of *Sedum*. *American Journal of Botany*. 23 (4): 303-307.
- Zahng, H., Tang, J., Pliu, X., Wang, Y., Peng, W., Fang, F., Ma, D.F., Wei, Z. y L. Hu. 2009. Hydrogen sulfide promotes roots organogenesis in *Ipomea batatas*, *Salix matsunensis*, and *Glicina max*. *Journal of Integrative Plant Biology* **51(12)**: 1086-1094.
- Zar J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall. Upper Saddle River, Nueva Jersey.