



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA**

**EFFECTO DE LAS CONDICIONES DE CRECIMIENTO  
SOBRE LAS CARACTERÍSTICAS BIOMÉTRICAS DE  
*Lophophora diffusa.***

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGO**

**P R E S E N T A:**

**EMMANUEL HERNÁNDEZ MARTÍNEZ**



**DIRECTOR DE TESIS:  
DOCTOR HIBRAIM ADAN PÉREZ MENDOZA**

**2016**

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, EDO. DE MÉXICO



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.

# Índice

Resumen .....	6
Introducción.....	8
Objetivo general. ....	12
Objetivos particulares. ....	12
Hipótesis:.....	12
Material y Métodos .....	13
Área de estudio .....	13
Tratamientos establecidos .....	16
Análisis del suelo .....	20
Análisis estadístico .....	21
Resultados .....	22
Ciclo anual .....	28
Periodo de lluvias .....	30
Periodo de sequia.....	31
Discusión.....	33
Condiciones bajo los tratamientos.....	33
Suelo, Incidencia solar y Temperatura .....	33
Formas de crecimiento y tamaño de los tallos .....	35
Asimetría .....	36
Ciclo anual .....	37
Periodo de lluvias .....	38
Periodo de sequia.....	39
Conclusiones.....	40

Bibliografia ..... 41

# Índice de figuras y tablas

Figura 1. Mapa del sitio de estudio, Reserva de la Biosfera "Sierra Gorda". .....	15
Figura 2. <i>L. diffusa</i> de crecimiento solitario y en condición de EA. ....	17
Figura 3. <i>L. diffusa</i> bajo nodriza perene y con crecimiento cespitoso (tallos a una distancia menor de 5 cm). ....	17
Figura 4. <i>L. diffusa</i> con crecimiento cespitoso y en condición de nodriza caducifolia. ....	18
Figura 5. Círculo perfecto marcado con los 4 diámetros perpendiculares .....	19
Figura 6. Medición de los diámetros en Imagen J, con referencia de tamaño para obtener datos en cm. ....	19
Figura 7. Proporción del total de organismos de <i>L. difussa</i> por forma de crecimiento (colonial o solitario). ....	22
Figura 8. Proporción del total de organismos de <i>L. difussa</i> por tratamiento (NP, NC y EA). ....	22
Figura 9. Proporción del total de organismos de <i>L. difussa</i> en el tratamiento de Espacio Abierto por forma de crecimiento. ....	23
Figura 10. Proporción del total de organismos de <i>L. difussa</i> en el tratamiento de Nodriza Perene por forma de crecimiento. ....	23
Figura 11. Proporción del total de organismos de <i>L. difussa</i> en el tratamiento de Nodriza Caducifolia por forma de crecimiento. ....	24
Figura 12. Incidencia de luz promedio (Luxes) para los organismos de <i>L. difussa</i> por tratamiento. ....	26
Figura 13. Temperatura superficial promedio de los organismos de <i>L. difussa</i> por tratamiento. ....	26
Figura 14. Medias de las desviaciones estandar del promedio de las longitudes de <i>L. difussa</i> por tratamiento en el ciclo anual .....	29
Figura 15. Medias de las longitudes de <i>L. difussa</i> por tratamiento en el ciclo anual. ....	29
Figura 16. . Medias de las desviaciones estandar del promedio de las longitudes de <i>L. difussa</i> por tratamiento en el periodo de lluvias. ....	30
Figura 17. Medias de las longitudes de <i>L. difussa</i> por tratamiento en el periodo de lluvias.	

.....	31
Figura 18. Medias de las desviaciones estandar del promedio de las longitudes de <i>L. difussa</i> por tratamiento en el periodo de sequia. ....	32
Figura 19. Medias de las longitudes de <i>L. difussa por tratamiento en el periodo de sequia.</i> .....	32

## Tablas

Tabla 1. Resumen de los resultados de la prueba de ANOVA para incidencia de luz y temperatura, se muestran los valores de F y P con 207 grados de libertad. ....	24
Tabla 2. Resumen de los resultados de la prueba de comparaciones múltiples de medias (Tukey) para incidencia de luz y temperatura, se muestran los valores de F y P con 207 grados de libertad.....	25
Tabla 3. Parámetros físicos y químicos del suelo y del ambiente (T°, luz y humedad) en asociacion con nodriza (NP y NC) y espacio abierto.....	27
Tabla 4. Resumen de los resultados de la prueba de ANOVA de dos factores para la anualidad y temporalidades separadas, se muestran los valores de F y P con 2265 grados de libertad.....	28

## Resumen

La estabilidad en el desarrollo de un organismo se refleja en la capacidad de producir un fenotipo predeterminado por un diseño corporal adaptativo bajo un conjunto de condiciones genéticas y ambientales específicas, cuanto menor sea su estabilidad en el desarrollo mayor es la probabilidad de que se aleje de la forma ideal, este fenómeno se conoce como asimetría fluctuante. La asimetría fluctuante se puede definir como pequeñas desviaciones al azar de la simetría en las estructuras que normalmente son bilateralmente simétricas. El uso de la asimetría fluctuante como un índice de la calidad del hábitat puede ser especialmente útil en los organismos con distribución amplia, que toleran diferentes condiciones en toda su área geográfica. En sistemas áridos los factores ambientales como la disponibilidad de nutrientes, la precipitación y la exposición a la radiación solar, resultan ser muy variables y limitantes para la distribución, crecimiento y propagación de los organismos. La plasticidad fenotípica representa la capacidad de un fenotipo de modificarse en función de las características ambientales, permitiendo a los organismos tener un mejor desempeño en diferentes condiciones. La interacción nodriza-protégido es un factor de amortiguamiento a las condiciones ambientales, por lo que el establecimiento bajo nodrizas debe proveer condiciones de desarrollo más estables que el establecimiento en el espacio abierto. En este trabajo se analizó la desviación de la forma genéticamente predeterminada de individuos de *L. diffusa* bajo diferentes condiciones: nodrizas perenes, deciduas y el espacio abierto a lo largo del año. Se analizaron 1,212 fotografías y se registraron 2,271 tallos de los cuales se midieron cuatro diámetros perpendiculares, posteriormente se calculó el promedio de los diámetros y su desviación estándar. Se encontraron diferencias significativas en la desviación de la forma predeterminada de *L. diffusa* entre todas las condiciones. La diferencia entre el espacio abierto y las nodrizas perenes es mayor que entre las demás condiciones. Los organismos cespitosos fueron más amorfos debido a la competencia de espacio y recurso hídrico. Las diferencias observadas entre tratamientos son menores durante la temporada de lluvias que durante la temporada de secas. *L. diffusa* es una especie altamente plástica en sus

características morfológicas, sin embargo las condiciones del desarrollo determinan parcialmente las variaciones de su forma predeterminada.

## Introducción

El fenotipo constituye la unidad evolutiva fundamental sobre la que actúa la selección natural (Ackerly *et al.*, 2000). Sin embargo, el fenotipo puede cambiar a lo largo de un ciclo de vida individual debido al desarrollo o bien, por la capacidad de un genotipo de modificar sus rasgos fenotípicos en respuesta a las condiciones ambientales, conocida como plasticidad fenotípica PF (Sultan, 2000). La plasticidad fenotípica tiene un gran significado para la adaptación de los organismos, ya que les permite generar ajustes funcionales en ciertos rasgos estructurales y fisiológicos para tolerar condiciones adversas (e.g. el cambio en la coloración, el aumento o disminución de la pubescencia, incremento en el número o densidad de espinas, entre otros; Pigliucci, 2005). La plasticidad fenotípica en especies vegetales puede estar correlacionada con factores edáficos o climáticos, que dependen de su distribución (Schlichting, 1986; Wilson & Tillman, 1993). Algunas de las especies que se limitan a un hábitat determinado tienen “menor” plasticidad que especies de amplia distribución ecológica, ya que la plasticidad fenotípica aumenta las probabilidades de sobrevivir a nuevas condiciones ambientales que se generan tras una perturbación natural como la apertura de un claro en el bosque u otros cambios en el ambiente (Santamaría, 2002).

Por otro lado, durante el desarrollo los cambios morfológicos pueden resultar en desviaciones del plan corporal establecido en los genes y dichas desviaciones pueden ser permanentes o temporales (Graham *et al.*, 2010). Se considera que la estabilidad en el desarrollo de un organismo se refleja como la capacidad del mismo para producir un fenotipo predeterminado por un diseño corporal adaptativo bajo un conjunto de condiciones genéticas y ambientales específicas (Waddington, 1992), cuanto menor sea su estabilidad en el desarrollo; la cual depende de diversos factores, bióticos o abióticos, mayor es la probabilidad de que se aleje de la forma ideal (Auffray *et al.*, 1999). A estas desviaciones en la simetría de los organismos en las estructuras que normalmente son bilateralmente o radialmente simétricas se les conoce como asimetría fluctuante (AF; Møller and Eriksson, 1994; Graham *et al.*, 2010). La AF supone que las desviaciones de la simetría son

un efecto directo de las condiciones estresantes, y se ha utilizado como un índice de la calidad del hábitat o de la homogeneidad del mismo (Hódar, 2002; Graham *et al.*, 2010). En los animales, se considera que el atributo fenotípico con mayor posibilidad de cambio es el comportamiento y por tanto, los organismos pueden evitar aquellas condiciones que les sean desfavorables (Stamps, 2007). Sin embargo, las plantas al ser organismos sésiles se encuentran limitadas en su capacidad de escapar a las condiciones desfavorables. En la mayoría de las plantas, la fenología foliar y floral, está acoplada a la variación anual en las condiciones ambientales (e.g. la pérdida de hojas durante los periodos de sequía en las selvas caducifolias) como una estrategia para disminuir los potenciales efectos negativos sobre los individuos (Fair y Breshears, 2005; Vilela y González-Paleo, 2015). Esto hace posible que órganos específicos como las hojas se puedan emplear para evaluar las respuestas fenotípicas a condiciones estresantes (e.g. Cornelissen-Stiling, 2004; Fair y Breshears, 2005; Freeman *et al.*, 2005). Sin embargo, en las plantas suculentas sin hojas como los cactus, la AF puede medirse únicamente en tallos, flores o frutos. Esta aproximación implica dificultades, ya que los tallos no tienen un ciclo de vida definido como la mayoría de las hojas y sus meristemas son generalmente apicales. En consecuencia, en los cactus tenemos que considerar que los tallos son la estructura susceptible a desarrollarse en formas desviadas de la forma simétrica genéticamente prediseñada.

Puesto que cualquier cambio en un atributo del organismo debe ser de origen genético o ambiental, la plasticidad puede explicar la mayor parte de la variabilidad dentro del genotipo (Miner 2005; Pigliucci, 2005). En los organismos, todos los cambios son fisiológicos en su origen, por lo que fundamentalmente toda la plasticidad es fisiológica (Nicotra *et al.*, 2010). Sin embargo, algunos de estos cambios tienen efectos predominantemente morfológicos o de comportamiento (comprendiendo al comportamiento en su sentido amplio, como cualquier respuesta a un estímulo); por lo tanto, podemos hablar de la plasticidad fisiológica, morfológica o comportamental (Bradshaw, 2006). En la plasticidad morfológica, los

cambios se producen durante el curso del desarrollo, haciendo probable que dichos cambios sean permanentes para el órgano en cuestión. Los cambios puramente fisiológicos o de comportamiento, por el contrario, pueden ocurrir en cualquier momento, incluso en órganos maduros (u organismos); estos pueden ser reversibles y no permanente (Bradshaw, 2006). Esta capacidad es particularmente importante en las plantas, cuyo estilo de vida sésil les obliga a hacer frente a las cambiantes condiciones ambientales dentro y entre años (Sultan y Spencer, 2002; Schmitt *et al.*, 2003; De Kroon *et al.*, 2005). En las plantas suculentas el contenido de agua está directamente asociado con la disponibilidad de agua del ambiente, ya que estas plantas almacenan agua en las hojas, tallos o raíces para hacer frente a su entorno naturalmente limitado en agua (Rosas *et al.*, 2012; Pérez-Sánchez *et al.*, 2015).

La precipitación escasa y variable de las regiones áridas y semiáridas ejerce un fuerte control sobre los rasgos de historia de vida, y la distribución de las especies (Chesson *et al.*, 2004). En los sistemas áridos, los factores ambientales como los nutrientes del suelo, la precipitación anual y la exposición a la luz solar limita la distribución, el crecimiento y la reproducción de los organismos (De Kroon *et al.*, 2005). Debido a la heterogeneidad en ambientes naturales, particularmente en sitios áridos, el reclutamiento y establecimiento no son procesos azarosos y se llevan a cabo bajo el dosel de otras especies de plantas en la comunidad (Cody 1993; Pérez-Sánchez *et al.*, 2015). Parches ambientales con las condiciones microclimáticas, nutrimentales y con luminosidad favorables son mejores para el establecimiento de las plántulas, este fenómeno se conoce como nodricismo (“nursing”; Nobel 1984). La interacción nodriza-protégido puede ser un factor regulador o de amortiguamiento a las condiciones ambientales extremas (Guzmán *et al.* 2003). Sin embargo, algunas especies de plantas se pueden establecer también bajo condiciones menos favorables. *Lophophora diffusa* es un cactus globoso que se distribuye en el extremo sur del desierto Chihuahuense (Granados-Sánchez *et al.*, 2011), puede crecer en diferentes condiciones: debajo de plantas nodriza perennes, bajo plantas nodriza de hoja caduca y en el espacio

abierto (sin estar asociada a plantas nodriza).

La variabilidad en las condiciones de crecimiento puede jugar un papel en el desarrollo de AF en los individuos. Aquellos individuos que crecen en el espacio abierto experimentarán cambios drásticos de temperatura y humedad, que pueden conducir a un aumento de la AF (individuos asimétricos; Bradshaw, 2006). Por otra parte, las áreas sombreadas (debajo de las plantas nodriza) deben ser más estables en sus condiciones ambientales, que pueden llevar a una baja AF (individuos simétricos). Sin embargo, las posibles desviaciones en la simetría pueden ser mitigadas por la PF asociada con el agua almacenada en los tallos de las plantas. Por lo tanto, en este estudio se evaluó si los individuos de *L. diffusa* que crecen bajo plantas nodriza perennes, plantas nodriza de hoja caduca y en el espacio abierto, desarrollan diferentes niveles de AF. Además, se midieron tres factores ambientales clave en cada condición de crecimiento (temperatura, incidencia de luz y características fisicoquímicas del suelo) para analizar si estos factores difieren entre las distintas condiciones. El análisis se llevó a cabo en cuatro temporalidades diferentes que coinciden con el inicio y el final de la época de sequía y lluvias para dilucidar el papel de la PF para mitigar los efectos de la AF en *L. diffusa*.

## **Objetivo general.**

Evaluar las desviaciones de la forma genéticamente predeterminada de *Lophophora diffusa* bajo tres condiciones de crecimiento: Espacio abierto (EA), nodriza caducifolia (NC) y nodriza perene (NP).

## **Objetivos particulares.**

- Comparar la desviación de la simetría radial de *L. diffusa* bajo tres condiciones de crecimiento: Espacio abierto (EA), nodriza caducifolia (NC) y nodriza perene (NP).
- Analizar si la forma de crecimiento en interacción con las condiciones del mismo, están asociadas con la morfología de los organismos
- Estimar si las desviaciones de la simetría radial de los organismos son diferentes a través del año o si permanecen constantes.

## **Hipótesis:**

Debido a las condiciones favorables que aportan las plantas nodrizas y que la asimetría fluctuante se origina por la inestabilidad en el desarrollo, se esperaría que aquellos individuos de *L. diffusa* que crecen bajo nodrizas sean más simétricos que los que crecen en el espacio abierto y que dicha simetría se conserve a lo largo de un ciclo anual.

## Material y Métodos

### **Área de estudio**

La Reserva de la Biosfera "Sierra Gorda" está ubicada en el norte del estado de Querétaro, entre los paralelos 20° 50' y 21° 51' LN Y los meridianos 98° 50' Y 100° 10' LW con una superficie de 383,567 ha (figura 1). Forma parte de Sierra Madre Oriental presentando una gran complejidad fisiográfica con alturas que van desde los 300 msnm hasta los 3100 msnm (con una altitud media entre los 1300 y 2400 msnm) (INE-SEMARNAP, 1999).

Cuenta con 11 zonas núcleo con una extensión de 24, 805 ha y una zona de amortiguamiento de 358, 764 ha. Se encuentra limitada al norte con el Río Santa María, al sureste por el Río Moctezuma, al oeste con la sierra formada por el Cerro Toro, Cerro Ojo de Agua y Cerro el Infiernillo y al sur por el Río Victoria, Santa Clara hasta la intersección por el Río Moctezuma. Abarca los municipios de Peña Miller, Arroyo Seco, Pinal de Amoles, Jalpan de Serra, y Landa de Matamoros. Mientras las huastecas, la sierra Gorda comienza de Jalpan de Sierra hacia Río Verde Guanajuato o hacia Xilitla San Luis Potosí. Cuenta de un mosaico cultural y natural; la zona está habilitada por grupos campesinos o indígenas teenek, pames, jonaces, nahuas (hacia la región de Xilitla) (Semarnat/INE. 1999).

**Edafología:** El suelo predominante en la reserva es el litosol de color negro o gris, con altos contenidos de nutrientes y presentan desde 10 cm de profundidad en laderas y pendientes abruptas con alto riesgo de erosión, hasta 50 cm en los valles. También se presentan luvisoles de color rojizo o pardo amarillento ácidos, con pedregosidad superficial, de profundidad de menos de 50 cm.

**Hidrología:** La Reserva pertenece a la región hidrológica del Río Pánuco, el área se divide en dos cuencas: la del Río Tamuin y la del Río Moclezuma. La primera ocupa una extensión de 2,038 km', siendo sus principales afluentes el Río Ayutla, Río Santa María y Río Jalpan, la segunda abarca 1,532 km' de la reserva, siendo su principal afluente el Río Extoraz (INEGI, 1986). Cabe mencionar, que de los 66 ríos y arroyos registrados en la entidad, 25 de ellos se localizan en el área natural

protegida y debido a la naturaleza de la región, se presentan bajos escurrimientos y corrientes superficiales.

**Clima:** En la parte central impera un clima semicálido-subhúmedo del tipo (A)C, (W.)(W) (el más seco de los subhúmedos) según Koppen modificada por Garcia (1981), que comprende la zona de transición entre los cálidos y los templados. El suroeste es seco y semiseco-semicálido (BS, hw y BS.hw), con lluvias en verano. Al noroeste y oeste se encuentran climas templados subhúmedos C (W,) y C (W,)(W). La precipitación máxima es de 2000 mm y la mínima de 350 mm anuales.

Los tipos de vegetación encontrados en la Reserva son variados y dependen en gran parte de la topografía, tipo de suelo y exposición. La clasificación empleada por Rzedowski (1978), es principalmente selva alta perennifolia, selva mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia, bosque mesofilo de montaña, bosque de coníferas, bosque de encinos, bosque mixto de pino-encino, bosque de galería, encino arbustivo, matorral sub montañoso, matorral crasicaule, matorral microfilo, matorral rosetofilo y vegetación acuática, donde se encuentran casi 1,800 especies de plantas vasculares y 127 de macromicetos.

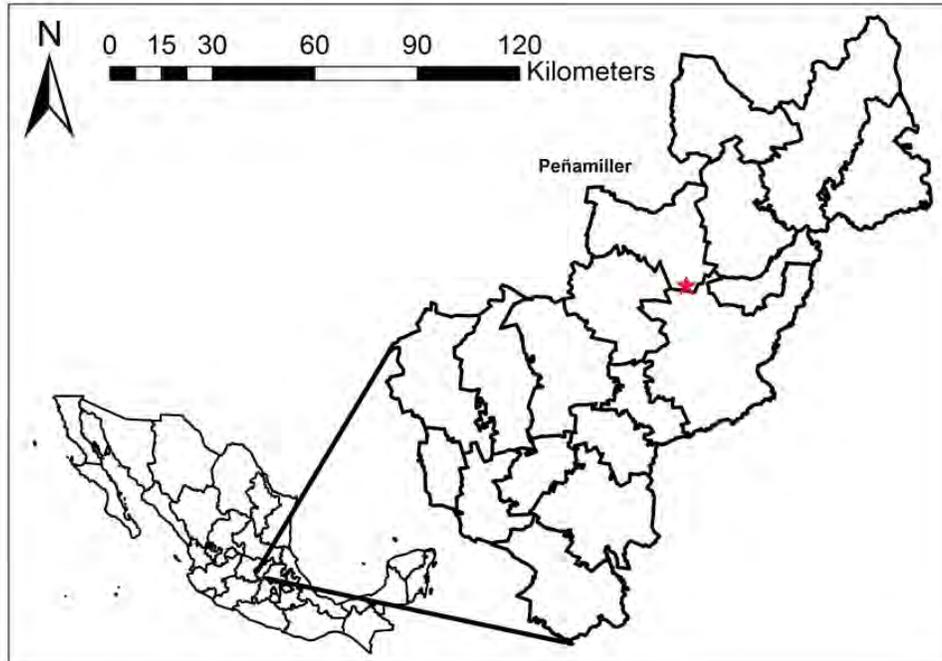


Figura 1. Mapa del sitio de estudio, Reserva de la Biosfera "Sierra Gorda".

La superficie más importante y continua ocupada por esta cactácea, en su restringido hábitat, está seccionada por el trazo de la carretera federal 120, vía que además de la fragmentación causada en el territorio natural de *L. diffusa*, ocasiona afectaciones por motivo de las obras de infraestructura relacionadas, como son los tendidos eléctricos, puentes, terraplenes, obras de mantenimiento, etc; y también, por el desarrollo humano, que invariablemente se asocia con estas rutas, ejemplificado por gasolineras, restaurantes, ermitas, asentamientos añadidos, basureros, retenes militares, pistas aéreas. Todo lo que en suma se ha adosado al tramo carretero Vizarrón (Cadereyta de Montes), Peña Blanca (Peñamiller), en contraste con la vegetación de los planos de Higuierillas y El Derramadero. Adicionalmente, las prácticas agrícolas y de pastoreo han perturbado el hábitat.

Los terrenos planos o casi planos, en donde el peyote queretano fue más abundante, han sido desmontados para intentar una precaria agricultura que devasta el Matorral Micrófilo. Algunas de las plantas más asociadas con *L. diffusa* son frecuentemente ramoneadas o recolectadas, entre ellas se cuentan *Larrea*

*tridentata* (colectada hasta exterminarla en algunos sitios como los alrededores de Vizarrón), *Prosopis laevigata* (ramoneada y colectada para combustible), *Acacia vernicosa* (ramoneada), *Condalia mexicana* (ramoneada), *Jatropha dioica* (colectada). Varias de estas plantas son estructural o funcionalmente importantes para la persistencia del matorral y, de manera directa (nodricismo biótico), benefician la regeneración y desarrollo del peyote.

Se considera que *L. diffusa* es una especie sumamente vulnerable a la destrucción de su hábitat y sujeta a una colecta desmedida, situación que se grava por lo reducido de su ámbito geográfico (Anderson *et al.* 1994). Por último, como un factor determinante para la conservación del peyote queretano, es el estigma que existe en la imaginación colectiva de la sociedad mexicana (y quizás mundial), de que esta planta (o aún el mismo sustantivo "peyote") se asocia con ilegalidad, cultura de drogas y hasta símbolo del mal. Resulta imprescindible revertir, por medio de la educación, estas visiones irracionales, estrechas y maniqueas que perjudican la evolución de especies como ésta que prácticamente carecen de alcaloides psicoactivos (Anderson *et al.*, 1994; Anderson, 1996; Sánchez, 2005, personal).

### ***Tratamientos establecidos***

Se realizaron cuatro salidas al campo para la recolecta de datos, dichas salidas se realizaron el 26 de marzo de 2014 (Salida 1), 31 de agosto de 2014 (Salida 2), 4 de octubre de 2014 (Salida 3) y 8 de febrero de 2015 (Salida 4).

Se eligió el sitio de estudio según las condiciones de crecimiento de *L. diffusa*, bajo nodriza y espacio abierto (EA). Sin embargo, no todas las nodrizas poseen las mismas características, por lo que se consideró su fenología y se clasificaron como nodriza perene (NP; *Larrea tridentata*, *Prosopis laevigata*) y nodriza caducifolia (NC; *Condalia mexicana*, *Acacia sp.*). De este modo cada tratamiento confiere un micro ambiente distinto a la especie de estudio, para así poder amortiguar diversos factores (incidencia de luz, humedad, materia orgánica en el suelo, etc.).



Figura 2. *L. diffusa* de crecimiento solitario y en condición de EA.



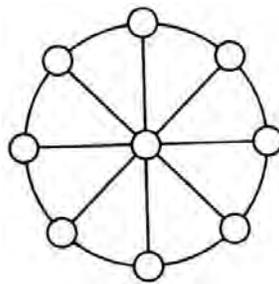
Figura 3. *L. diffusa* bajo nodriza perene y con crecimiento cespitoso (tallos a una distancia menor de 5 cm).



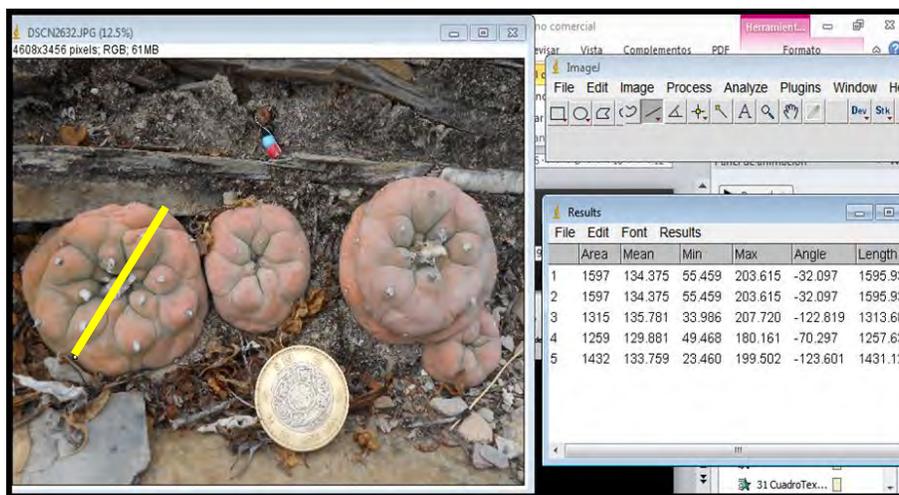
Figura 4. *L. diffusa* con crecimiento cespitoso y en condición de nodriza caducifolia.

Se realizó un catálogo fotográfico con 100 fotografías al azar de los organismos de *L. diffusa* para cada tratamiento, en EA la mayoría de los organismos son solitarios (un solo tallo o individuo) mientras que bajo nodrizas tienen forma de crecimiento cespitoso, es decir compuestos por varios tallos (hasta 50 o más por colonia). Para definir si los organismos eran coloniales o no se tomó el criterio de separación entre cada tallo, si exista una separación de 5cm o más entre ellos se consideraba un individuo distinto, y si la distancia era menor se tomaba como parte de una colonia (figura 3). Sin embargo, existe la posibilidad de haber subestimado o sobrestimado a los individuos coloniales pero la única forma de distinguirlo sería a través de estudios genéticos o métodos destructivos (analizando las conexiones subterráneas). Cada una de las fotografías se analizó con el software libre **Image J.**, mismo que se escaló y calibró con una referencia de tamaño (moneda). Para el análisis de la simetría, se utilizó como referencia un círculo perfecto (considerando la simetría radial que tienen los organismos que crecen bajo condiciones ideales o de invernadero) impreso en acetato y colocado sobre la pantalla de la computadora para medir cuatro diámetros perpendiculares

de cada tallo, posteriormente se calculó el promedio de los diámetros y su desviación estándar. Suponiendo que los diámetros sean muy similares, la desviación estándar arrojada deberá ser baja, es decir que los organismos son mayormente simétricos. Así pues, la desviación de los diámetros tendrá una relación directa en cuanto a la morfología de los organismos. En este sentido, es necesario aclarar, que lo que se evaluó es la simetría de los organismos y no las modificaciones en la forma que puedan resultar de crecer bajo cualquiera de las condiciones mencionadas anteriormente como hacen la mayoría de los estudios sobre morfometría.



**Figura 5. Círculo perfecto marcado con los 4 diámetros perpendiculares**



**Figura 6. Medición de los diámetros en Imagen J, con referencia de tamaño para obtener datos en cm.**

Para analizar el efecto de la variabilidad temporal sobre los atributos morfológicos de los tallos de *L. diffusa* y la posible relación que guardan con la plasticidad fenotípica, se registraron dichos atributos durante la temporada de lluvias y secas con una toma de datos al principio y fin de cada temporada.

Adicionalmente se tomaron datos de temperatura superficial del organismo, intensidad lumínica (en Luxes) y pruebas fisicoquímicas del suelo bajo cada tratamiento.

### **Análisis del suelo**

#### Sulfatos

En un tubo de ensaye con el agua filtrada se añadieron 5 gotas de  $\text{BaCl}_2$  al 5%. (La presencia de turbidez indica positivo en la prueba)

#### Ion cloro / cloruros

En un tubo de ensaye con 5 ml de agua filtrada se añadieron 5 gotas de  $\text{AgNO}_3$  0.5 N. (La formación de un precipitado indica positivo)

#### Bicarbonatos

En un tubo de ensaye con 5 ml de agua filtrada se añadieron 3 gotas de Naranja de metilo 1%. (Un color rojizo indica positivo)

#### Prueba de fierro

En una placa excavada de porcelana se llenaron 9 pozos con suelo, en las tres primeras se adicionaron 3 gotas de HCl 50% y se dejó reposar 3 minutos. Después se añadieron 3 gotas de ferricianuro de potasio al 5%. (Color verde indica ion ferroso y color azul ion férrico)

#### Materia orgánica

En las 3 siguientes pozas con suelo se agregaron 3 gotas de agua oxigenada.

(Efervescencia indica positivo)

Carbonatos

En las 3 últimas pozas con suelo se agregaron: en la primera poza 3 gotas de HCl 2%, en la segunda 3 gotas de HCl 25% y por último 3 gotas de HCl al 50%.  
(Efervescencia indica positivo)

### ***Análisis estadístico***

Para procesar los datos se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de un factor para saber si había diferencias entre las desviaciones estándar de los tratamientos en cada temporalidad (asimetría) y de ser así determinar la significancia de las mismas con un grado de certidumbre del 95%. Esta prueba también se aplicó para determinar si existen diferencias en la incidencia de luz y la temperatura entre los diferentes tratamientos.

Se hizo un análisis integral de los datos para saber si las diferencias están determinadas por la temporalidad, se realizó una ANOVA de dos factores para determinar si los valores de la variable dependiente (asimetría) dependen de los dos factores (tratamientos y forma de crecimiento) o de la interacción entre ambas. Todas las pruebas se realizaron con el software libre **R versión 3.1.2**.

## Resultados

Se analizaron 1,212 fotografías, se obtuvieron un total de 2,271 organismos de los cuales en proporción el 37% (841) fueron solitarios mientras que el 63% (1430) restante fueron coloniales.

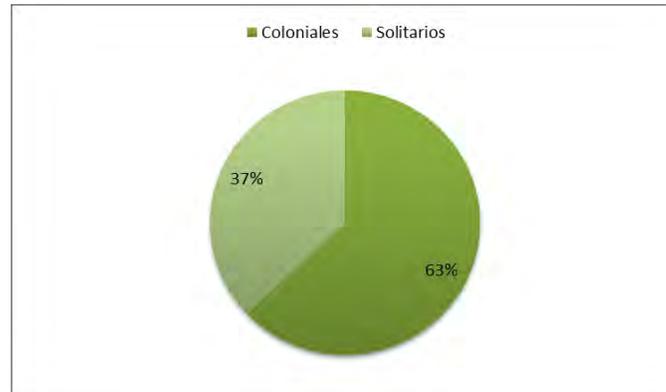


Figura 7. Proporción del total de organismos de *L. difussa* por forma de crecimiento (colonial o solitario).

Del total de los organismos analizados el 26% (590) pertenecieron al tratamiento de EA, para el tratamiento de NC se obtuvo el 26% (599), mientras que para el último tratamiento NP se registro el mayor número de organismos (1082) que corresponden al 48%. Lo que muestra una clara tendencia al crecimiento cespitoso bajo el tratamiento de NP.

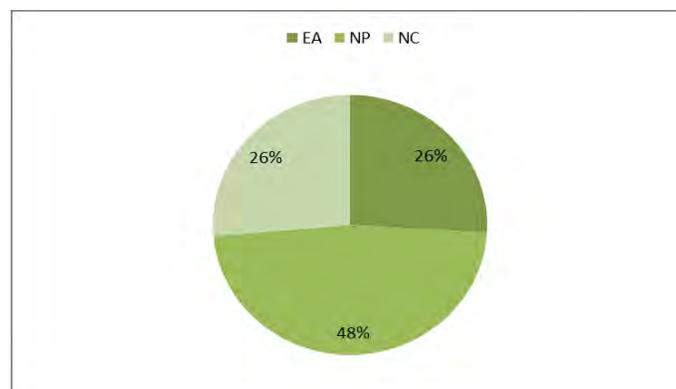


Figura 8. Proporción del total de organismos de *L. difussa* por tratamiento (NP, NC y EA).

Para corroborar lo anterior se determinó la proporción de condición de crecimiento para cada tratamiento, y los resultados obtenidos fueron los esperados, es decir para el tratamiento de EA con un total de 590 organismos, los porcentajes entre estas condiciones fueron casi iguales: coloniales 47% (278) y solitarios 53% (312) (figura 9). Para el tratamiento de NP hubo una gran diferencia de porcentajes, el 80% de los organismos presentaron un habito colonial, mientras que el 20% restante fueron organismos solitarios (figura 10). Finalmente para el tratamiento de NC se presentaron resultados similares al EA con el 48% de organismos coloniales y el 52% de solitarios (figura 11).

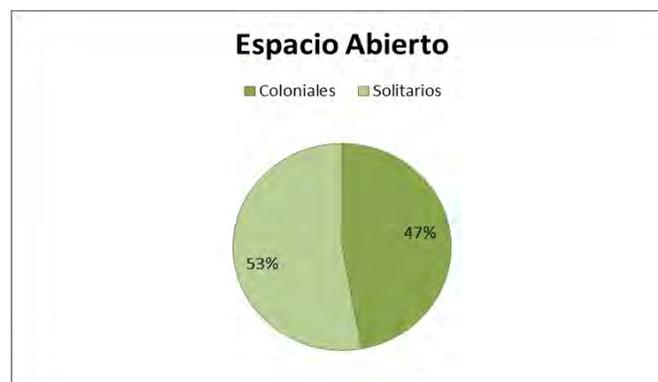


Figura 9. Proporción del total de organismos de *L. difussa* en el tratamiento de Espacio Abierto por forma de crecimiento.



Figura 10. Proporción del total de organismos de *L. difussa* en el tratamiento de Nodriza Perene por forma de crecimiento.

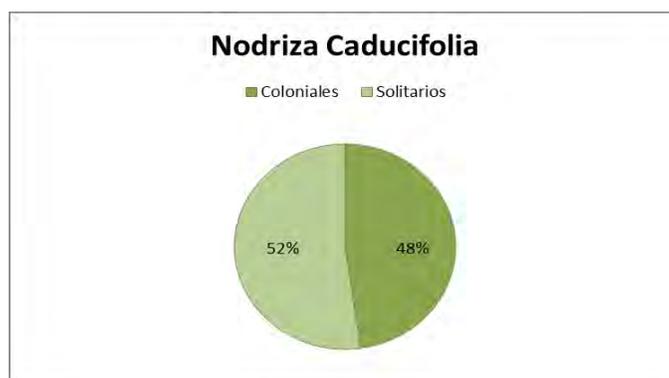


Figura 11. Proporción del total de organismos de *L. difussa* en el tratamiento de Nodrizza Caducifolia por forma de crecimiento

En la tabla 1 se muestran los valores de  $P$  obtenidos para las pruebas de ANOVA de los datos de temperatura e incidencia de luz, estos fueron analizados para saber si existía una diferencia entre los tratamientos, es decir; por lo menos en alguno de los tratamientos, las medias de estas variables son distintas. Para las dos variables analizadas la prueba arrojó diferencias significativas con un valor de  $P$  menor a 0.001 ( $<0.001$ ), lo que es claro debido a que las nodrizas amortiguan la temperatura bajo su docel mientras que los organismos en EA están completamente expuestos a la incidencia de radiación solar, misma que hace que la temperatura aumente considerablemente.

Tabla 1. Resumen de los resultados de la prueba de ANOVA para incidencia de luz y temperatura, se muestran los valores de F y P con 207 grados de libertad.

ANOVA		
Incidencia de luz		
	Valor de F	Valor de P
Tratamientos	29.53	$<0.001$
Temperatura		
	Valor de F	Valor de P
Tratamientos	27.54	$<0.001$

Debido a que nuestros resultados fueron significativos, posteriormente se realizaron comparaciones pareadas entre los tratamientos para conocer cuáles de estos son los que están representando las diferencias. En la tabla 1 se observan las comparaciones entre NP-EA y NP-NC las cuales arrojaron diferencias significativas con un valor de  $P < 0.001$ , esto se presentó en los dos casos (incidencia de luz y temperatura). Es importante destacar las diferencias significativas de la comparación entre tratamientos NP-NC ya que ambas crean un microambiente y disminuyen las variables analizadas, sin embargo de acuerdo con nuestros resultados aparentemente NC y EA son más parecidos en cuanto a incidencia de luz y temperatura se refiere.

**Tabla 2. Resumen de los resultados de la prueba de comparaciones múltiples de medias (Tukey) para incidencia de luz y temperatura, se muestran los valores de F y P con 207 grados de libertad.**

ANOVA		
Incidencia de luz		
	Valor de F	Valor de P
NC - EA	-2.46	0.04
NP - EA	-7.54	<0.001
NP - NC	-5.07	<0.001
Temperatura		
	Valor de F	Valor de P
NC - EA	-3.55	0.001
NP - EA	-7.42	<0.001
NP - NC	-3.87	<0.001

En las figuras 12 y 13 se muestra claramente cómo se comportan los datos de incidencia de luz y temperatura, para el tratamiento de EA se obtuvieron los valores más altos tanto en escala de Luxes ( $3.5 \times 10^{07}$ ) como en grados centígrados ( $43^{\circ}\text{C}$ ), mientras que en el extremo opuesto (NP) los valores fueron los más bajos con  $1.5 \times 10^{07}$  Luxes y una temperatura de  $35^{\circ}\text{C}$ , es decir estos factores ambientales son menores que los que presenta el espacio abierto. Mientras que NC se mantuvo justo entre los dos tratamientos antes mencionados.

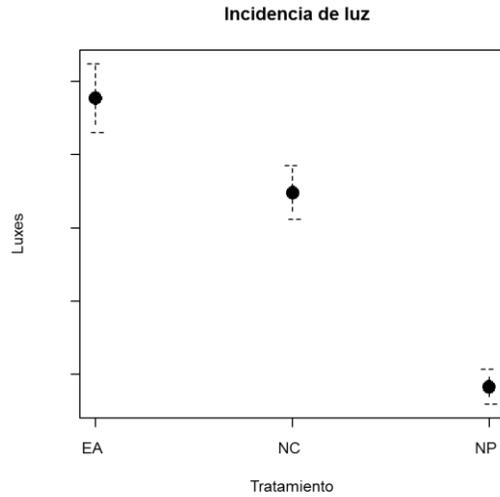


Figura 12. Incidencia de luz promedio (Luxes) para los organismos de *L. difussa* por tratamiento.

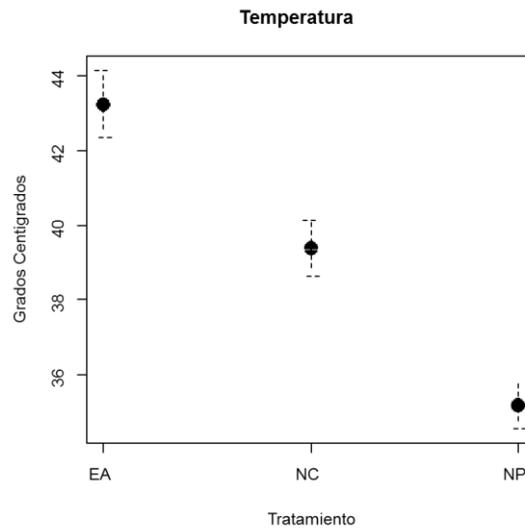


Figura 13. Temperatura superficial promedio de los organismos de *L. difussa* por tratamiento.

De acuerdo a la prueba de textura de suelo, el mayor porcentaje de la composición lo tienen las arenas con 64.4%, para las arcillas y limos corresponden el 27.6% y 8% respectivamente, según estos porcentajes, la textura del suelo corresponde a un suelo migajón arcillo-arenoso.

**Tabla 3. Parámetros físicos y químicos del suelo y del ambiente (T°, luz y humedad) en asociación con nodriza (NP y NC) y espacio abierto.**

	<i>Lophophora diffusa</i>	
	Bajo nodriza	Espacio abierto
<b>Textura</b>	Migajón arcillo-arenoso	Migajón arcillo-arenoso
<b>pH</b>	Medianamente alcalino	Medianamente alcalino
<b>Materia orgánica</b>	Medio	Moderadamente pobre
<b>Temperatura °C</b>	37.29	43.25
<b>Incidencia de luz (luxes)</b>	20781285.7	33835000
<b>Humedad</b>	7.14 %	

Para saber si las diferencias entre las desviaciones estándar de las longitudes promedio de los organismos eran significativas se realizó una prueba de ANOVA de dos vías tomando como factores independientes los tratamientos, la forma de crecimiento (coloniales o solitarios) y la interacción entre ambos factores, esto se realizó para todo el conjunto de datos (es decir, los datos de todo el año) obteniendo diferencias significativas con valores de *P* menores a 0.001 en el análisis de los factores por separado y para su interacción se obtuvo un valor de *P* menor a 0.01 el cual también es significativo, esto nos demuestra que las desviaciones en las longitudes de los organismos se comportan de manera distinta dependiendo del lugar en el que crecen (EA, NC, NP) y su forma de crecimiento (son coloniales o no), debido a que los organismos a su alrededor pueden limitar el área de crecimiento amoldándolos así a la forma del espacio que los limita, esto se refuerza con los resultados anteriores donde se muestra un mayor reclutamiento de organismos en el tratamiento NP con 63% del total de los organismos (figura 7). Para las temporadas (periodo de lluvias y sequía por separado) las diferencias fueron significativas en el análisis de los factores (tratamiento y forma de crecimiento) por separado con valores de *P* menores a 0.001 para lluvias y en cuanto a secas fueron de 0.001 para la forma de crecimiento y 0.02 para los tratamientos, mientras que para la interacción de ambos factores, en ambas temporadas, los resultados no fueron significativos con

valores de P de 0.1 en lluvias y 0.09 en secas (tabla 4).

**Tabla 4. Resumen de los resultados de la prueba de ANOVA de dos factores para la anualidad y temporalidades separadas, se muestran los valores de F y P con 2265 grados de libertad.**

ANOVA DOS VIAS		Valor de F	Valor de P
Anual	Coloniales	80.41	<0.001
	Trat.	12.01	<0.001
	Coloniales:Trat	7.43	0.09
Lluvias	Coloniales	34.43	<0.001
	Trat.	29.77	<0.001
	Coloniales:Trat	2.25	0.1
Secas	Coloniales	51.01	<0.001
	Trat.	3.71	0.02
	Coloniales:Trat	2.37	<0.001

### ***Ciclo anual***

En la figura 14 se muestran las desviaciones estándar por anualidad entre los tratamientos y la forma de crecimiento de los organismos, el tratamiento EA presenta las desviaciones más elevadas cuando son coloniales en escala decreciente los siguen NC y NP, es decir que aunque en NP se encuentren más organismos reclutados y estos delimiten el espacio de crecimiento los organismos de EA siguen teniendo las mayores desviaciones debido a la falta de amortiguamiento de las condiciones ambientales, sin embargo para el crecimiento solitario las desviaciones entre EA y NC son casi iguales, mientras que NP presenta las menores desviaciones en esta condición, es decir, sus diámetros son casi iguales entre sí. La figura 15 compara las longitudes promedio por anualidad, entre los tratamientos y por condición de crecimiento. El tratamiento de EA presenta los organismos más grandes con una longitud promedio de 4.9 cm en colonia y 5.2 cm, los organismos de NC fueron los más pequeños entre los tratamientos con 4.2 cm en crecimiento colonial y 4.7 en forma solitaria, mientras que para NP los organismos solitarios fueron casi tan grandes como los organismos coloniales de EA (5cm), pero los organismos coloniales de NP fueron

más pequeños (4.45cm).

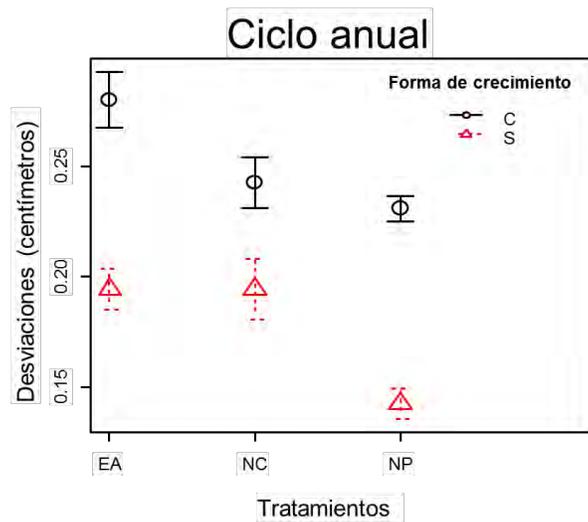


Figura 14. Medias de las desviaciones estandar del promedio de las longitudes de *L. difussa* por tratamiento en el ciclo anual

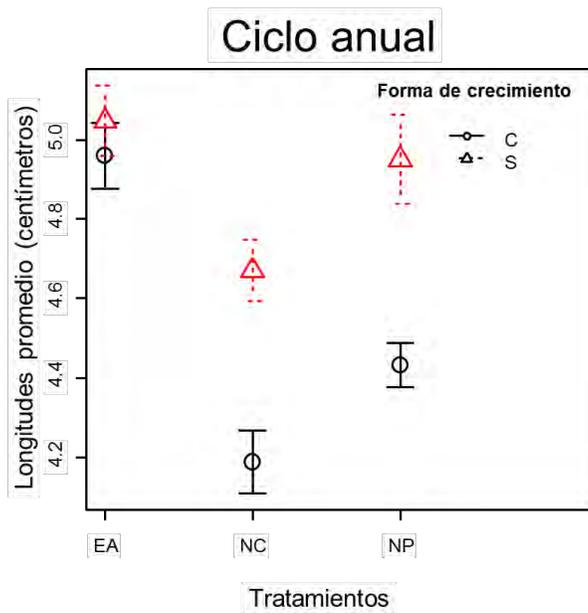


Figura 15. Medias de las longitudes de *L. difussa* por tratamiento en el ciclo anual.

## Periodo de lluvias

En la figura 16 se muestran las desviaciones promedio para lluvias, donde en los organismos coloniales para cada tratamiento mantienen la línea decreciente entre EA, NC y NP con valores de 0.30cm, .24cm y .20cm respectivamente, mientras que los organismos solitarios en EA son los que tienen mayores desviaciones (.23cm), NC presenta los organismos con menos desviación (.16cm) y NP presenta desviaciones un poco por encima de NC (.17cm). Para las longitudes promedio, en la figura 17 se ve un comportamiento muy similar al del ciclo anual, donde los organismos solitarios son siempre más grandes que los coloniales, pero difieren entre tratamientos siendo así que en EA los organismos son los más grandes y cabe destacar que casi iguales entre coloniales y solitarios. En NC los organismos vuelven a ser los más pequeños (4.1cm de longitud promedio) incluso que los organismos de NP (4.2cm).

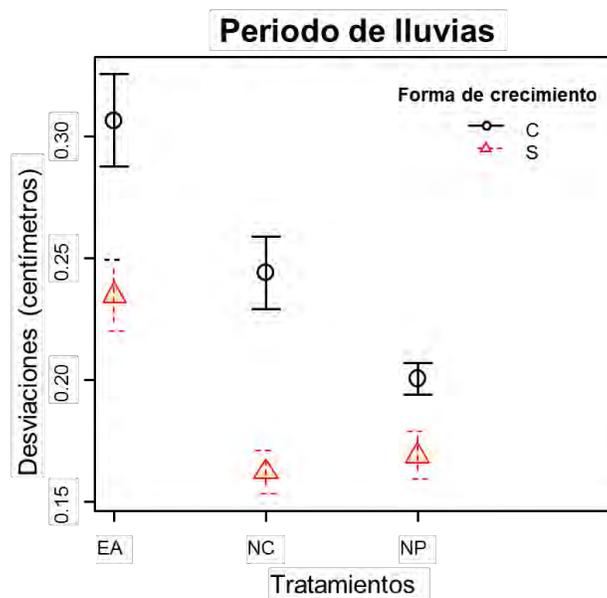


Figura 16. . Medias de las desviaciones estandar del promedio de las longitudes de *L. difussa* por tratamiento en el periodo de lluvias.

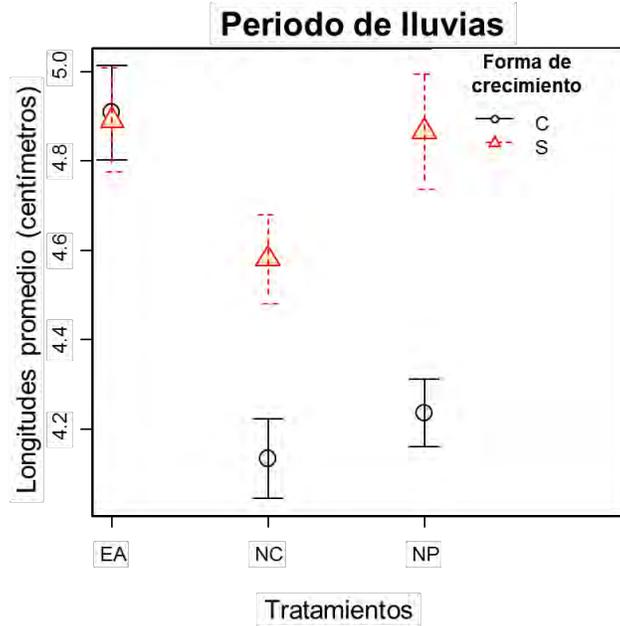


Figura 17. Medias de las longitudes de *L. difussa* por tratamiento en el periodo de lluvias.

### ***Periodo de sequia***

En este periodo las desviaciones disminuyeron para el tratamiento de EA donde en su forma de crecimiento colonial en temporada de lluvias presentaban una desviación de 0.30cm y en temporada de sequias se redujo a 0.25cm. Para los organismos solitarios del mismo tratamiento en temporada de lluvias presentaban en promedio una desviación de 0.24cm y al estar ausente el recurso hídrico presentaron 0.15cm de desviación.

En cuanto a las longitudes promedio (figura 19) los resultados para EA fueron los más altos, es decir de nuevo los organismos más grandes se encuentran en este tratamiento, los más pequeños en NC y entre estos dos tratamientos NP.

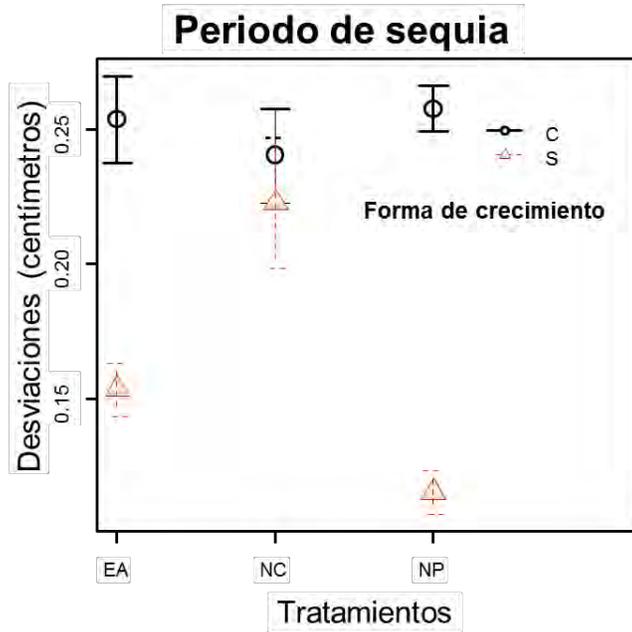


Figura 18. Medias de las desviaciones estandar del promedio de las longitudes de *L. difussa* por tratamiento en el periodo de sequia.

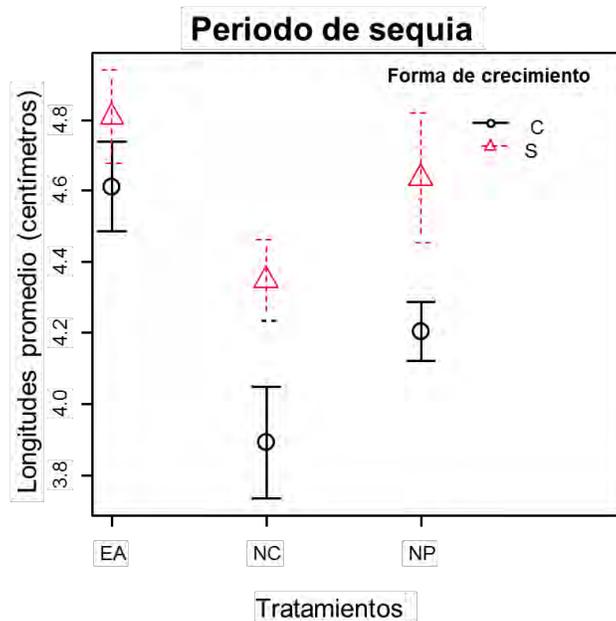


Figura 19. Medias de las longitudes de *L. difussa* por tratamiento en el periodo de sequia.

## **Discusión**

### ***Condiciones bajo los tratamientos***

Aunque los organismos estudiados fueron de la misma población, en sistemas áridos y semiáridos las asociaciones nodriza-protégido permiten el amortiguamiento de diversas condiciones atmosféricas desfavorables para la planta protegida (Gutiérrez, 2004), este es el caso de nuestro tratamiento de NP donde se registraron 1,082 tallos de un total de 2,271 (figura 8). Los dos tratamientos restantes resultan más parecidos entre sí en cuanto a número de tallos, es decir que el reclutamiento es menor o nulo en el caso de EA (Del Pozo *et al.*, 1989), debido a que las nodrizas caducifolias pierden sus hojas en algún momento del año (regularmente en la temporada de sequía) y la acción de diversos factores bióticos y abióticos desfavorables para el protegido se ven disminuidas, por lo tanto el reclutamiento de plántulas o hijuelos es considerablemente menor en comparación a NP.

### ***Suelo, Incidencia solar y Temperatura***

El suelo en sistemas áridos es un factor limitante en el establecimiento de especies vegetales debido a la escasez de nutrientes y la falta de humedad. Las NP presentan una mayor dinámica en el ciclo de nutrientes del suelo. Esto se debe a la constante producción de hojarasca y su descomposición, estos son procesos fundamentales en el ciclo de nutrientes, ya que representa la principal transferencia de materia orgánica y nutrientes desde la parte aérea a la superficie del suelo (Isaac y Nair, 2006). Estos procesos, además de flujos corticales y precipitación directa (Cantú y González, 2001), es la principal fuente de fertilización natural. Además que al conservar el follaje estas plantas pueden detener materia orgánica proveniente de distintas fuentes (e.g. hojarasca arrastrada por el viento, restos de nidos, entre otros). Estudios sobre las interacciones nodriza-suelo demuestran que estas son capaces de sostener comunidades vegetales y microbianas bajo su dosel (Islas de fertilidad).

Las islas de fertilidad en zonas áridas y semiáridas se forman bajo el dosel de

árboles y arbustos, con suelos que contienen mayor humedad, nutrientes, incluyendo el nitrógeno disponible y microclima, en comparación con EA o interespacios como NC (Celaya y Castellanos, 2011).

En las NC se esperaría que la dinámica en el ciclo de los nutrimentos fuera igual o mayor que en NP ya que los árboles o arbustos caducifolios aportan mayor cantidad de hojarasca al suelo (López *et al.*, 2013), sin embargo esto ocurre en los bosques donde las condiciones atmosféricas son homogéneas, mientras que en los ambientes semiáridos este aporte de materia orgánica solo se presenta en el periodo donde la nodriza pierde las hojas, al ocurrir esto, durante el resto del año se dejan de proveer nutrimentos al suelo y la falta de follaje promueve que la materia orgánica (hojas) se distribuya heterogéneamente en el sitio (e.g. las corrientes de viento pueden llevarse la hojarasca) y la evaporación de agua sea mayor.

En el EA la falta de nutrimentos en el suelo está determinada por la falta de especies vegetales cercanas que lo provean de materia orgánica y humedad, reduciendo también así la posibilidad de simbiosis con microorganismos que faciliten micro y macronutrientes. En este tratamiento la mayor disponibilidad de nutrimentos se presentan en los periodos de lluvia, donde los minerales se disuelven y las raíces pueden captarlos (Celaya y Castellanos, 2011).

La incidencia de luz y temperatura en sistemas áridos son factores abióticos que también limitan el establecimiento de organismos que no tienen ningún tipo de protección mecánica (nodriza), en NP el follaje reduce la incidencia de luz sobre la comunidad vegetal que se establece bajo ella, reduciendo proporcionalmente la temperatura.

En NC el amortiguamiento de factores específicos como la radiación y temperatura es heterogéneo ya que cuando la nodriza presenta follaje estos dos factores tienden a reducirse gracias a la protección que proveen las hojas, por otra parte, en la temporada de sequía la nodriza pierde las hojas y permite el paso de radiación directamente a los organismos establecidos bajo su dosel, en

consecuencia, la temperatura superficial del suelo y los organismos también aumenta.

En EA no hay ningún tipo de protección física para la radiación por lo tanto estos factores dependerán del tiempo atmosférico, que para sistemas áridos la mayor parte del año son extremos (Celaya y Castellanos, 2011). La incidencia de luz y temperatura entre los tratamientos contrastan debido a las condiciones de microambiente mientras en NP la incidencia de luz y temperatura es menor ( $1.5e^{07}$  luxes y  $35^{\circ}\text{C}$ ), en NC se mantienen valores intermedios ( $2.5e^{07}$  luxes y  $39^{\circ}\text{C}$ ) y en EA fueron los valores más altos por la falta de especies protectoras ( $3.4e^{07}$  luxes y  $43^{\circ}\text{C}$ ).

### ***Formas de crecimiento y tamaño de los tallos***

El crecimiento cespitoso puede se ha interpretado como estrategia ecológica bajo ciertas condiciones ambientales. Es decir, aunque esta forma de crecimiento no sea parte de su programa de desarrollo, se puede favorecer o propiciar la aparición de la clonalidad en casi cualquier planta debido a la presencia de tejido no diferenciado en los meristemos (Mandujano, 2007). Este tipo de crecimiento se observa con mayor frecuencia en NP con 80% del total de sus tallos en esta condición y el resto de manera solitaria (figura 10).

Bell (1982) Propone que en ambientes estables (NP) predominan los organismos asexuales debido al amortiguamiento en la estabilidad del desarrollo, mientras que por el contrario en ambientes heterogéneos o poco estables (EA) la proporción de individuos sexuales se incrementará, aumentando así la probabilidad de variación genotípica en la progenie, esto a su vez permite combinaciones exitosas en diferentes condiciones ambientales y una mayor dispersión (figura 9 y 10).

La producción de semillas puede ser una estrategia para huir de las condiciones ambientales estresantes ya que estas sirven a la planta como una estructura de dispersión (Nathan y Muller-Landau, 2000), la autofecundación es un factor que beneficia este proceso y aunque no se tienen registros que este ocurra en *L. diffusa*, se han realizado trabajos con *Ariocarpus sp.* donde concluyen que este

fenómeno ocurre, aunque con menos frecuencia que la entrecruza (Martínez, 2014).

El tamaño de los tallos de *L. diffusa* depende en gran medida de precipitación anual y amortiguamiento de condiciones atmosféricas, sin embargo cuando existen estrategias de amortiguamiento de las condiciones estresantes como en NC y NP los organismos no tienen la necesidad de absorber tanta agua o destinar recursos a producción de biomasa ya que la tasa de evaporación del agua es menor, es decir el recurso está disponible en mayor tiempo y espacio. Por otro lado, al tener condiciones favorables, los patrones de abundancia son mayores y el espacio también es un recurso limitante para el crecimiento, al parecer esta competencia está ligada con la asimetría y el tamaño de los organismos.

Por el contrario el tamaño de los organismos solitarios dependerá directamente de su capacidad de absorción y disponibilidad de agua. Debido a que los recursos en los ambientes áridos son impredecibles, se ha reportado que los patrones de asignación de biomasa están influenciados por la disponibilidad de recursos y según González (2005).

### ***Asimetría***

La forma de los órganos de las plantas como las hojas, flores y los tallos en el caso particular de las cactáceas globosas, dependen de una variedad de factores como filogenéticos, fisiológicos y las demandas biomecánicas impuestas por las condiciones del hábitat como son los regímenes de luz, temperatura, humedad, disponibilidad de agua y nutrientes (Caché, 2011).

Los tallos con competencia de espacio podrían verse afectados en cuanto a su simetría se refiere, ya que la falta de espacio los hace adoptar diversas variantes de su forma ideal, aun con esta limitante y probablemente debido al amortiguamiento de condiciones adversas los tallos asociados a nodrizas resultan más uniformes que los expuestos (figura 14).

Algunas especies de cactáceas apuestan por destinar recursos a la producción de

biomasa en tallos y no en raíces, por lo tanto en nuestro modelo experimental podemos observar que los organismos en EA son más amorfos que el resto posiblemente debido a la necesidad de producir biomasa en su tallo para así almacenar mayor cantidad de agua, con su crecimiento desmedido sus patrones simétricos quedan desequilibrados, es decir son más amorfos (González, 2005).

Aunque en los tres tratamientos hubo diferencias significativas al compararlos entre sí, solo se obtuvo que el tratamiento de NP se diferencia de los demás, incluso de NC, esto quiere decir que NC y EA son más parecidos entre sí, cuando se hubiera esperado que al tener esta interacción con otro organismos vegetal los tratamientos de nodriza fueran más similares.

### ***Ciclo anual***

En ambientes áridos y semiáridos la disponibilidad de recursos es limitada, la temporada de precipitación es sumamente importante para las cactáceas ya que dependiendo de esta época se verá reflejado todo su periodo anual en cuanto a sus variaciones morfológicas se refiere, es decir los cambios plásticos del fenotipo como estrategias de tolerancia a estímulos bióticos y abióticos.

*L. diffusa* durante el ciclo anual tuvo variaciones en la morfología y en el tamaño de los tallos de acuerdo con la disponibilidad de recursos, los organismos con mejor simetría estuvieron bajo una isla de fertilidad (NP) la cual facilita el aprovechamiento de los mismos y al ser menos amorfos dichos tallos, se puede considerar que el estrés (considerando estrés cuando una planta está sometida a condiciones significativamente diferentes de las óptimas para la vida) es menor en estos sitios.

El conocimiento de los mecanismos de resistencia al estrés permiten comprender los procesos evolutivos implicados en la adaptación de las plantas a un ambiente adverso como el semiárido y predecir hasta cierto punto la respuesta (Valladares *et al.*, 2004). Sugiriendo así que los organismos de NC y EA presentan un ajuste morfo-fisiológico que puede involucrar plasticidad fenotípica.

## ***Periodo de Lluvias***

Los cambios estacionales de precipitación influyen directamente en respuestas fisiológicas y morfológicas de las plantas establecidas en ambientes áridos, específicamente las plantas suculentas han desarrollado la capacidad de almacenar grandes cantidades de agua en su parénquima especializado otorgándole así la características globosa a este tipo de plantas.

En las zonas áridas o semiáridas las tasas de evaporación son muy altas por lo cual en EA cuando el recurso hídrico está disponible (temporada de lluvias) se tiene que aprovechar destinando recursos energéticos a la creación de biomasa para así poder almacenar toda el agua posible (González, 2005)., en cuanto a los organismos de NC y NP las tasas de evaporación se ven disminuidas por la especie vegetal asociada, por lo tanto el recurso se encuentra disponible más tiempo y no hay necesidad de aumentar abruptamente la biomasa, además que el reclutamiento de tallos es mayor por lo cual la competencia por el recurso se vuelve una limitante

En la temporada de lluvias y reforzando la información anterior en la figura 16 se puede observar como los organismos de EA son los menos simétricos, debido a que absorben toda el agua posible en su tallo, confiriendo así en desequilibrio en la simetría “perfecta” y este mismo proceso afecta directamente en el tamaño de los organismos de EA como se observa en la figura 17.

Por otra parte, en NC y NP la urgencia por almacenar agua es menor, manteniendo así un poco más el equilibrio simétrico y un tamaño más pequeño. Esto varía en cuanto a las condiciones de crecimiento ya que en su forma cespitosa presenta mayor competencia por el recurso disponible, mientras que el crecimiento solitario permite que al no tener limitación de espacio y el recurso en mayor cantidad los organismos crezcan aún casi al tamaño de los organismos de EA, aunque no a tal grado de perder la simetría como se muestra en la figura 16 y 17.

### ***Periodo de sequia***

Durante la temporada de sequía, los organismos de NP con crecimiento cespitoso presentaron la mayor asimetría debido a que no crecieron lo suficiente en temporada de lluvias por la gran competencia entre organismos y la limitante espacial entre ellos, probablemente estos perdieron la turgencia más rápido que los organismos solitarios del mismo tratamiento los cuales fueron los menos asimétricos de toda esta temporalidad como se observa en la figura 18. En esta temporalidad los organismos coloniales de EA bajaron sus valores de asimetría debido a que perdieron agua y equilibraron su simetría, mientras que NC y NP en esta forma de crecimiento al perder su turgencia perdieron simetría ya que solo absorbieron la cantidad necesaria de agua para soportar la temporada.

En cuanto al tamaño de los organismos en periodo de sequía, como era de esperarse los organismos más grandes se presentaron en EA para sus dos formas de crecimiento y en NP con crecimiento solitario, estos grupos fueron los más preparados para esta temporalidad; los organismos de EA como respuesta al estrés y los organismos solitarios de NP por menor competencia y mayor disponibilidad de recursos esto puede observarse en la figura 19.

Los organismos de EA en temporada de secas disminuyen su asimetría probablemente porque mantiene la turgencia en estas condiciones de estrés hídrico, diversas especies de cactáceas en estas condiciones acumulan osmolitos orgánicos, estos son pequeños solutos usados por células de numerosos organismos y tejidos con estrés hídrico para mantener un volumen celular, según (González, 2005) éstas moléculas se acumulan en organismos sometidos a estrés durante largos periodos y en organismos maduros.

## Conclusiones

- Los tallos de *L. diffusa* bajo NP presentaron una menor desviación de su forma genéticamente predeterminada, es decir son más simétricos.
- Los organismos de EA fueron los más grandes y menos simétricos.
- Las desviaciones observadas de la forma simétrica ideal bajo los distintos tratamientos concuerdan con lo esperado por la AF, sin embargo esto no necesariamente ocurre en individuos coloniales dadas las limitaciones que generan entre si los tallos para el crecimiento.
- Las desviaciones de la forma genéticamente predeterminada despenden de la estacionalidad, los organismos en temporada de lluvias y en abundancia de agua tienden a ser asimétricos por crecimiento desmedido, mientras que en época de sequía recuperan la simetría al perder turgencia.
- La AF generada por la heterogeneidad de los factores bióticos y abióticos se ve disminuida o amortiguada por la plasticidad fenotípica, siendo así la AF una estrategia de tolerancia.

## Bibliografía

Ackerly D. D., Dudley S. A., Sultan S. E., Schmitt J., Coleman J. S., Linder C. R., Sanquist D. R., Geber M. A., Evans A. S., Dawson T. E. y Lechowicz M. J. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *BioScience* 50(11): 979-995.

Alados L. C. 2009. Inestabilidad en el desarrollo y cambio global en plantas. Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC).

Antolinez A. D. 2007. Plasticidad fenotípica en *Lippa alba* y *Lippa ariganoides* (verbenaceae): respuesta a la disponibilidad de nitrógeno. Universidad Industrial de Santander Facultad de Ciencias de Biología Bucaramanga.

Auffray J., Debat V., Alibert P. 1999. Forma y asimetría en el desarrollo y la Estabilidad en el crecimiento.

Benítez H. A., Parra E. L. 2011. Asimetría Fluctuante: Una herramienta morfofuncional para Medir Estabilidad del Desarrollo. *Int. J. Morphol.*, 29(4): 1459-1469, 2011.

Bradshaw A. D. 2006. Unravelling phenotypic plasticity – why should we bother? *New Phytologist* 170(4): 644-648.

Canché D. A., García J. S. E., Vaca S. M. S., Cuevas R. P. 2011. Cambios en la morfología floral y foliar en *Crataegus tracyi*: importancia de la asimetría fluctuante como indicador de estrés ambiental. Laboratorio de Ecología de Interacciones Bióticas, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, Morelia Michoacán, México.

Cantú, S.I., González, R.H., 2001. Interception loss, throughfall and stem flow chemistry in pine and oak forests in northeastern Mexico. *Tree Physiology*, 21: 1009-1013.

Celaya, M.H., Castellanos, V.A.E. 2011. Mineralización de nitrógeno en el suelo de

zonas áridas y semiáridas. *Terra Latinoamericana*, vol. 29, núm. 3, pp. 343-356

Chesson P., Renate L. E., Schwinning S., Huntly N., Wiegand K., Morgan S. K., Sher A., Novoplansky A., Weltzin J. F. 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*. 141: 236-253.

Cody M. L. 1993. Foro de Cholla Cactus (*Opuntia* spp., Subgénero *Cylindropuntia*) utiliza o necesita plantas nodrizas en el desierto de Mojave. *Journal of Arid Environments* 24: 139–154.

Cornelissen T., Stiling P., Drake B. 2004. Elevated CO<sub>2</sub> decreases leaf fluctuating asymmetry and herbivory by leaf miners on two oak species. *Global Change Biology*, 10: 27-36.

Del Pozo, A.H., Fuentes, E.R., Hajek, E.R. y Molina, J.D. 1989. Zonación microclimática por efecto de los manchones de arbustos en el matorral de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 85-94.

Fair J. M., Breshears D. D. 2005. Drought stress and fluctuating asymmetry in *Quercus undulata* leaves: confounding effects of absolute and relative amounts of stress?. *Journal of Arid Environments* 62(2005): 235-249.

Freeman D. C., Brown M. L., Duda J. J., Graham J. H., Emlen J.M., Krzysik A. J., Balbach H., Kovacic D. A. y Zak J. C. 2005. Leaf fluctuating asymmetry, soil disturbance and plant stress: a multiple year comparison using two herbs, *Ipomea pandurata* and *Cnidioscolus stimulosus*. *Ecological indicators* 5(2005): 85-95.

Graham J. H., Raz S., Hel-Or H., Nevo E. 2010. Fluctuating asymmetry: methods, theory, and applications. *Symmetry* 2010(2): 466-540.

Granados S. D., Sánchez G. A., Granados R. L., Borja A. Ecología de la vegetación del desierto chihuahuense, revista Chapingo, ciencias forestales y del ambiente, 111- 130.

González S. C. 2005. Respuestas fisiológicas y morfológicas a sequía en plántulas de distintos grupos funcionales del desierto de Chihuahuense. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C. San Luis Potosí, México.

Gutiérrez J. R., Squeo F.A. 2004. Importancia de los arbustos en los ecosistemas semiáridos de Chile. *Ecosistemas* 13 (1): 36-45.

Guzmán U, Arias S., Dávila P. 2003. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F.

Isaac S.R. y Nair, M.A., 2006. Litter dynamics of six multipurpose trees in a homegarden in Southern Kerala, India. *Journal of Agroforestry System*, **67**: 203-213.

Kohen E., Santus R., Hirschberg J. G. 1995. *Photobiology*. Academic Press London.

López H.M.J., González R.H., Ramírez L.R.G., Cantú S.I., Gómez M.M.V., Pando M.M., Estrada C.A.E. 2013. Litterfall and potential nutrient return in three sites of the state of Nuevo Leon, Mexico. *Polibotánica*. Núm. 35, pp. 41-64.

Mandujano S.M.C. 2007. La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. En: Eguiarte L.E., Souza V. y Aguirre X. *Comp. Ecología Molecular*, pp. 215-250, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales-Instituto Nacional de Ecología-Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.

Martínez P. C., Márquez G. J., Mandujano M. C. 2014. How common is self-incompatibility across species of the herkogamous genus *Ariocarpus*?. *American Journal of Botany*. 101.

Miner B. G., Sultan S. E., Morgan S. G., Padilla D. K. y Reylea R. A. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*

20(12): 685-692.

Møller, A. P., Eriksson M. 1994. Patterns of fluctuating asymmetry in flowers: implications for sexual selection in plants. *Journal of Evolutionary Biology* 7:97-113.

Møller, A. P., Shykoff P. 1999. La estabilidad en el desarrollo morfológico en la plantas: *Int. J. Plant Sci.* 160:135–146.

Munsell color chearts for plant tissues. Macbeth division of Kollomorgen instruments corporation 617 little Britain road new Windsor, New York 12553-6148.

Nathan R. y Muller-Landau H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15(7): 278-285.

Nicotra A. B., Atkin O. K., Bonser S. P., Davidson A. M., Finnegan E. J., Mathesius U., Poot P., Purugganan M. D., Richards C. L., Valladares F., Kleunen M. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* 15(12): 1360-1385.

Nobel PS. 1983. Spine influences on PAR interception, stem temperature, and nocturnal acid accumulation by cacti. *Plant, Cell and Environment* 6:153–159.

Parsons, P. A. 1992. Fluctuating asymmetry: A biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity*, 68:361-4.

Pérez-Sánchez R. M., Flores J., Jurado E., González-Salvatierra C. 2015. Growth and ecophysiology of succulent seedlings under the protection of nurse plants in the Southern Chihuahuan Desert. *Ecosphere* 6(3): 1-21.

Pigliucci, M. 2001. *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.

Pigliucci, M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?

Trends in Ecology and Evolution 20(9): 481-486.

Rodríguez O. C. E. 1998. Explica la morfología de la cubierta de las espinas la distribución espacial en el hábitat de algunas especies de cactáceas: los casos de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Rosas U., Zhou R. W., Castillo G. y Collazo-Ortega M. 2012. Developmental reaction norms for wáter stressed seedlings od succulent cacti. PLOS one 7(3): 1-7.

Santamaría L. 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. Acta oecologica 23(3): 137-154.

Santini N., Flores M., Habacuc. A. M., Díaz C. M., Gasteazoro P. F., Martorell, C. 2007. La cobertura de espinas de los cactus determina que éstos se establezcan bajo nodrizas con distinta fenología.

Schmitt J., Sintchcombe J. R., Heschel M. S., Huber H. 2003. The adaptive evolution of plasticity: Phytochrome- mediated shade avoidance responses. Integrative and Comparative Biology 43: 459-469.

Schlichting, C. D. 1986. La evolución de la plasticidad fenotípica en las plantas. Revisión Anual de Ecología y Sistemática 17:667-693.

Stamps J. A. 2007. Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals. Ecology Letters 10(5): 355-363.

Sultan S. E., Spencer H. G. 2002. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. The American Naturalist 160: 271-283.

Suzán H., Nabhan G. P., Patten D. T. 1996. La importancia de *Olneya tesota* como planta nodriza en el desierto de Sonora. Journal of Vegetation Science 7:635–644.

Valladares, F. 2001. Luz y evolución vegetal. *Investigación y Ciencia* 303: 73-79.

Valladares F., Vilagrosa A., Peñuelas J., Ogaya R., Camarero J. J., Corcuera L., Sisó S., Gil P. E. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio. Madrid. pp 163-190.

Van Valen, L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution*, 16:125-42,

Vilela A. E., González P. L. 2015. Changes in resource-use strategy and phenotypic plasticity associated with selection for yield in wild species native to arid environments. *Journal of Arid Environments* 113(2015): 51-58.

Waddington C. H. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature*, 150:563-5.

Wilson S. D., Tillman, D. 1993. Plant Competition and Resource Availability in Response to Disturbance and Fertilization. *Ecology*, 74(2), 599–611. <http://doi.org/10.2307/1939319>

Zuñiga B., Malda G., Suzán H. 2005. Interacciones Planta-Nodrizza en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un Desierto Subtropical de México. Escuela de Biología, Universidad Autónoma de Querétaro, Cerro de las Campanas, Centro Universitario, Querétaro, México.