



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“ANÁLISIS DE CRECIMIENTO TEMPRANO DE TRES CACTÁCEAS
AMENAZADAS (*Mammillaria pectinifera*, *Obregonia denegrii* y *Coryphantha
werdermannii*) BAJO CONDICIONES CONTROLADAS DE HUMEDAD Y
RADIACIÓN LUMÍNICA.”

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 :

ALEJANDRA MARTÍNEZ BERDEJA

TUTORA:
DRA. MA. TERESA VALVERDE VALDÉS



2007



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

División de Estudios Profesionales

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

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:
"Análisis de crecimiento temprano de tres cactáceas amenazadas
(Mammillaria pectinifera, Obregonia denegrii y Coryphantha werdermannii)
bajo condiciones controladas de humedad y radiación luminica".
realizado por Alejandra Martinez Berdeja

con número de cuenta 401050244 , quien cubrió los créditos de la licenciatura en
Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Tutor (a) Propietario Dra. Ma. Teresa Valverde Valdes

Ma. Teresa Valverde V.

Propietario Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia

Alma D. L. Orozco S.

Propietario Dra. Ma. del Carmen Mandujano Sánchez

Ma. del Carmen Mandujano S.

Suplente Dr. Pedro Luis Valverde Padilla

Pedro Luis Valverde P.

Suplente Dr. Héctor Octavio Godínez Álvarez

Héctor O. Godínez A.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, D.F., a 21 de noviembre
CONSEJO DEPARTAMENTAL DE

del 2006

Zenón Cano Santana

Dr. Zenón Cano Santana



A mis padres Raúl y Cristina

A mi hermana Cris

A mi abuela Elena

Agradecimientos

Deseo expresar mi agradecimiento a todas las personas que colaboraron durante la elaboración de esta tesis. Un especial agradecimiento a mi tutora la Dra. Ma. Teresa Valverde por su gran ayuda y paciencia, así como por sus enseñanzas, que contribuyeron a mi formación académica.

Asimismo, quisiera agradecer los consejos y comentarios a los sinodales que revisaron mi trabajo: la Dra. Ma. del Carmen Mandujano, la Dra. Alma Orozco, el Dr. Héctor Godínez Álvarez y el Dr. Pedro Luis Valverde.

Esta tesis no podría haber sido realizada sin la ayuda de todos los profesores del Taller de Ecología, especialmente un agradecimiento al Dr. Carlos Martorell por haber sido una persona muy importante en mi formación como bióloga. Así también, agradezco el apoyo de la Dra. Consuelo Bonfil, M. en C. Mariana Hernández y M. en C. Pedro Eloy del Laboratorio Especializado de Ecología de Poblaciones.

A mis amigos, en especial a Bianca, Romi, Habacuc, Salvador y José y a los amigos de siempre Ana Bel, Carla, Andrea, Alfredo y Ernesto. Gracias por todos los momentos que hemos pasado juntos.

Los permisos de colecta de las especies estudiadas fueron: el número DOO 02-4152 otorgado por SEMARNAP así como el permiso CITES S.G.P.A./D.G.V.S./01975/06.

Índice

Resumen	2
Abstract	3
Presentación	4
Capítulo 1 Introducción	6
1.1 El crecimiento en las plantas	6
1.1.1 Factores que afectan el crecimiento de las plantas	6
1.1.2 Patrones de crecimiento en las plantas	13
1.1.3 Técnicas cuantitativas para el análisis del crecimiento en plantas	18
1.2 La familia Cactaceae	20
1.2.1 Factores de vulnerabilidad de las etapas tempranas de desarrollo de las cactáceas	22
1.3 Objetivos	27
Capítulo 2 Métodos	28
2.1 Descripción de las especies en estudio	28
2.2 Experimento de crecimiento de plántulas en el invernadero	35
2.2.1 Germinación, aclimatación y primera cosecha	35
2.2.2 Experimento de crecimiento de plántulas bajo condiciones controladas en el invernadero	36
2.2.3 Cosecha final y análisis estadístico	39
2.3 Índice de Plasticidad	41
Capítulo 3 Resultados	42
3.1 Cosecha inicial	42
3.2 Análisis global de las variables de crecimiento	43
3.3 Análisis de las variables de crecimiento para cada especie	52
3.4 Índice de Plasticidad	57
Capítulo 4 Discusión	60
4.1 Características del crecimiento de las plántulas de las especies estudiadas	60
4.2 La plasticidad en el crecimiento y los patrones de asignación de biomasa de las especies estudiadas	64
4.3 Implicaciones ecológicas de las respuestas ante los factores experimentales	70
4.4 Consideraciones sobre la conservación de las especies estudiadas	74
Capítulo 5 Conclusiones	77
Literatura citada	79
Apéndice I.- Resultados detallados de los análisis de varianza realizados sobre las variables de crecimiento de las tres especies estudiadas	89
Apéndice II.- Valores promedio por tratamiento de las variables de crecimiento PS, TRC, R/V y K de las especies estudiadas	90

Resumen

Las cactáceas presentan una capacidad limitada de recuperación ante el disturbio debido a sus características ecológicas intrínsecas; esto aunado a las condiciones de estrés del medio en el que habitan ha llevado a muchas especies a enfrentar riesgos de extinción. Estos factores afectan particularmente a las plántulas, que son la etapa más vulnerable del ciclo de vida de estas plantas. Muchas cactáceas se asocian a una nodriza durante las fases tempranas, lo cual favorece tanto la sobrevivencia como el establecimiento de las plántulas debido a las condiciones favorables que se generan bajo su sombra. En esta tesis se buscó analizar la respuesta del crecimiento temprano de tres especies de cactáceas globosas amenazadas, *Mammillaria pectinifera*, *Obregonia denegrii* y *Coryphantha werdermannii*, ante condiciones controladas de radiación lumínica y humedad edáfica, con el objeto de comprender sus estrategias de supervivencia ante cambios en el medio. El trabajo consistió en un experimento factorial en invernadero en el cual las plántulas de las tres especies se sometieron a dos factores: humedad edáfica con tres niveles (5%, 25% y 60%) y radiación lumínica con dos niveles (40% y 100%). Se obtuvieron diversas variables de crecimiento: peso seco, tasa relativa de crecimiento, cociente raíz vástago y la variable K , que fueron analizadas por medio de ANOVAs. Las plántulas respondieron sólo al factor humedad. Todas las especies estudiadas tuvieron tasas de crecimiento lentas, aunque hubo diferencias entre la TRC de *M. pectinifera* (0.0106 g/g/día) respecto de la de *O. denegrii* (0.0080 g/g/día), sin embargo no difirieron de la de *C. werdermannii* (0.0095 g/g/día). Las especies también presentaron distintas respuestas plásticas, por ejemplo sólo *O. denegrii* mostró diferencias en la asignación de biomasa raíz/vástago. Igualmente la respuesta plástica varió en magnitud en las distintas variables de crecimiento evaluadas. Los resultados obtenidos también permitieron entender algunas cuestiones en torno al fenómeno del nodricismo. Todo lo anterior es importante ya que tiene implicaciones para las formas de conservación y manejo de las diferentes especies de cactáceas.

Abstract

Cacti species have a limited capability to deal with disturbance because of their ecological characteristics and the harsh environmental conditions that prevail in their habitat, which has led many species to be almost in risk of extinction. Seedlings are particularly affected by these factors given that they are the most vulnerable stage of their life cycle. Many cacti species are associated with a mother plant during their early stages, which favors both the survivorship as well as their establishment due to the fact that there are relatively favorable conditions under their shade. The objective of this research was to analyze the early growth response of three endangered, globose cacti species: *Mammillaria pectinifera*, *Obregonia denegrii* and *Coryphantha werdermannii*, to different experimental conditions of solar radiation and soil water, in order to obtain information which enables us to have a better understanding of their survival strategies to environmental changes. This work was carried out in a greenhouse in which the seedlings of the three species were submitted to a factorial experimental design that included two factors: soil water, with three levels (5%, 25% y 60%) and solar radiation, with two levels (40% y 100%). Several growth variables were obtained: dry weight, relative growth rate, root shoot ratio and K , and they were analyzed with ANOVAs. The results showed that seedlings responded only to changes in soil water content. The three species that were studied had low relative growth rates, although there were differences among them. For example, the RGR of *M. pectinifera* (0.0106 g/g/d) was significantly different from that of *O. denegrii* (0.0080 g/g/d), and there was no significant difference with *C. werdermannii*'s RGR (0.0095 g/g/d). The species also showed different plastic responses, only *O. denegrii* showed a plastic response in terms of root/shoot biomass partitioning. There were differences in the plastic response magnitude of the different growth variables that were analyzed. These results allow us to understand some issues about nodricism. All of this information is important given that it has implications on the different conservation techniques available to protect different cacti species.

Presentación

México es el país con mayor diversidad de cactáceas en el mundo. De las casi 2000 especies de cactáceas reconocidas actualmente, ca. 850 se distribuyen en México, lo cual representa casi el 45% de las cactáceas conocidas (Hernández y Godínez, 1999). Debido a que muchas de estas especies tienen una gran especificidad de hábitat y a que generalmente se encuentran en pequeñas poblaciones, entre las cactáceas se presentan altos niveles de endemismo y rareza. Muestra de ello es que alrededor del 84% de las especies de cactáceas que se encuentran en México son endémicas de este país (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978, 1991; Arias Montes, 1993; Esparza-Olguín *et al.*, 2002).

Debido a lo anterior, muchas cactáceas presentan problemas de conservación. El 35% de las especies mexicanas de cactáceas se encuentran amenazadas o en peligro de extinción por estar sometidas a fuertes factores de riesgo, entre los que se encuentran la alta incidencia de perturbaciones, los cambios de uso de suelo y la intensa colecta ilegal que sufren muchas de sus poblaciones (Hernández y Godínez, 1994). Por esta razón, toda la familia está incluida en el Apéndice II de la Convención sobre el Tráfico Internacional de Especies Silvestres de Flora y Fauna Amenazadas (CITES) y muchas de ellas están también incluidas en el Apéndice I.

CITES es una convención internacional cuyo objetivo es regular el comercio internacional de especies de animales y plantas para evitar que éste ponga en peligro su existencia. Lo anterior se pretende lograr por medio de controles en la importación y exportación de especímenes; los límites al comercio se establecen de acuerdo con la categoría de riesgo en la que se encuentren las diferentes especies. Las tres especies estudiadas en esta tesis se encuentran en el Apéndice I de CITES, en el cual se incluyen

las especies en peligro de extinción, por lo que su comercio está permitido sólo en circunstancias excepcionales (CITES, 2006).

A la fecha, se ha reconocido que es necesario generar información que nos permita desarrollar medidas y formas de conservación y manejo de las especies en peligro; entre ellas es fundamental tener criterios claros para una adecuada inclusión de las diferentes especies de cactáceas en las distintas categorías de riesgo existentes. El proyecto “Evaluación poblacional, estudio de hábitat, la comunidad y el grado de perturbación y riesgo de las especies de Cactaceae del Apéndice I de CITES”, coordinado por la Dra. Ma. del Carmen Mandujano y en el que participan un gran número de investigadores mexicanos, tiene como objetivo generar información de índole ecofisiológica, poblacional, y de las comunidades en las que se distribuyen las especies de cactáceas que se encuentren incluidas en el Apéndice I de CITES (Proyecto CONACYT/SEMARNAT 0350 “Evaluación poblacional, estudio de hábitat, la comunidad y el grado de perturbación y riesgo de las especies de cactaceae del Apéndice I de CITES”). Esta tesis se ubica dentro de este proyecto y con ella se pretende generar información sobre las características del crecimiento y de la plasticidad de las plántulas de cactáceas de tres de estas especies: *Mammillaria pectinifera*, *Obregonia denegrii* y *Coryphantha werdermannii*. Las respuestas que pueden presentar las plántulas ante los factores a los que se encuentran sometidas en su ambiente natural, tienen implicaciones importantes en su dinámica poblacional al estar relacionadas con fenómenos como el establecimiento y el reclutamiento de nuevos individuos. Asimismo, se pretende generar información acerca de la forma en que estas especies responden ante diferentes condiciones de crecimiento, con el objeto de brindar elementos para contribuir a la conservación de estas cactáceas.

Capítulo 1 Introducción

1. El crecimiento en las plantas

El crecimiento en las plantas es el resultado de la interacción de distintos procesos fisiológicos como la fotosíntesis, el transporte de sustancias, la respiración, las relaciones hídricas y la nutrición mineral. El crecimiento se puede definir como el incremento en peso seco, volumen, longitud o área foliar de una planta, y este involucra la división, expansión y diferenciación de las células (Lambers *et al.*, 1998). En el caso de las cactáceas el crecimiento se expresa como un aumento en el largo o ancho del tallo, o en el aumento del número de segmentos, tubérculos o cladodios (Nobel, 1994).

Puesto que implica reproducción celular, el crecimiento está restringido a ciertas partes de la planta conocidas como meristemos, los cuales se caracterizan por tener una división celular muy activa. El tallo y el ápice de la raíz presentan meristemos, de tal manera que pueden crecer; otras zonas meristemáticas se encuentran en el cambium vascular y en las yemas axilares de las hojas. Los meristemos apicales de la raíz y el tallo se forman durante el desarrollo del embrión y se conocen como meristemos primarios, mientras que el cambium vascular y las zonas meristemáticas de las yemas foliares son los meristemos secundarios (Salisbury y Ross, 1992).

1.1 Factores que afectan el crecimiento de las plantas

Los factores que afectan el crecimiento de las plantas se pueden clasificar en intrínsecos y extrínsecos. Entre los primeros se encuentran la información genética, las relaciones alométricas, la ontogenia y las tasas metabólicas inherentes a cada especie; entre los factores extrínsecos se pueden mencionar a las interacciones bióticas y a los recursos abióticos (Godínez-Alvarez *et al.*, 2003).

Entre los factores intrínsecos, los relacionados con la ontogenia se refieren a las distintas etapas de desarrollo de la planta, las cuales tienen efectos sobre el crecimiento. Por ejemplo, es común que en las primeras etapas de desarrollo, la plántula experimente un crecimiento exponencial, pues la energía que utiliza es la contenida en la semilla. Esto cambia cuando la planta depende totalmente de su propia fotosíntesis y de la energía solar disponible, de tal forma que generalmente en esta etapa su tasa de crecimiento decrece. Posteriormente, las plantas experimentan distintas tasas de crecimiento, según sus patrones de inversión de recursos a diversas funciones, como el soporte o la reproducción, además del crecimiento (Steenbergh y Lowe, 1977; Godínez-Alvarez, 2003).

Entre las plantas existen tres vías metabólicas para la fijación de CO_2 atmosférico que son la C_3 , la C_4 y la CAM (por las siglas en inglés de Metabolismo Ácido de las Crasuláceas). Las diferencias entre estas rutas fotosintéticas radican en el momento del día en el que ocurre la apertura estomática, en las enzimas y moléculas orgánicas utilizadas para la fijación inicial de CO_2 y en los distintos patrones de absorción diaria de CO_2 . Las plantas que utilizan el metabolismo C_3 abren sus estomas en el día e inicialmente fijan el CO_2 en moléculas de tres carbonos, utilizando la enzima Rubisco. Las plantas C_4 también absorben CO_2 durante el día, pero sus productos fotosintéticos iniciales son ácidos de cuatro carbonos, utilizando a la enzima fosfoenolpiruvato-carboxilasa. A diferencia de las plantas C_3 y C_4 , las plantas CAM pueden abrir sus estomas y absorber CO_2 durante la noche, utilizando un mecanismo similar al de las plantas C_4 para la fijación inicial de CO_2 . Durante el día, las plantas CAM tienden a cerrar sus estomas y usar la vía C_3 para fijar el CO_2 cuya fuente, en ese caso, no es directamente la atmósfera, sino el carbono almacenado en la misma planta durante la noche. Existen costos asociados a este metabolismo, ya que la apertura

estomática controla tanto la absorción de CO₂ atmosférico como la tasa de transpiración, y esta última incide sobre el control de la temperatura del tallo y el movimiento de nutrientes; así, al limitarse la tasa de transpiración, se limitan también otros procesos, lo cual tiene implicaciones sobre el crecimiento. Las plantas de la familia Cactaceae presentan metabolismo CAM, al igual que otras plantas que se distribuyen en regiones áridas y semiáridas; en estos ambientes el metabolismo CAM presenta una ventaja ecológica importante al aumentar la eficiencia del uso del agua (Nobel, 1988).

Los factores extrínsecos afectan el crecimiento de las plantas debido a que éstas son organismos modulares, esto es, su crecimiento depende de la adición de módulos y no está totalmente determinado genéticamente (Begon *et al.*, 1996). En estos organismos la falta de un recurso, la presencia de una toxina o la incidencia de temperaturas extremas producen alteraciones en los procesos metabólicos y ésto, a su vez, altera la tasa o el patrón de crecimiento (Fitter y Hay, 1987). Las respuestas de las plantas ante los diversos factores ambientales son muy complejas, ya que generalmente varios factores afectan su crecimiento de manera simultánea. Otras veces sus respuestas ante distintos factores pueden estar en conflicto, por ejemplo, si una planta cierra sus estomas en respuesta a una disminución en la disponibilidad de agua, esto la llevará a perder menos agua por transpiración, pero también a disminuir su tasa de absorción de CO₂, provocando una disminución de su tasa fotosintética (Fitter y Hay, 1987; Crawley, 1989).

Los factores extrínsecos que afectan el crecimiento de las plantas se pueden clasificar en dos grandes grupos: por un lado se encuentran las interacciones con otros organismos y, por el otro, los factores abióticos del medio. Las interacciones bióticas se dan con otras plantas, así como con hongos y animales. Hay interacciones que tienen influencia directa sobre la disponibilidad de recursos para una planta, como sucede con

la competencia, la herbivoría y las asociaciones simbióticas, ya sean parasíticas o mutualistas. Los efectos de las interacciones pueden ser de tipo directo o indirecto, como sucede cuando la interacción lleva a una alteración ambiental física o química (Fitter y Hay, 1987).

Los principales factores abióticos que afectan el crecimiento de las plantas son la radiación lumínica, la temperatura, la disponibilidad de agua y la disponibilidad de nutrientes minerales. La radiación lumínica tiene dos efectos sobre el crecimiento de las plantas: provee la energía para que se lleve a cabo la fotosíntesis y afecta en gran medida la temperatura y por lo tanto la disponibilidad de agua en el suelo que experimenta la planta. La fotosíntesis requiere de la absorción de la energía lumínica por parte de los pigmentos fotosintéticos. El intervalo de longitudes de onda capaz de ser utilizado por las plantas para la fotosíntesis se conoce como PAR (por las siglas en inglés, *Radiación Fotosintéticamente Activa*) y se encuentra entre las longitudes de onda de 400 nm (violeta) a 700 nm (rojo) (Nobel, 1988).

La radiación solar presenta variaciones a lo largo del día y del año; entre ellas están las provocadas por las nubes, las partículas de materia y el vapor de agua en la atmósfera, la posición del sol, así como por la posición de las hojas y la sombra de la copa de otras plantas; por ello, la calidad y la cantidad de radiación que recibe una planta puede ser muy variada. El exceso o déficit de radiación lumínica altera los procesos metabólicos y finalmente afecta el crecimiento de la planta (Fitter y Hay, 1987; Hale *et al.*, 1987). En general, un aumento en la radiación solar incrementa la productividad de la planta al aumentar la tasa fotosintética, hasta llegar al punto de saturación, en el que la tasa de absorción de CO₂ alcanza un límite. Sin embargo, esto depende del metabolismo fotosintético empleado; por ejemplo, la absorción de CO₂ de las plantas CAM es nocturna, sin embargo, la cantidad de CO₂ absorbida depende del PAR total recibido

durante el día. A mayor nivel de PAR, habrá más síntesis de carbohidratos durante el día y, por lo tanto, mayor cantidad de aceptores de CO₂ disponibles durante la noche siguiente. Por ello, las cactáceas requieren ambientes con altos niveles de PAR (Nobel, 1988), aunado a que las características de los tallos como la opacidad, rigidez y orientación vertical de las superficies fotosintéticas hacen que los bajos niveles de PAR recibidos sean una limitante para el crecimiento (Nobel, 1994; Mandujano *et al.*, 1998; Zavala-Hurtado *et al.*, 1998). Por otro lado, un PAR excesivo puede disminuir la tasa de absorción de CO₂, como producto de la fotoinhibición. Las plantas CAM pueden reducir al mínimo la fotoinhibición ya que, a diferencia de las plantas C₃, mantienen su actividad fotosintética utilizando el CO₂ interno (Nobel, 1988).

El otro efecto de la radiación solar sobre el crecimiento de las plantas está relacionado con que la radiación afecta la temperatura y, con ello, modifica procesos como la difusión de CO₂ y la transpiración; además, todas las reacciones bioquímicas requieren de ciertas temperaturas para alcanzar sus tasas máximas de actividad (Nobel, 1988).

A temperaturas bajas, las plantas disminuyen sus tasas metabólicas. La disminución en la actividad fotosintética conlleva una disminución en la tasa de crecimiento (Hale *et al.*, 1987; Crawley, 1989). La raíz también se ve particularmente afectada por las bajas temperaturas, lo cual repercute en el crecimiento de la planta al disminuir la tasa de transporte de sustancias como el agua y los nutrientes. La tasa fotosintética aumenta al aumentar la temperatura, debido al incremento de la actividad enzimática (Crawley, 1989). Sin embargo, las temperaturas muy elevadas pueden ocasionarse lesiones o muerte de los tejidos, así como la desnaturalización de las enzimas que llevan a cabo distintos procesos metabólicos, entre ellos la fotosíntesis.

Las plantas adaptadas al frío tienen una mayor capacidad fotosintética a temperaturas relativamente bajas, de la misma manera que las especies del desierto, sobre todo de desiertos intertropicales, tienen mayor capacidad fotosintética a altas temperaturas. En general, las cactáceas presentan muerte celular a temperaturas bajo cero, alrededor de -4°C . En cuanto a su tolerancia a altas temperaturas se ha documentado que pueden soportar valores de 60 a 65°C , lo cual es muy alto comparado con el nivel de tolerancia térmica de otras plantas vasculares (Nobel, 1988).

Un tercer factor de gran influencia sobre el crecimiento de las plantas es el agua, el cual está relacionado de manera importante con la radiación y con la temperatura. El agua es fundamental para todas las reacciones fisiológicas, así como para el transporte de sustancias y gases en la planta (Fitter y Hay, 1987). Ésta absorbe el agua del suelo a través de la raíz, pasando a los tallos como resultado de distintos gradientes de presión hídrica presentes en la raíz y en las hojas. En el caso de las cactáceas generalmente el potencial hídrico, tanto del suelo como de la planta, son negativos. Durante la sequía, la pérdida de agua lleva a un aumento en la concentración de solutos y por lo tanto del potencial osmótico dentro de la planta. Debido a que el movimiento del agua hacia el interior de la planta ocurre cuando el potencial hídrico del suelo es mayor que el de la planta, la lluvia debe aumentar el potencial hídrico del suelo por arriba del potencial hídrico de la planta para que el agua pueda ser absorbida. La precipitación en los desiertos varía considerablemente entre años y entre sitios, lo cual tiene efectos importantes sobre la producción de biomasa, así como en el establecimiento de las plántulas. Las raíces de las cactáceas, en general, son poco profundas y se extienden lateralmente sobre distancias considerables, lo cual permite que respondan fisiológicamente a eventos de lluvia de tan sólo 6-7 mm (Nobel, 1988), a través de la rápida inducción de las raíces de lluvia (Nobel, 1994).

En las cactáceas existen respuestas de corto y de largo plazo a la disponibilidad de agua. Las primeras se refieren a la apertura nocturna de estomas asociada al metabolismo CAM, que permite tener una tasa de transpiración reducida. La segunda se refiere a que la disponibilidad de agua en el suelo controla la tasa de captura de CO₂ y por lo tanto el crecimiento. Las respuestas a largo plazo, son producto de la alta tolerancia a la pérdida de agua del tejido, lo cual les permite sobrevivir largos periodos de sequía (Nobel, 1988).

La disponibilidad de agua para una planta depende, en gran medida, de la capacidad de retención de agua del suelo. Los suelos consisten en partículas que forman agregados, entre los cuales se forma una red de poros de distinto tamaño, dando lugar a una cierta textura y a la estructura del suelo. Los suelos de textura gruesa pueden almacenar una mayor cantidad de agua proveniente de una lluvia intensa y episódica en comparación con los suelos de textura fina, cuyos poros no pueden evitar el escurrimiento superficial del agua (Fitter y Hay, 1987; Nobel, 1988).

La disponibilidad de nutrientes minerales en el suelo es de gran importancia para el crecimiento de las plantas, ya que aproximadamente el 10% del peso seco de una planta está compuesto por minerales (Hale *et al.*, 1987). Hay quince elementos que son esenciales para el crecimiento y la reproducción de las plantas y éstos se clasifican en dos grupos. Los macronutrientes son elementos requeridos en grandes cantidades, como es el caso del nitrógeno, fósforo, potasio, calcio, magnesio y azufre. Los micronutrientes son elementos requeridos en menor cantidad, como el manganeso, cobre, zinc, hierro, boro, cobalto, molibdeno y cloro (Nobel, 1988).

Entre los factores que dan origen a la variación en la disponibilidad de nutrientes entre ecosistemas se encuentran las características de la roca madre de la que provienen los suelos, el clima, la topografía, la vegetación, el proceso de reciclaje y el pH edáfico,

entre otros (Fitter y Hay, 1987; Hale *et al.*, 1987). Generalmente la deficiencia de nutrientes se traduce en una baja tasa de crecimiento de las plantas, e incluso puede llegar a provocar el daño permanente o la muerte de la planta (Hale *et al.*, 1987). Por otro lado, una disminución en la disponibilidad de nutrientes generalmente, modifica la asignación de biomasa de las plantas hacia una mayor producción de raíces (Fitter y Hay, 1987).

1.1.2 Patrones de crecimiento en las plantas

Las diferentes características del crecimiento de las plantas permiten distinguir, entre ellas, diversos patrones de crecimiento. De acuerdo con su tasa de crecimiento, se han identificado dos grandes grupos de plantas: aquéllas con una alta tasa de crecimiento y aquéllas con una baja tasa de crecimiento. La tasa de crecimiento en cierta medida es inherente a las especies, ya que se presentan diferencias específicas en la tasa relativa de crecimiento (TRC) aún cuando las plantas se encuentren bajo condiciones óptimas (Grime y Hunt, 1975; Garnier, 1991; Lambers y Poorter, 1992). Cuando las plantas de crecimiento rápido son cultivadas bajo una disponibilidad de nutrientes limitada, su tasa de crecimiento disminuye notablemente; sin embargo, su crecimiento sigue siendo más rápido que el de las plantas de crecimiento lento bajo las mismas condiciones (Lambers y Poorter, 1992).

Los dos grupos de plantas a los que se ha hecho referencia presentan diferencias morfológicas, fisiológicas, químicas y de asignación de biomasa, cuyo análisis es de gran importancia para entender el significado ecológico de la tasa de crecimiento (Lambers y Poorters, 1992). Estas diferencias tienen que ver con el hábitat en el cual se distribuyen y en el que presumiblemente han evolucionado. Las plantas que han evolucionado en ambientes productivos o con pocas restricciones para el desarrollo,

generalmente tienen una alta tasa de crecimiento. Por otro lado, las plantas que han evolucionado en ambientes desfavorables, con poca disponibilidad de recursos o con altas concentraciones de sales y metales pesados, suelen tener una baja tasa de crecimiento (Janzen, 1968; Grime, 1975; Lambers y Poorter, 1992; Poorter y Garnier, 1999).

La tasa de crecimiento tiene consecuencias sobre la composición química de los organismos de cada especie. En general, las especies de crecimiento rápido acumulan más compuestos orgánicos con nitrógeno y minerales en sus hojas, mientras que las especies de crecimiento lento acumulan más lignina, hemicelulosa y azúcares solubles (Poorter y Bergkotte, 1992; Lambers y Poorter, 1992). La alta concentración de nitrógeno en las plantas de rápido crecimiento puede estar relacionada con una mayor concentración enzimática, ya que estas especies tienen un requerimiento mayor de energía (Poorter y Garnier, 1999), pues estas plantas tienen tasas metabólicas más altas. Por otro lado, las plantas de crecimiento lento presentan una alta longevidad foliar, evitando el deterioro de las hojas por factores como la sequía, por efectos mecánicos o por pérdida de nutrientes (Lambers y Poorter, 1992). En el caso de las cactáceas, esto se expresa como una alta longevidad de los tejidos, tanto fotosintéticos como radiculares (Nobel, 1988). Las hojas de especies de crecimiento lento tienen altas concentraciones de compuestos que las protegen de la herbivoría, como metabolitos secundarios, taninos y lignina, que es uno de los factores que aumenta su longevidad (Coley et al., 1985; Nievam et al., 1992). En contraste, las hojas de las plantas con altas tasas de crecimiento son de vida corta (Poorter y Bergkotte, 1992).

Otra característica que se encuentra asociada a la tasa de crecimiento es la capacidad de responder ante cambios en el medio a través de respuestas plásticas. A la modificación morfológica o fisiológica en la expresión individual del genotipo

provocada por cambios en el ambiente, se le conoce como plasticidad fenotípica e incluye cambios en características bioquímicas, morfológicas, fisiológicas y de comportamiento (Schlichting, 1986; West-Eberhard, 1989). La ausencia de una respuesta morfológica clara ante cambios en el ambiente no necesariamente significa que la planta no presente una respuesta plástica, pues la relativa estabilidad de los rasgos morfológicos puede estar compensada por una plasticidad en los caracteres fisiológicos. Por ejemplo, una planta puede responder al ambiente simplemente alterando su tasa de crecimiento, sin afectar el patrón de asignación de recursos o la morfología de la planta. Tanto los cambios en la asignación de biomasa entre las hojas, el tallo y la raíz, como la modificación de la tasa de crecimiento son ejemplos de plasticidad en las plantas (Grime *et al.*, 1986; Trewavas y Jennings, 1986; Schlichting, 1986; West-Eberhard, 1989).

La proporción de biomasa que una planta asigna a las partes aéreas y a la raíz es parcialmente heredada. Las plantas que han evolucionado en ambientes limitantes suelen tener una alta proporción de biomasa de raíz (Fitter y Hay, 1987). Por ejemplo, las plantas de zonas desérticas por lo general sacrifican el crecimiento de los brotes en favor del crecimiento de las raíces (Nobel, 1988); generalmente en estas plantas el tejido aéreo representa tan solo el 10% del peso seco de la planta, por lo que la proporción raíz/tejido aéreo es de alrededor de 0.11 para las suculentas del desierto.

Sin embargo, la proporción entre las raíces y la parte aérea puede cambiar según las condiciones del ambiente, ajustándose a las disponibilidades de recursos en el suelo y por encima de éste (Grace, 1997). Estos cambios en los patrones de asignación de biomasa son de gran importancia para maximizar el crecimiento de la planta, ya que permiten disminuir el efecto limitante de un factor al promover el crecimiento de los órganos involucrados en la adquisición del recurso que mayormente limita el

crecimiento (Bazzaz, 1997; Garnier, 1991; Lambers *et al.*, 1998). Por lo anterior, se puede esperar una mayor asignación de recursos a las hojas cuando la luz limita el crecimiento y una mayor asignación a las raíces en respuesta a la limitación de agua o de nutrientes (Lambers y Poorter, 1992; Bazzaz, 1997). Sin embargo, los ajustes en la asignación de biomasa son más notorios en las plantas de rápido crecimiento que en las de lento crecimiento (Grime *et al.* 1986; Lambers y Poorter, 1992). Asimismo, las plantas que habitan ambientes altamente variables tienen mayor flexibilidad en la asignación de biomasa que aquellas que habitan sitios más estables (Fitter y Hay, 1987; Bazzaz, 1997). El hábito de crecimiento también está relacionado con la capacidad de modificar el patrón de asignación de biomasa; por ejemplo, los árboles, que tienen gran cantidad de materiales estructurales, presentan una menor flexibilidad en la asignación de biomasa que las plantas herbáceas, que presentan una menor cantidad de materiales estructurales.

En resumen, puede decirse que existe una diferencia en el tipo de plasticidad que presentan las plantas de hábitats productivos con respecto a las de hábitats estresantes. Las primeras tienen una alta plasticidad morfológica, lo cual les permite proyectar hojas y raíces y competir de manera eficiente por los recursos del medio. En contraste, en las plantas que habitan sitios de escasos recursos la plasticidad se expresa por medio de cambios fisiológicos reversibles, que mantienen la viabilidad y la eficiencia funcional de las hojas y los tallos por periodos largos de tiempo y facilitan la explotación de pulsos temporales e impredecibles de recursos (Grime *et al.*, 1986; Nobel, 1988).

Todo lo anterior se encuentra relacionado con el modelo de Grime de estrategias primarias en las plantas (Grime, 1977). Este modelo propone que hay tres estrategias en las plantas producto de la evolución en diferentes tipos de ambientes. Cada una de estas estrategias está caracterizada por una serie de atributos, entre los que se encuentra la

tasa de crecimiento y la plasticidad en lo que se refiere al patrón de asignación de biomasa (Grime, 1982). Grime (1977) distingue a las plantas competidoras, que han evolucionado en condiciones ambientales con pocas restricciones de recursos y baja tasa de perturbación; las plantas tolerantes al estrés (T), que han evolucionado en sitios con altas restricciones de recursos y baja tasa de perturbación; y las plantas ruderales (R), que han evolucionado en lugares con pocas restricciones de recursos y altas tasas de perturbación.

Algunas de las características de las plantas competidoras (C) son la presencia de órganos de almacén, altas tasas de crecimiento y una gran capacidad para capturar recursos, lo cual las hace ser exitosas en condiciones de competencia intensa. Además, presentan una plasticidad morfológica que se expresa en el desarrollo diferencial de raíces y tallos en respuesta a cambios ambientales, dando como resultado un ajuste de las superficies de absorción por arriba y por debajo del suelo. Este forrajeo activo tiene altos costos energéticos, por lo que sólo resulta ventajoso en sitios en los que la disponibilidad de recursos es alta (Grime, 1982).

Por su parte, las plantas ruderales se caracterizan por tener ciclos de vida cortos, alta producción de semillas y altas tasas de crecimiento. Su plasticidad se expresa a través de la formación temprana de estructuras reproductivas en respuesta al estrés ambiental que, aunado a sus demás características, les permite aumentar la probabilidad de que alguno de sus descendientes sobreviva (Grime, 1982).

En las plantas tolerantes al estrés, la sobrevivencia depende de la capacidad de capturar y retener los escasos recursos disponibles, particularmente agua y nutrientes. Por ello, las hojas y raíces de estas plantas son estructuras de vida larga. La plasticidad de estas plantas es reducida y se expresa principalmente a través de cambios fisiológicos reversibles que mantienen la funcionalidad de los órganos individuales por mucho

tiempo, lo cual resulta ventajoso para explotar recursos que se encuentran disponibles de forma esporádica y por periodos cortos de tiempo. Aunado a esto, es común que estas plantas tengan bajas tasas de crecimiento y mecanismos de defensa ante la herbivoría a través de la presencia de metabolitos secundarios (Grime, 1982; Grime, Crick y Rincón, 1986).

1.1.3 Técnicas cuantitativas para el análisis del crecimiento en plantas

Existen una serie de técnicas que, en conjunto, se conocen como análisis de crecimiento y que permiten cuantificar el incremento en biomasa de las plantas y obtener información sobre su asignación a las diferentes partes vegetales. El análisis de crecimiento puede realizarse bajo distintos enfoques. Uno de ellos es el enfoque clásico, en el cual se obtienen distintas variables de crecimiento a partir de una cosecha inicial y una cosecha final de las plantas experimentales. Este enfoque considera que el crecimiento es constante en el intervalo de tiempo entre cosechas. Otro enfoque es el análisis funcional de crecimiento, en el cual se realizan una serie de cosechas a lo largo del tiempo, por lo que se puede conocer con más detalle el patrón de crecimiento al dar información de las fases intermedias entre la cosecha inicial y la final; sin embargo, este enfoque presenta la desventaja de requerir un tamaño de muestra inicial mayor (Evans, 1972; Hunt, 1978).

El análisis clásico y funcional de crecimiento depende de técnicas destructivas, las cuales miden el aumento de masa de la planta a partir de su cosecha. Al cosechar a la planta se pueden obtener medidas de peso fresco o de peso seco; la primera es poco confiable como medida de crecimiento, ya que depende del estado hídrico de la planta (Salisbury y Ross, 1992; Hopkins y Hüner, 2004). Por esa razón, en el análisis clásico y funcional de crecimiento generalmente se utiliza el peso seco.

El crecimiento también puede medirse a través de medidas no destructivas, como el aumento en el número de módulos (Bazzaz y Harper, 1982), o bien en la longitud, el diámetro o el área de la planta.

A partir del peso seco de una cosecha inicial y una cosecha subsecuente de plantas, se pueden obtener distintas variables de crecimiento. Una de ellas es la tasa relativa de crecimiento (**TRC**), definida como el aumento en la biomasa de la planta por unidad de biomasa inicial, por unidad de tiempo. Debido a que esta medida de crecimiento toma en cuenta el tamaño inicial de las plantas, constituye una medida relativa de su crecimiento que permite hacer comparaciones entre plantas de distintas especies o bajo condiciones experimentales contrastantes. Para calcular esta variable se utiliza la siguiente ecuación:

$$TRC = \frac{(\ln PS_f - \ln PS_i)}{t_2 - t_1} \quad (1)$$

donde PS_i es el peso seco inicial, PS_f es el peso seco final, y t_1 y t_2 se refieren al tiempo en el cual se hace la cosecha inicial y final respectivamente.

Otras variables derivadas del análisis de crecimiento permiten hacer un análisis alométrico centrándose en el crecimiento y desarrollo de una parte de la planta en relación con otra (Hunt, 1978). El cociente **R/V** (raíz/vástago) permite conocer la contribución relativa de cada parte de la planta a la biomasa total, al evaluar los patrones de asignación de biomasa a cada componente de la planta. La variable **K**, por su parte, permite hacer una comparación entre la velocidad de crecimiento de la raíz respecto de la velocidad de crecimiento del vástago (Hunt, 1978; Ruedas, 2000):

$$K = \frac{TRC_{raíz}}{TRC_{vástago}} \quad (2) \qquad \frac{R}{V} = \frac{PS_{raíz}}{PS_{vástago}} \quad (3)$$

Las condiciones bajo las cuales se desarrolla la planta influyen de manera importante sobre estos cocientes. En general, el estrés hídrico o de nutrientes tiende a aumentar los

valores de K y R/V , mientras que la falta de luz tiende a disminuirlos. Otros factores que llevan a un aumento en el valor de K y R/V son la baja concentración de oxígeno y la baja temperatura del suelo (Fitter y Hay, 1987). Hay otra serie de variables derivadas del análisis de crecimiento que tienen que ver con características foliares. En vista de que dichas variables no se utilizan en el presente trabajo, no serán incluidas en esta revisión.

1.2 La familia Cactaceae

Entre los componentes principales de la flora xerófila mexicana se encuentran las especies de la familia Cactaceae, las cuales son endémicas del Continente Americano. La distribución de las cactáceas en México es muy amplia; éstas se encuentran principalmente en zonas con clima árido y semiárido, aunque también se distribuyen en zonas cálidas húmedas y de clima templado (Bravo-Hollis, 1978).

México es el país con mayor diversidad de cactáceas en el mundo (Ortega-Baez y Godínez-Álvarez, 2006). De las casi 2000 especies de cactáceas reconocidas actualmente, ca. 850 se encuentran en México, lo cual representa casi el 45% de las cactáceas conocidas. Debido a que muchas de estas especies presentan una gran especificidad de hábitat y a que generalmente se encuentran en pequeñas poblaciones, entre las cactáceas se reportan altos niveles de endemismo y rareza (Hernández y Godínez, 1994; Ortega-Baez y Godínez-Álvarez, 2006). Casi el 84% de las especies de cactáceas que se encuentran en México son endémicas de este país (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978, 1991; Arias Montes, 1993; Esparza-Olquín, *et al.* 2002).

Debido a lo anterior, muchas cactáceas presentan problemas de conservación. El 35% de las especies mexicanas de cactáceas se encuentran amenazadas o en peligro de extinción por estar sometidas a fuertes factores de perturbación (Hernández y Godínez,

1994). Muestra de esto es que toda la familia está incluida en el Apéndice II de la Convención sobre el Tráfico Internacional de Especies Silvestres de Flora y Fauna Amenazadas (CITES) y muchas de ellas están también incluidas en el Apéndice I y en el listado de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (UICN) sobre especies amenazadas (Hernández y Godínez, 1994). La Norma Oficial Mexicana de Protección Ambiental de Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestres (NOM-059-SEMARNAT-2001) también contempla alrededor de 264 especies de cactáceas en su lista de especies con alto nivel de riesgo.

Son varios los factores asociados al estado de peligro y amenaza en el cual se encuentran muchas cactáceas. Por un lado, están expuestas a altos niveles de disturbio, el cual incluye actividades ganaderas y agrícolas, así como la erosión de los suelos como resultado de éstas (Martorell y Peters, 2005; Montañana, 2007; Portilla, 2007; Santini, 2007). Lo anterior se traduce en la destrucción y pérdida de su hábitat natural, lo cual es particularmente grave para especies que presentan una alta especificidad de hábitat (Godínez-Alvarez *et al.*, 2003; Esparza-Olguín *et al.* 2002). Otro factor importante en el deterioro de las poblaciones naturales de cactáceas es la sobrecolecta, en vista del alto valor comercial que tienen algunas de estas plantas, lo que ha llevado a una explotación ilegal de las mismas.

El nivel de amenaza bajo el cual se encuentran las cactáceas se ve exacerbado al considerar las características ecológicas intrínsecas que limitan su capacidad de recuperación ante eventos de disturbio (Flores *et al.*, 1994; Hernández y Godínez, 1994). Entre ellas, se pueden mencionar las condiciones de estrés que imponen los ambientes en los que naturalmente habitan estas especies, ya que generalmente son sitios con altos niveles de radiación solar, lluvias impredecibles y escasas, y baja disponibilidad de nutrientes en el suelo, así como sus bajas tasas de crecimiento

individual (Ruedas *et al.*, 2000) y patrones de asignación de biomasa poco plásticos (Esparza-Olguín, 2005; Miquelajauregui, 2004).

1.2.1. Factores de vulnerabilidad de las etapas tempranas de desarrollo de las cactáceas.

Muchas de las características mencionadas afectan de manera importante a las fases tempranas de desarrollo de las cactáceas, las cuales representan las etapas más vulnerables de su ciclo de vida. En las poblaciones de cactáceas las tasas de mortalidad de plántulas son generalmente altas al ser éstas muy sensibles a las altas temperaturas, a la escasez de agua y nutrientes y a la herbivoría (Steenberg & Lowe, 1977; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Leirana-Alcocer y Parra-Tabla, 1998). Esto lleva a que el reclutamiento de nuevos individuos sea muy reducido y variable en el tiempo (Franco y Nobel 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Contreras *et al.*, 2002; Esparza-Olguin *et al.*, 2002; Flores *et al.*, 2004; Valverde y Zavala Hurtado, 2006). Esto afecta la dinámica poblacional de manera significativa, ya que ésta depende en gran medida del reclutamiento de nuevos individuos (Ruedas *et al.*, 2000; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Mandujano *et al.*, 2001).

En general, las plántulas de cactáceas presentan tasas de crecimiento individual bajas (Steenbergh y Lowe, 1969; Jordan y Nobel, 1981; Gibson y Nobel, 1986; Mandujano *et al.*, 1998; Ruedas *et al.*, 2000; Loza-Cornejo *et al.*, 2003). Existen pocos trabajos en los que se ha medido la tasa relativa de crecimiento (TRC) en cactáceas. Entre las especies que se han estudiado desde este punto de vista se encuentra *Neobuxbaumia tetetzo* (0.014 mg/mg/día - Godínez-Alvarez, 1991), *N. mezcalaensis* (0.017 mg/mg/día - Miquelajauregui, 2004), *N. macrocephala* (0.019 mg/mg/día - Miquelajauregui, 2004), *Pachycereus hollianus* (0.017 mg/mg/día - Godínez-Álvarez y

Valiente-Banuet, 1998) y *Mammillaria magnimamma* (0.020 mg/mg/día - Ruedas *et al.*, 2000). También se han realizado otros análisis de crecimiento tomando medidas de la altura del tallo a través del tiempo. Sin embargo, estas medidas son difíciles de interpretar, pues rara vez hacen referencia al tamaño inicial de las plantas. Por ejemplo, se ha reportado que las plantas de *Stenocereus queretaroensis* crecen 4.6 cm en un año (Loza-Cornejo *et al.*, 2003), y las de *Carnegie gigantea* crecen 1.3 cm en un año (Jordan y Nobel, 1981). Para especies de tallo globoso, como *Ferocactus* sp., se reporta que las plantas incrementaron su altura de 1.5-1.7 cm al cabo de un año (Gibson y Nobel, 1986).

Otra característica importante del crecimiento de cactáceas es su baja plasticidad morfológica. En general, como se mencionó antes, se considera que las plantas que han evolucionado en ambientes limitantes muestran patrones de asignación de biomasa poco plásticos, por lo que tienen una capacidad de respuesta limitada a un incremento en la disponibilidad de recursos (Grime y Hunt 1975). Sin embargo, se sabe que muchas cactáceas son capaces de aprovechar pulsos de lluvia por medio de la formación de pequeñas raíces de corta duración (Nobel, 1988).

La baja plasticidad morfológica de las plántulas de cactáceas hace necesaria su asociación con una planta nodriza, bajo cuya sombra las condiciones ambientales se ven amortiguadas (Park y Nobel, 1984; Valiente-Banuet, 1991; Flores *et al.*, 2004). Sin embargo, algunos trabajos han mostrado que las plántulas de cactáceas sí tienen cierta capacidad de modificar sus patrones de asignación de biomasa como respuesta a distintos niveles de nutrientes (Ruedas *et al.*, 2000). Esto contradice la afirmación de que las plantas de ambientes limitantes no muestran variaciones en la asignación de biomasa ante cambios en la disponibilidad de recursos. Además, otros trabajos han mostrado que el crecimiento de algunas plántulas de cactáceas sí se ve afectado por las

condiciones ambientales. Por ejemplo, una alta concentración de nutrientes aumentó significativamente el crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma*, *Pachycereus hollianus* y *P. pringlei* (Godínez-Álvarez y Valiente Banuet, 1998; Carrillo-García *et al.*, 2000; Ruedas *et al.*, 2000). Los efectos de la radiación solar fueron contradictorios, ya que aumentó el crecimiento de plántulas de *M. magnimamma* (Ruedas *et al.*, 2000) pero disminuyó el crecimiento de plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo*, *Opuntia rastrera*, *P. hollianus*, *P. pringlei* y *S. thurberi* (Nolasco *et al.*, 1997; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998; Mandujano *et al.*, 1998; Carrillo-García *et al.*, 2000).

Las plántulas de cactáceas con frecuencia enfrentan condiciones ambientales extremas, ya que se distribuyen en sitios con alta radiación solar y baja disponibilidad de agua y nutrientes. La supervivencia de las plántulas está estrechamente relacionada con la disponibilidad de humedad (Gibson y Nobel, 1986; Steenbergh y Lowe, 1969), por lo que la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas se ven maximizados durante el verano, cuando se presenta la precipitación (Nobel, 1988). La resistencia ante la sequía puede estar determinada por la cantidad de tejido de almacén de agua desarrollado en la primera etapa de crecimiento (Jordan y Nobel, 1981). A medida que las plántulas aumentan de tamaño, pueden tolerar periodos más largos de sequía (Nobel, 1988). La forma esférica de las plántulas de cactáceas, permite una reducción de superficie por volumen, y con ello, la pérdida de agua (Jordan y Nobel, 1981), lo cual también puede ayudar a compensar la ausencia de una alta resistencia cuticular que minimice la pérdida de agua (Steenbergh y Lowe, 1969; Loza-Cornejo *et al.*, 2003; Flores *et al.*, 2004).

Es importante considerar que en las primeras semanas de vida, la relación superficie-volumen es muy baja. Sin embargo esta situación cambia en las etapas

iniciales de crecimiento, se tienen registros de *Opuntia pilifera*, *Neobuxbaumia tetetzo* y *Ferocactus recurvus* cuya relación disminuyó 40%, 39% y 48% respectivamente, durante los primeros 100 días de vida (Altesor *et al.*, 1992).

Lo anterior se relaciona con el cambio en el metabolismo fotosintético que ocurre durante la ontogenia, cuando la tendencia de las plántulas es a disminuir la relación superficie-volumen. Se tienen registros del cambio de metabolismo C₃ a CAM para *Opuntia pilifera* y *Ferocactus recurvus* entre la semana 10 y 14, mientras que en *Neobuxbaumia tetetzo* ocurrió en la semana 20 (Altesor *et al.*, 1992). Este cambio metabólico puede ayudar a entender las limitaciones al crecimiento debidas a la baja absorción de CO₂ por la poca superficie de absorción y a la presencia de un metabolismo CAM, que de acuerdo a algunos autores (Jordan y Nobel, 1981) constituyen factores limitantes al crecimiento de las plántulas.

La presencia de un metabolismo tipo C₃ permite tener una mayor tasa de crecimiento, lo cual compensa la disminución en el crecimiento debida a los bajos niveles de PAR experimentados bajo la sombra de una nodriza y por lo tanto, permite superar la etapa crítica del establecimiento de las plántulas. Asimismo, esta característica permite que la plántula tenga una termorregulación activa por medio de la transpiración. Lo anterior implica un mayor gasto de agua, pero este factor es relativamente abundante en esta etapa debido a que la germinación ocurre después de las lluvias.

Finalmente, después de las primeras semanas de crecimiento, la planta adquiere otras formas de regular su temperatura como la presencia de bellos y espinas, también disminuye la relación superficie volumen y con ello aumenta la capacidad de acumular CO₂ nocturno en la forma de malato, de manera simultánea a esto se produce un cambio de metabolismo por la disminución en la disponibilidad de agua (Altesor *et al.*, 1992).

Para la sobrevivencia de las plántulas de las cactáceas son de gran importancia las interacciones con otras plantas, animales y microorganismos. Además de la interacción con las plantas nodrizas, durante las fases tempranas de crecimiento, otras interacciones positivas como la asociación con micorrizas, pueden promover la producción de biomasa al aumentar la eficiencia de absorción de nutrientes (Rincón *et al.*, 1993; Ruedas *et al.*, 2000). Otras interacciones bióticas pueden afectar negativamente el crecimiento de las cactáceas, como es el caso de la competencia intra e interespecífica (Mc Auliffe y Janzen, 1986) o la depredación (Mandujano *et al.* 1998; Leirana- Alcocer y Parra-Tabla, 1999; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006).

Sin duda, una de las interacciones más importantes para la supervivencia de las plántulas de cactáceas es el nodricismo. La sombra producida por las nodrizas protege a las plántulas de las temperaturas extremas, reduce la radiación solar directa y disminuye la temperatura del suelo durante el día (Franco y Nobel, 1989; Leirana-Alcocer y Parra-Tabla, 1999; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Aunque la intensidad de la mortalidad de las plántulas es menor bajo la sombra de plantas nodriza que en espacios abiertos, las curvas de supervivencia de las plántulas son de tipo III en ambas condiciones (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Mandujano *et al.*, 1998; Esparza-Olguín *et al.*, 2001). Además de sombra, la planta nodriza también proporciona nutrientes, lo cual promueve el crecimiento de las plántulas (Franco y Nobel 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991) y protege a las plántulas de la depredación por herbívoros (Mandujano *et al.*, 1998; Leirana- Alcocer y Parra-Tabla, 1999; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006). Sin embargo, el crecimiento de la plántula también puede verse limitado por la nodriza, ya que ésta disminuye la radiación fotosintéticamente activa (PAR) disponible para la plántula (Franco y Nobel, 1989).

Distintos tipos de plantas, incluyendo arbustos, árboles, pastos, agaves y otras cactáceas son utilizadas como plantas nodriza (Nobel 1989; Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Mandujano *et al.*, 1998). La calidad de la protección que ofrece la planta nodriza varía de acuerdo con su arquitectura y su morfología, las cuales afectan su capacidad de amortiguamiento de las condiciones ambientales o de interceptar la radiación fotosintéticamente activa (Mandujano *et al.*, 2002). Algunas cactáceas presentan cierto grado de especificidad con algunas especies de planta nodriza (Callaway, 1998). Sin embargo, hay cactáceas que pueden establecerse en ausencia de una planta nodriza; éstas generalmente son cactus globosos entre los cuales se encuentra *Mammillaria pectinifera* (Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000), una de las especies estudiadas en este trabajo. Para otras cactáceas, la presencia de rocas o irregularidad en la superficie del suelo lleva a cabo la misma función que la de las plantas nodriza, reduciendo la radiación solar y la temperatura y prolongando, la presencia de humedad en el suelo (Godínez-Alvarez *et al.*, 2003).

1.3 Objetivos

En esta tesis se analizó la respuesta del crecimiento temprano de tres especies de cactáceas amenazadas, *Mammillaria pectinifera*, *Obregonia denegrii* y *Coryphantha werdermannii*, ante condiciones controladas de radiación lumínica y disponibilidad de agua, con el objeto de contribuir a esclarecer su dinámica de establecimiento y su asociación con plantas nodrizas. Como parte de la respuesta de crecimiento, se pretende analizar los patrones de asignación de biomasa y las tasas de crecimiento de la raíz y del vástago de las plántulas de las especies estudiadas, para entender la manera en la que éstas enfrentan las distintas condiciones ambientales consideradas.

Capítulo 2. Métodos

2.1 Descripción de las especies en estudio

Las especies con las cuales se realizó el análisis de crecimiento pertenecen a tres géneros distintos de la familia Cactaceae; las tres especies se encuentran en alguna categoría de riesgo, tanto según la UICN como de acuerdo a la NOM-ECOL-059-2001 y a CITES.

Mammillaria pectinifera Weber

Es una cactácea pequeña de forma globosa y algo cilíndrica, cuyo tallo alcanza diámetros de 5 a 8 cm en el estado adulto (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991) (Figura 1). El tallo tiene tubérculos cónicos cubiertos por numerosas espinas radiales cortas, aplanadas, pectinadas y blancas, las cuales ocultan el tallo, y no tienen espina central. Sus raíces son fibrosas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

Las flores de *M. pectinifera* nacen en las axilas de los tubérculos en la región lateral del tallo. Sus flores son hermafroditas y sus estambres nacen casi desde el fondo del receptáculo, llegando hasta la garganta, todos más o menos de igual longitud; el estilo es más largo que los estambres. Las flores son anchas y de forma campanulada, de aproximadamente 3 cm de diámetro, de color rosa pálido. El fruto es oblongo, de 4 a 6 mm de longitud, de color blanco o algo rojizo. El fruto es desnudo y la parte saliente se seca y se destruye en el lapso de dos semanas posteriores a la maduración del mismo, permaneciendo la base con las semillas. Las semillas tienen forma de cúpula oblicua, de 1 a 1.5 mm de longitud y su testa es de color negro mate (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Arias *et al.*, 1997). Esta cactácea florece entre noviembre y marzo (Arias *et al.*, 1997).

Aparentemente, las plántulas de *M. pectinifera* se establecen en ausencia de plantas nodriza, al igual que otras especies de cactáceas globosas que crecen en espacios abiertos (Nobel et al. 1986; Arriaga *et al.*, 1993; Martínez et al. 1994; Valverde *et al.*, 1999; Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000). Una de las características que le permiten establecerse en espacios abiertos es la presencia de una densa cubierta de espinas (Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000). Cuando se ha encontrado a esta especie bajo la sombra de nodrizas, éstas han sido *Salvia* sp., *Jatropha dioica* y *Acacia subangulata* (Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000). Al igual que otras especies del género, los individuos de *Mammillaria pectinifera*, forman una especie de banco de semillas en su tallo. Las semillas son dispersadas cuando el tallo se vuelve turgente debido a la presencia de humedad. Debido a esto, las semillas con este tipo de dispersión germinan cerca de la planta madre, pasando sus primeras etapas de desarrollo bajo su protección. Por ello, se considera que los adultos funcionan como planta nodriza para sus propias plántulas (Rodríguez y Franco, 2001; Rodríguez *et al.*, 2006; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006). También es importante considerar que esta especie tiene un hábito hemigeofítico, por lo que crece preferentemente en sitios soleados, y si llegan a crecer bajo la sombra sus tallos no se entierran. Debido a lo anterior, el nodricismo podría resultar un impedimento al crecimiento al reducir la radiación solar disponible para la planta.

Mammillaria pectinifera es una especie rara, endémica de la región de Tehuacán, en el estado de Puebla. Ha sido colectada en la Mesa de El Riego y en las zonas aledañas a San Antonio Texcala (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). En el valle de Zapotitlán Salinas se encuentran dos de las poblaciones más importantes, con 112 y 46 individuos respectivamente (Sánchez-Mejorada *et al.*, 1986; Zavala-Hurtado y Valverde, 2003; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006). Esta especie crece en terrenos

calizos con elevaciones de 1700 a 2000 m. El clima de ésta región es semi-árido, con lluvias en verano, con una precipitación anual promedio de 380 mm y una temperatura media anual de 21 °C. Los suelos son calcáreos, poco profundos y pedregosos. La vegetación de estas zonas es de tipo matorral xerófilo (Arias *et al.*, 1997), formado por una asociación más o menos abierta de leguminosas leñosas, árboles pequeños, arbustos, cactáceas globosas y agaves (Valverde y Zavala-Hurtado, 2006). El elemento dominante de la vegetación es el cacto columnar *Neobuxbaumia tetetzo*; entre los árboles y arbustos están *Acacia constricta*, *Mimosa luisana*, *Prosopis laevigata*, *Cercidium praecox*, *Caesalpinia melanadenia* y *Castela tortuosa*; entre los magueyes se cuenta a *Agave macroacantha*, *A. marmorata* y *A. karwinski* (Rodríguez y Ezcurra, 2000).

Mammillaria pectinifera se considera extremadamente rara por su limitada área de distribución, sus bajos números poblacionales y su alta especificidad de hábitat (Zavala-Hurtado y Valverde, 2003; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006). Su categoría de riesgo es “amenazada” según la NOM-ECOL-059-2001 y se encuentra en el Apéndice I de CITES; sin embargo, no se encuentra incluida en la lista de especies amenazadas de la IUCN. Algunos de los factores de disturbio presentes en las localidades en las que se distribuye son la presencia de minas de piedra para la construcción, tiraderos de desperdicios, colecta de ejemplares, así como el pastoreo por ganado caprino, que constituye una fuerte presión de disturbio en toda la región (Anderson *et al.*, 1994).



Figura 1. *Mammillaria pectinifera* en su ambiente natural (izq.) y plántula de seis meses de *M. pectinifera* en el invernadero (der.).

***Obregonia denegrii* Fric**

Es una cactácea pequeña con un tallo de forma subglobosa y con tubérculos grandes y anchos de forma triangular, con la superficie superior más o menos curva y con el ápice agudo. Los tubérculos son de textura lisa y de color verde grisáceo con tinte bronceado y se disponen en forma de roseta. El ápice del tallo presenta lana blanca. Los tubérculos jóvenes presentan de tres a cuatro espinas que tienen de 5 a 15 mm de longitud; éstas son erectas o curvas, algo flexibles y de color blanquecino. Sus raíces son fusiformes y acumulan agua (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991) (Figura 2).

Las flores de *O. denegrii* emergen entre la lana del ápice, son pequeñas y miden de 2 a 2.5 cm de longitud y 1 a 2.5 cm de diámetro, su forma es infundibuliforme y son de color blanco. Sus flores son hermafroditas, los estambres están insertos por encima del anillo nectarial y sus filamentos son de color rojizo; las anteras son amarillas y el estilo es de color blanco. El fruto es claviforme, carnoso y dehiscente, de color blanco con tinte castaño. Las semillas son piriformes y de testa negra. Su época de floración es entre primavera y verano (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). *O. denegrii* generalmente se encuentra asociada a plantas nodriza como *Jatropha dioica*, *Prosopis glandulosa* y *Condalia espinosa* (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Algunos investigadores afirman que esta especie requiere de la sombra de una planta nodriza para su supervivencia y cuando no se le encuentra asociada a una nodriza es probablemente porque esta última murió después del establecimiento de la cactácea (Jerónimo Reyes, comunicación personal). Sin embargo, otros investigadores aseguran que aún cuando hay un ambiente sombreado en la región, esta especie no se encuentra asociada a una nodriza necesariamente (Mandujano, comunicación personal).

Obregonia denegrii es endémica del estado de Tamaulipas. Se ha colectado en el Valle de Jaumave, cerca de San Vicente de San Antonio en el suroeste del estado de Tamaulipas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). En una búsqueda realizada en 1993 por Trinidad Hernández-Barrera se reportaron cuatro poblaciones en la parte norte del valle de Jaumave y tres poblaciones en la región sur del mismo valle, cuya mayor densidad se estimó en 12 ind/m², pero menos de una planta por m² en áreas de disturbio. Observaciones de Anderson y Maurice reportadas a la UICN en 2002 indican que la abundancia de esta especie ha disminuido cerca del 50% en los últimos 50 años, y se estima que la población actual en el Valle de Jaumave es aproximadamente 5000 individuos (Lista Roja UICN, 2002).

Obregonia denegrii crece en lomas calizas con una vegetación de matorral xerófilo donde se encuentran presentes especies como *Agave lechugilla*, *Euphorbia antisiphilitica*, *Hechtia glomerata*, *Jatropha dioica*, *Jatropha spatulatha*, *Prosopis juliflora*, *Prosopis glandulosa*, *Acacia farnesiana*, *Cordia boissieri*, *Yuca filifera*, *Opuntia leptocaulis*, *O. engelmannii*, *O. microdasys*, *Larrea tridentata*, *Astrophytum myriostigma*, *Ferocactus hamatacanthus*, *F. echidne*, *Neolloydia grandiflora*, *Ariocarpus trigonus*, *Coryphantha palmeri*, *Mammillaria heyderi*, *M. candida* (Rzedowski, 1978; Sánchez-Mejorada *et al.*, 1986). Los sitios en los que se distribuye se encuentran a una elevación de 650-680 metros y presentan un clima seco semicálido; la temperatura media anual es de 21 °C y la precipitación media anual es de 458 mm (Martínez *et al.*, 1993). Esta especie está amenazada por la erosión del suelo, la colecta comercial y local para usos medicinales, así como por la construcción de caminos y el desarrollo urbano (Anderson *et al.*, 1994; UICN, 2006). Su categoría de riesgo es “amenazada” de acuerdo con la NOM-ECOL-059-2001 y se encuentra en el Apéndice I de CITES. Esta especie se encuentra además en la Lista Roja de la UICN con una

categoría de “vulnerable”, lo que supone que está en un alto riesgo de desaparecer del medio natural (Lista Roja UICN, 2002).



Figura 2. *Obregonia denegrii* en su ambiente natural (izq.) y plántula de seis meses de *O.denegrii* en el invernadero (der.).

***Coryphantha werdermannii* Boedeker**

Es una cactácea de tallo globoso y ovoide, de aproximadamente 8 cm de altura y 6 cm de diámetro, de color verde grisáceo claro y con ápice algo lanoso. El tallo está formado por tubérculos pequeños de forma piramidal con espinas radiales, entre 15 y 20, gruesas y aciculares, de color blanco y más o menos pectinadas, las cuales se disponen de manera horizontal; además, tiene cuatro espinas centrales en la parte superior del tallo, las cuales son largas, gruesas, aciculares, rectas y rígidas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991) (Figura 3).

Las flores de *C. werdermannii* son grandes, de 5 a 6 cm de diámetro y de color amarillo; sus frutos son claviformes de color verde. Las semillas son reniformes, de color castaño rojizo claro. Los individuos de *C. werdermannii* aparentemente no se encuentran asociados a una nodriza durante las fases tempranas de crecimiento (Delfín Montañana, comunicación personal).

Esta cactácea es endémica del estado de Coahuila. Ha sido colectada en distintas localidades en Cuatro Ciénegas y en el Cerro de La Paila (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Las densidades poblacionales de esta especie varían según la

localidad; se han reportado densidades entre 38 y 1870 ind/ha (Delfín Montañana, comunicación personal). El clima de la región en la que se distribuye es cálido seco con lluvias en verano e invierno, la temperatura media anual es de 22°C y la precipitación media anual es de 235 mm; el suelo es somero, limitado en profundidad por la roca madre a 10 cm de la superficie. La vegetación predominante de la región es matorral micrófilo dominado por *Larrea tridentata*, *Fouquieria splendens*, *Grusonia bradtiana*, *Jatropha dioica*, *Koeberlinia spinosa*, *Prosopis glandulosa*, *Acacia greggi*, principalmente (Programa de Manejo de Cuatrociénegas, 2000).

Coryphantha werdermannii está catalogada en la NOM-ECOL-059-2001 como “en peligro de extinción” y también se encuentra enlistada en el Apéndice I de CITES, aunque no está incluida en la Lista Roja de la UICN. Esta especie está amenazada por actividades agrícolas, pastoreo de ganado caprino y el saqueo de ejemplares por su valor ornamental.



Figura 3. *Coryphantha werdermannii* en su ambiente natural (izq.) y plántula de seis meses de *C. werdermannii* en el invernadero (der.).

2.2 Experimento de crecimiento de plántulas en el invernadero

2.2.1 Germinación, aclimatación y primera cosecha

Se obtuvieron semillas de las tres especies con el objeto de ponerlas a germinar y obtener plántulas. Las semillas de *Mammillaria pectinifera* fueron proporcionadas por César Rodríguez (SEMARNAT), quien las obtuvo en 1998 en la región de San Antonio Texcala, cerca de Tehuacán. Mariana Rojas (Instituto de Ecología, UNAM) nos facilitó las semillas de *Obregonia denegrii*, colectadas en el 2005 y las de *Coryphantha werdermannii* fueron donadas por Maricel Portilla (Maricel Portilla), quien obtuvo las semillas en el año 2005. Las semillas de todas las especies se pusieron a germinar el 15 de marzo del 2005. Antes de sembrarlas, las semillas se sumergieron en hipoclorito de sodio al 5% por 25 minutos y fueron enjuagadas tres veces con agua destilada. Posteriormente se colocaron en cajas de Petri sobre un sustrato de papel filtro con algodón y se regaron con agua destilada a saturación cada dos días. Las semillas se mantuvieron en una cámara de ambientes controlados marca Convirón, con un fotoperíodo de 12/12 y con una temperatura fluctuante de 18 a 32°C, la temperatura baja coincidiendo con las horas de obscuridad y la alta con las horas de luz.

Una vez que las semillas germinaron (\pm 40-60 % por especie), cada plántula se transplantó a una maceta de plástico de 6 × 5.5 × 5 cm, cada una con 160 g de suelo preparado de tierra de tepojal, tezontle y vermiculita (2:1:1). Por esta única vez se regó cada maceta con 55 ml de solución nutritiva de Peters (nitrógeno 9%, fósforo 45% y potasio 15%), para asegurar que hubiera suficientes nutrientes en el suelo y que éstos no fuesen una limitante para el crecimiento de las plántulas. Las plántulas se mantuvieron en el invernadero en un periodo de aclimatación por cinco meses, durante los cuales se regaron cada tercer día con agua corriente, manteniendo el sustrato a un 50% de humedad aproximadamente (ver detalles más adelante).

Al término de esta fase de aclimatación, se realizó una cosecha inicial de diez plántulas de cada especie para obtener su peso seco inicial. Para ello, se limpió cuidadosamente cada plántula y se separó la raíz de la parte aérea, colocándolas en sobres de papel de estrasa que se mantuvieron en el horno de secado a 80°C por 48 horas. Posteriormente se obtuvo el peso seco de cada una de las partes de las plántulas con una balanza analítica con una resolución de 0.0001g.

2.2.2 Experimento de crecimiento de plántulas bajo condiciones controladas en el invernadero.

Al finalizar el periodo de aclimatación antes descrito, las plántulas fueron sometidas a un experimento factorial por 6 meses. Los dos factores experimentales fueron: radiación lumínica (con dos niveles: exposición al 100% y bajo una malla de sombra al 40%); y disponibilidad de agua (con tres niveles: humedad edáfica al 60%, 25% y 5%) (Tabla 1).

Los dos niveles de radiación lumínica se lograron a través de la colocación de un capelo (vaso de plástico) sobre cada maceta, el cual podía ser transparente (tratamiento de exposición al 100%) o cubierto por una malla de sombra que permitía el paso de 40% de la radiación solar (Figura 4), los cuales correspondían aproximadamente a valores de $110 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sin malla de sombra y de $51 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bajo malla de sombra medidos en el mes de mayo de 11 a 15 horas. Estos valores son mucho menores que los niveles de radiación que experimentan las plantas en sus ambientes naturales. Esto se debió a que los vidrios del techo del invernadero de la Facultad de Ciencias están pintados de blanco, por lo que no se pudieron reproducir con más precisión las condiciones lumínicas de las áreas naturales de distribución de las especies de estudio. A pesar de esto, la diferencia entre el tratamiento de 100% de radiación en comparación con el de 40% sí representa en alguna medida el nivel de disminución que sufre la

radiación solar entre la condición de cielo abierto y bajo la sombra de una nodriza (Mandujano *et al.*, 1998, 2002; Ruedas *et al.*, 2000).

Los distintos niveles de humedad consistieron en mantener un determinado nivel de humedad en el suelo, lo cual se logró pesando las macetas en una balanza y añadiendo el agua necesaria para que alcanzaran el peso requerido que, según los cálculos realizados individualmente para cada maceta, representaban cada uno de los porcentajes de agua definidos (60%, 25% y 5%). El riego de las macetas se hizo cada tercer día, y esta frecuencia de riego se determinó de acuerdo al tiempo que permitía mantener relativamente constantes los porcentajes de humedad requeridos para cada maceta.

Para calcular los porcentajes de agua, primero se obtuvo el peso de cada maceta con su suelo a capacidad de campo (i.e., se regó hasta que goteara por las aberturas del fondo de la maceta y se esperó hasta que dejara de gotear por dos horas). Este peso fue el que correspondió a una humedad del 100% (capacidad de campo). A partir de este peso, se obtuvieron los porcentajes de 60%, 25% y 5% de agua. Por ejemplo, para el individuo número uno de *M. pectinifera*, al cual se le aplicó un nivel de agua de 5%, primero se sumó el peso de la maceta (13.9 g), más el peso del suelo (160 g), lo que dio un total de 173.9 g; después se obtuvo el peso de la maceta con el suelo saturado de agua (216.1 g). La diferencia entre estos dos pesos (216.1 g - 173.9 g) fue el peso de agua correspondiente a un 100% (42.2 g). A partir de este último, se obtuvo el peso que correspondía al 5% de humedad (2.11 g); éste se sumó al de la maceta con el suelo (173.9 g) y así se obtuvo el peso al cual se debía llevar esta maceta para que alcanzara el porcentaje de agua calculado (176.01 g). Aún cuando no se tuvieron mediciones precisas de los potenciales hídricos del suelo, probablemente los niveles de humedad en las condiciones de humedad de las áreas naturales de distribución de las especies de

estudio son menores, sin embargo el reproducir con más precisión éstas condiciones hubiese limitado la sobrevivencia de las plántulas de manera importante. A pesar de esto, la diferencia entre el tratamiento de 5%, 60% y 25% de humedad sí representa en alguna medida el nivel de humedad experimentado por las plántulas, antes, durante y después de las lluvias respectivamente (Flores y Briones, 2001).



Figura 4. Unidades experimentales en el invernadero.

Durante el curso del experimento, se hizo una rotación aleatoria de las macetas cada quince días para aleatorizar el posible efecto del sitio específico que ocupaban en la mesa del invernadero.

En total se tuvieron seis tratamientos para cada una de las tres especies con un mínimo de 7 plántulas por tratamiento (Tabla 1), sin embargo, *O. denegrii* sólo se tuvieron dos niveles de disponibilidad de humedad edáfica (25% y 60%) debido al reducido número de semillas disponibles para el experimento.

Tabla 1.- Combinación de los dos factores experimentales que dieron lugar a seis tratamientos.

Humedad Radiación	→ 60%	25%	5%
↓			
Expuesto (100%)	n= 7 por especie	N= 7 por especie	n= 7 por especie
Sombra (40%)	n= 7 por especie	N= 7 por especie	n= 7 por especie

Las plántulas se mantuvieron en el invernadero de la Facultad de Ciencias durante seis meses, del 12 agosto del 2005 al 15 de febrero del 2006, regando cada tercer día y llevando el peso de cada maceta al valor requerido según el porcentaje de humedad asignado. Durante los días que no se regó, se cuidó que los porcentajes se mantuvieran relativamente constantes, colocando un vaso de plástico sobre cada maceta para disminuir la evaporación del agua (Fig. 4).

2.2.3 Cosecha final y análisis estadístico

El 15 de febrero de 2006 se realizó la cosecha final de las plántulas de la misma manera que se realizó la cosecha inicial, obteniendo el peso seco final de la parte aérea y de la raíz de cada una de las plántulas.

Con los pesos obtenidos en la cosecha inicial y en la cosecha final, se calcularon las variables de crecimiento: el peso seco (PS), la tasa relativa de crecimiento (TRC), la variable K y el cociente R/V , según se detalló anteriormente.

En primera instancia, las variables de crecimiento PS_i y R/V de la cosecha inicial fueron analizadas por medio de un análisis de varianza (ANOVA) para comparar entre especies. Igualmente las variables de crecimiento PS_f , TRC , K y R/V fueron analizadas por medio de un análisis de varianza (ANOVA) desbalanceado (i.e. la n de cada tratamiento no fue exactamente la misma) de tres vías (Zar, 1996). Todos los análisis de

estadística se realizaron utilizando el programa estadístico STATISTICA (STATISTICA versión 6.0, 1998). Los factores cuyo efecto se evaluó sobre las variables de respuesta fueron: la especie (con tres niveles: *M. pectinifera*, *O. denegrii* y *C. werdermannii*), la humedad edáfica (con dos niveles: 60% y 25%) y la radiación lumínica (con dos niveles: exposición al 100% y sombra de 40%). Sólo se consideraron dos niveles de humedad edáfica para este análisis global, debido a que no se disponía de datos para el tratamiento de 5% de humedad para la especie *O. denegrii*.

Posteriormente se hizo un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías para cada una de las especies en estudio. En estos casos los dos factores fueron: la humedad edáfica (con tres niveles para *C. werdermannii* y *M. pectinifera*: 60%, 25% y 5%; y con dos niveles para *O. denegrii*: 25% y 60%) y la radiación lumínica (con dos niveles: exposición al 100% y sombra de 40%). Se llevaron a cabo pruebas post-hoc (prueba de HSD de Tukey) para identificar las diferencias significativas puntuales entre los tratamientos (Zar, 1996). Todos los análisis de estadística se realizaron utilizando el programa estadístico STATISTICA (STATISTICA versión 6.0, 1998).

Antes del análisis de varianza, se verificó que las variables cumplieran con los supuestos del mismo, en particular la homocedasticidad (Zar, 1996). Todos los análisis de estadística se realizaron utilizando el programa estadístico STATISTICA (STATISTICA versión 6.0, 1998). Algunas de las variables tuvieron que ser transformadas con logaritmo natural para cumplir con este supuesto. Éstas fueron: el peso seco y la variable *K* para el análisis global; para el análisis por especie, se transformó el *PS* y *K* de *M. pectinifera*, la variable *K* de *O. denegrii* y las variables *PS*, *R/V* y *K* de *C. werdermannii*.

2.3 Índice de Plasticidad

Se calculó un índice de plasticidad para comparar la plasticidad de cada una de las especies, en las distintas variables de crecimiento, ante los tratamientos experimentales. Se utilizó el índice de plasticidad que proponen Valladares *et al.* (2000), el cual presenta un intervalo de variación que va de cero a uno, siendo este último el valor que representa una plasticidad máxima. El índice se obtuvo calculando la diferencia entre el mayor y menor promedio entre los tres tratamientos de luz, y dividiendo el resultado entre el valor del mayor promedio (Valladares *et al.*, 2000). En cuanto a las condiciones experimentales, se hizo la comparación entre los niveles de 25% vs. 60% de humedad para las tres especies, y 5% vs. 60% de humedad sólo para *M. pectinifera* y *C. werdermannii*.

Además, se calculó una variable llamada plasticidad fenotípica promedio para cada especie, obtenida como un promedio de los índices de plasticidad para cada una de las cuatro variables estudiadas (Valladares *et al.*, 2000).

Capítulo 3 Resultados

Los resultados de esta tesis están divididos en tres secciones: en la primera se presenta los resultados obtenidos en la cosecha inicial de las tres especies (PS_i y R/V_i); en la segunda se presenta el análisis global del efecto de los factores humedad edáfica, radiación lumínica y especie, sobre las cuatro variables de crecimiento (PS_f , TRC , R/V y K); en esta primera sección el factor humedad edáfica se analizó sólo con dos niveles (25 y 60%), pues el tercer nivel de este factor (5%) sólo se aplicó a dos de las tres especies estudiadas. En la tercera sección se presentan, para cada una de las especies estudiadas por separado, los resultados del análisis de los efectos de la humedad edáfica y la radiación lumínica sobre las variables de crecimiento.

3.1 Cosecha inicial

Las plántulas se mantuvieron en un periodo de aclimatación de seis meses durante el cual todas recibieron un 100% de radiación solar, así como ca. 50% de humedad edáfica. Ni el **peso seco inicial** ($F=2.78$; $g.l.= 2,17$; $P= 0.090$) (Figura 5) ni el cociente **R/V** ($F=0.71$; $g.l.=2,17$; $P= 0.505$) (Figura 6) se vieron afectadas de manera significativa por el factor especie. Sin embargo, pudo notarse que las plántulas de *M. pectinifera* fueron ligeramente más pesadas que las de las otras dos especies (Figura 5) y que las tres especies mostraron un mayor peso del vástago que de la raíz, siendo esta tendencia menos marcada en *C. werdermannii* (Figura 6).

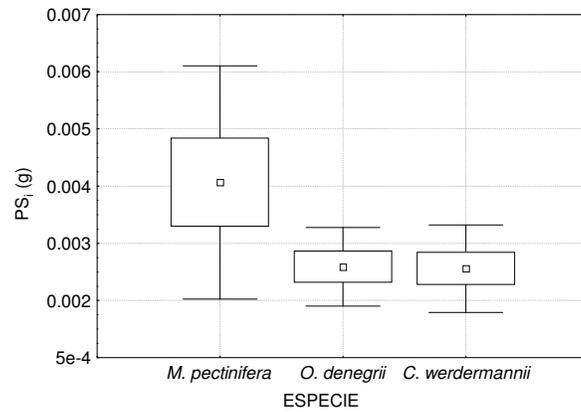


Figura 5.- Valores de peso seco de las plántulas después del periodo de aclimatación en el invernadero. Las gráficas representan la media (punto central), con error standard (la caja) y la desviación standard (las barras).

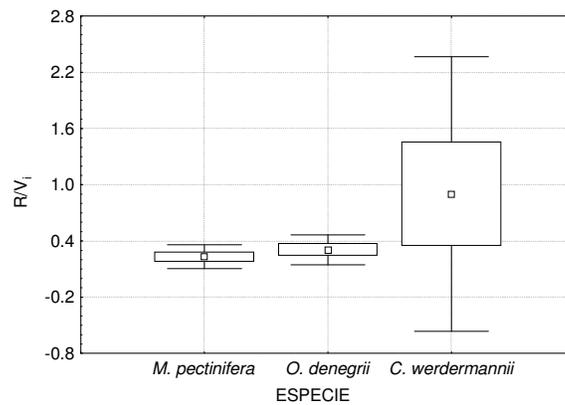


Figura 6.- Valores de R/V de las plántulas de la primera cosecha después del periodo de aclimatación en el invernadero. Las gráficas representan la media (punto central), con error standard (la caja) y la desviación standard (las barras).

3.2 Análisis global de las variables de crecimiento

En general, se observó que la humedad edáfica tuvo efectos significativos sobre las diferentes variables de crecimiento, mientras que la radiación lumínica no tuvo efectos significativos sobre ninguna de las variables de crecimiento. Además, los valores de las variables de crecimiento también se vieron afectadas significativamente por el factor especie.

Con respecto a la variable **peso seco final**, tanto la humedad edáfica como el factor especie tuvieron un efecto significativo sobre el peso (Tabla 2). Las plantas acumularon un peso seco significativamente mayor en el tratamiento de 60% de humedad con respecto al de 25% (Figura 7a). De igual manera, las plantas de *M. pectinifera* mostraron un peso seco significativamente mayor que el de las plantas de *O. denegrii* y *C. werdermannii*, de acuerdo con la prueba de Tukey (Figura 7b). Por otro lado, ni la radiación lumínica ni las interacciones entre los factores tuvieron efectos sobre el peso seco final de las plántulas (Tabla 2).

Tabla 2.- Resultados del análisis de varianza realizado sobre los pesos secos finales de las plántulas de *Mammillaria pectinifera*, *Obregonia denegrii* y *Coryphantha werdermannii* bajo condiciones experimentales. Los valores de P en negritas representan los efectos que resultaron significativos. El peso seco fue transformado a ln antes del análisis.

Factor	g.l.	F	P
Humedad	1, 70	13.92	<0.001
Radiación	1, 70	0.27	0.607
Especie	2, 70	16.90	<0.001
Humedad × Radiación	1, 70	0.79	0.378
Humedad × Especie	2, 70	0.53	0.591
Radiación × Especie	2, 70	0.09	0.915
Humedad × Radiación × Especie	2, 70	0.16	0.850

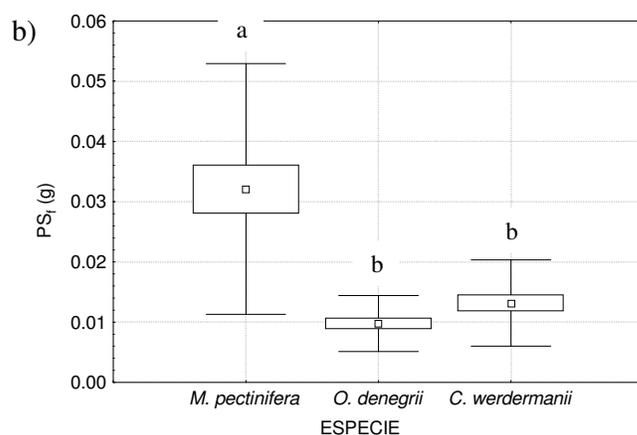
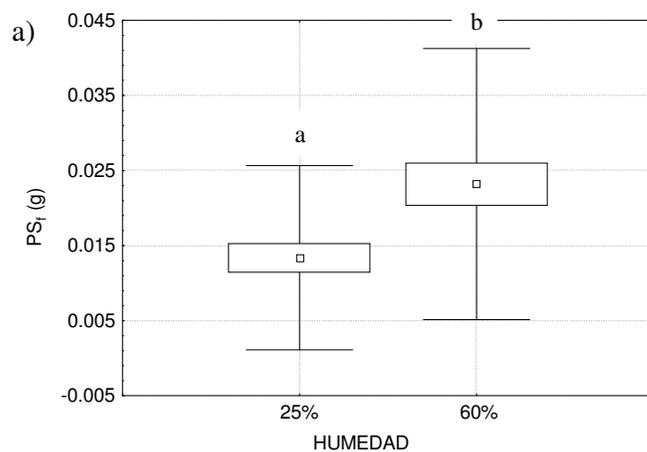


Figura 7.- a) Valores de peso seco de las plántulas sometidas a dos niveles de humedad edáfica (25% y 60%), y b) por especie. Las diferentes letras indican diferencias significativas entre las medias de acuerdo a los resultados de una prueba de Tukey. Las gráficas representan la media (punto central), con error standard (la caja) y la desviación standard (las barras).

En cuanto a la tasa relativa de crecimiento (*TRC*), los resultados globales mostraron que el efecto de la humedad edáfica fue significativo (Tabla 3); la *TRC* fue mayor a mayores porcentajes de humedad en las tres especies (Figura 8a). El efecto del factor especie también fue significativo (Tabla 3); se observó una mayor *TRC* en *M. pectinifera* que en *O. denegrii*, sin embargo, ninguna de las dos difirió respecto de *C. werdermannii* (Figura 8b). El efecto de la radiación lumínica no fue significativo, lo cual indica que no hubo diferencias en la tasa de crecimiento observada en la

sombra de 40% y en las plántulas expuestas al 100% de radiación solar (Tabla 3).

Ninguna de las interacciones entre factores tuvo efectos significativos sobre la tasa relativa de crecimiento (Tabla 3).

Tabla 3.- Resultados del análisis de varianza realizado sobre la TRC de las plántulas de *Mammillaria pectinifera*, *Obregonia denegrii* y *Coryphantha werdermannii* bajo condiciones experimentales. Los valores de *P* en negritas representan los efectos que resultaron significativos.

Factor	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Humedad	1, 70	13.94	<0.001
Radiación	1, 70	0.28	0.600
Especie	2, 70	3.24	0.045
Humedad × Radiación	1, 70	0.80	0.372
Humedad × Especie	2, 70	0.52	0.596
Radiación × Especie	2, 70	0.09	0.918
Humedad × Radiación × Especie	2, 70	0.17	0.845

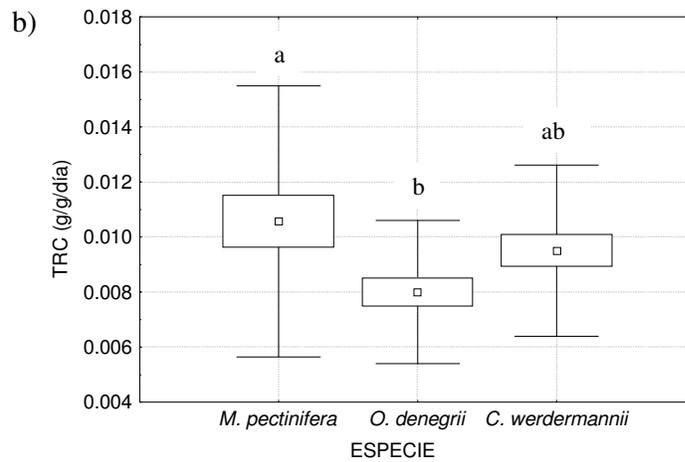
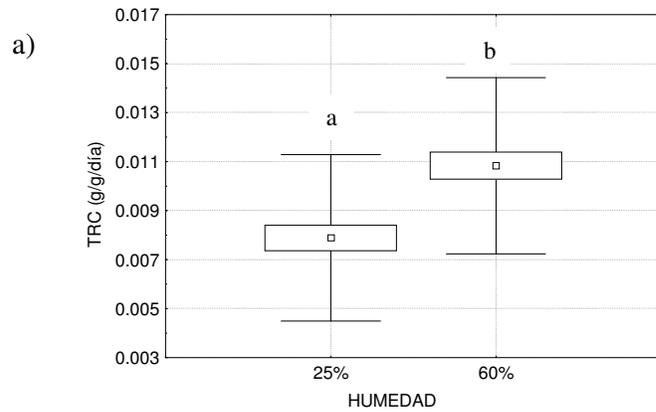


Figura 8.- a) Valores de la *TRC* en plántulas sometidas a diferentes niveles de humedad, y b) según la especie. Las diferentes letras indican diferencias significativas entre las medias de acuerdo a los resultados de una prueba de HSD de Tukey. Las gráficas representan la media (punto central), con error standard (la caja) y la desviación standard (las barras).

Tanto el factor agua como el factor especie tuvieron un efecto significativo sobre el cociente raíz/vástago (*R/V*) (Tabla 4). Se obtuvo un mayor valor del cociente *R/V* en el tratamiento de humedad al 25% que en el tratamiento de humedad al 60% (Figura 9a). El cociente *R/V* de *O. denegrii* difirió significativamente del de las otras dos especies, las cuales no mostraron diferencias entre ellas (Figura 9b). La radiación lumínica no tuvo efectos significativos sobre esta variable (Tabla 4). La interacción humedad × especie fue marginalmente significativa ($P=0.060$, Tabla 4), lo que

implica que el efecto de los distintos niveles de humedad no fue el mismo para todas las especies; por ejemplo, para *M. pectinifera* los dos niveles de humedad dieron lugar a valores muy similares de R/V, mientras que en *O. denegrii* y en *C. werdermannii* los valores de R/V difirieron entre los dos tratamientos de humedad (Figura 9c).

Tabla 4.- Resultados del análisis de varianza realizado sobre el cociente R/V de las plántulas de *Mammillaria pectinifera*, *Obregonia denegrii* y *Coryphantha werdermannii* bajo condiciones experimentales. Los valores de *P* en negritas representan los efectos que resultaron significativos.

Factor	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Humedad	1, 70	8.19	0.005
Radiación	1, 70	1.00	0.320
Especie	2, 70	36.25	0.000
Humedad × Radiación	1, 70	3.15	0.080
Humedad × Especie	2, 70	2.94	0.060
Radiación × Especie	2, 70	0.17	0.846
Agua × Luz × Especie	2, 70	0.08	0.924

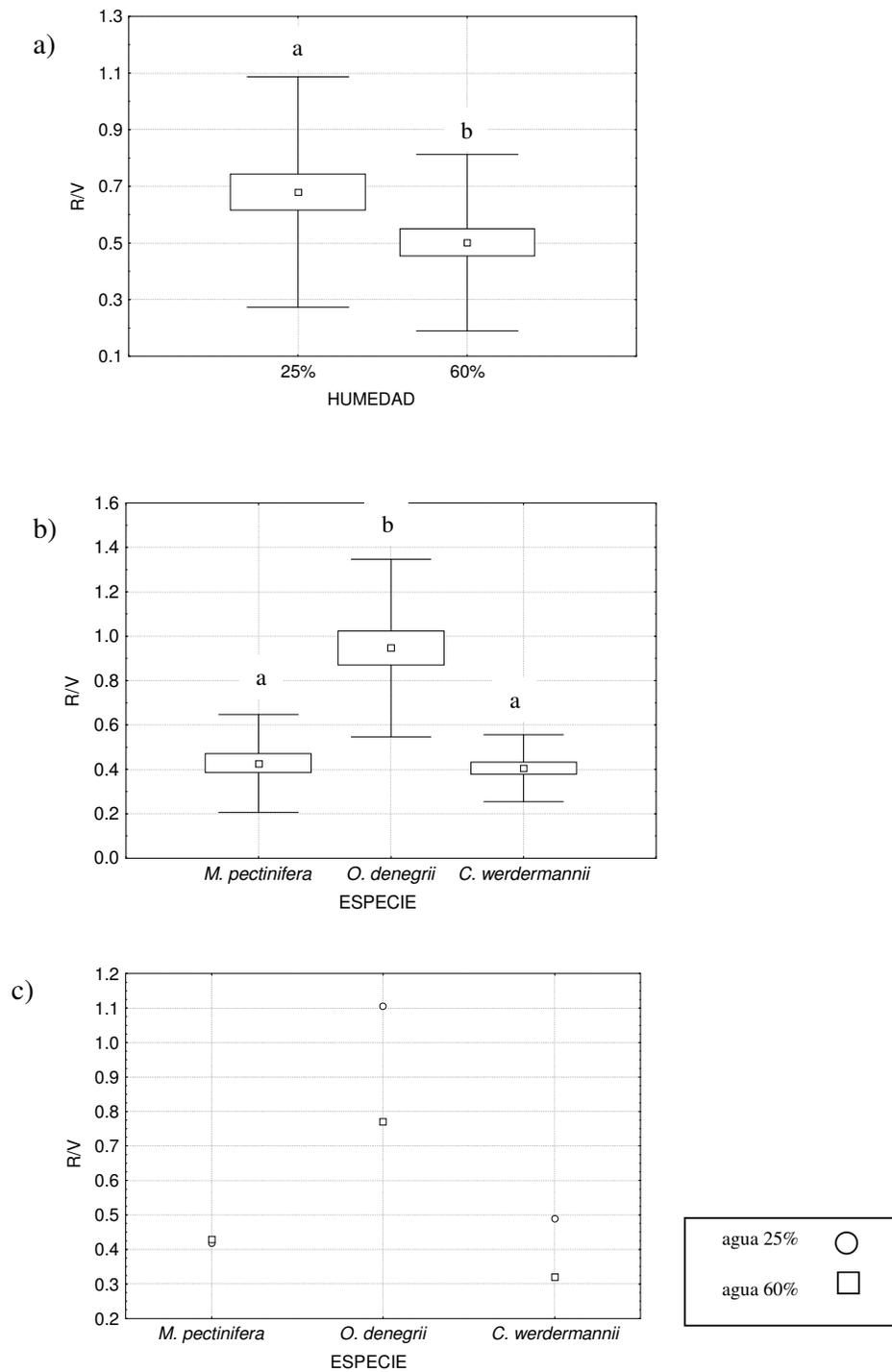


Figura 9.- a) Valores de el cociente R/V en plántulas sometidas a diferentes niveles de humedad, y b) según la especie. Las diferentes letras indican las diferencias significativas entre las medias de acuerdo a los resultados de una prueba de HSD de Tukey. Las gráficas representan la media (punto central), con error standard (la caja) y la desviación standard (las barras). c) Efecto de la interacción agua \times especie que resultó marginalmente significativa.

Por último, la variable K , la cual mide la relación de la TRC de la raíz con respecto a la del vástago, se vio afectada de manera significativa por la humedad edáfica, por el factor especie y por la interacción entre ambos (Tabla 5). Los valores más altos de la variable K se presentaron en el tratamiento de 25% de humedad (Figura 10a). Es decir, a 25% de humedad la raíz creció a una tasa más elevada con respecto al vástago, en comparación con el tratamiento de 60%. Se observó una diferencia significativa entre los valores de K de las tres especies (Figura 10b). El valor más alto fue el de *O. denegrii*, seguido por *M. pectinifera* y por último por *C. werdermannii*. La interacción humedad \times especie fue significativa en este caso (Tabla 5), lo que indica que el efecto de la humedad edáfica sobre K fue distinto según la especie (Figura 10c); por ejemplo, para *M. pectinifera* y *C. werdermannii* los dos niveles de humedad dieron lugar a valores muy similares de K , mientras que en *O. denegrii* los valores de K difirieron entre los dos tratamientos de humedad (Figura 10c).

Tabla 5.- Resultados del análisis de varianza realizado sobre la variable K transformada a \ln de las plántulas de *Mammillaria pectinifera*, *Obregonia denegrii* y *Coryphantha werdermannii* bajo condiciones experimentales. Los valores de P en negritas representan los efectos que resultaron significativos.

Factor	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Humedad	1, 66	0.00	<0.001
Radiación	1, 66	0.97	0.967
Especie	2, 66	0.00	0.0001
Humedad \times Radiación	1, 66	0.78	0.777
Humedad \times Especie	2, 66	0.00	0.002
Radiación \times Especie	2, 66	0.58	0.581
Humedad \times Radiación \times Especie	2, 66	0.69	0.692

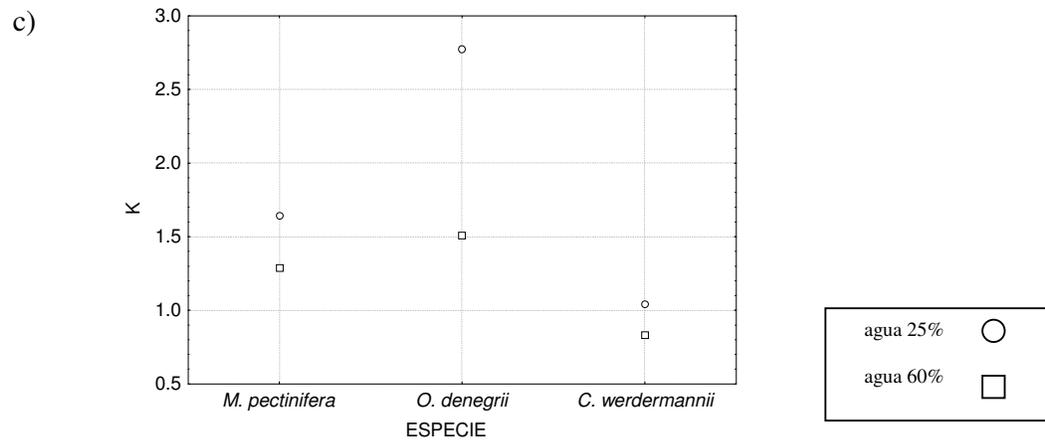
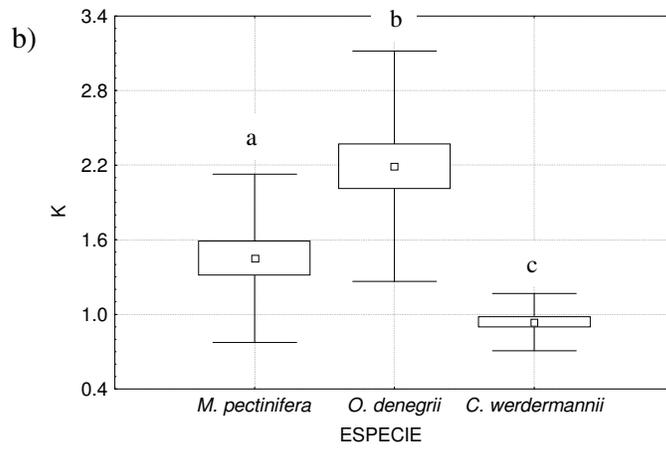
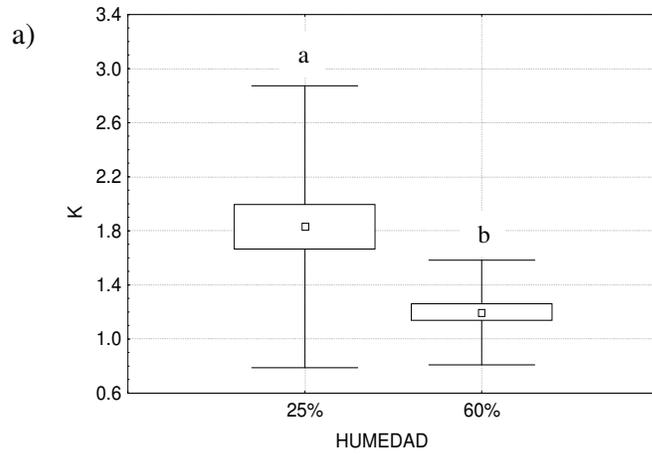


Figura 10.- a) Valores de la variable K en plántulas sometidas a diferentes niveles de humedad, y b) según la especie. Las diferentes letras indican diferencias significativas entre las medias de acuerdo a los resultados de una prueba de Tukey. Las gráficas representan la media (punto central), con error standard (la caja) y la desviación standard (las barras). c) Efecto de la interacción agua \times especie.

3.3 Análisis de las variables de crecimiento para cada especie

En general, la humedad edáfica tuvo un efecto significativo sobre el crecimiento de las tres especies de cactáceas, principalmente sobre las variables de peso seco y sobre la tasa relativa de crecimiento. Por otro lado, ni la radiación lumínica ni la interacción entre los factores humedad × radiación, tuvieron efecto sobre las variables de crecimiento.

Mammillaria pectinifera

El factor humedad edáfica tuvo un efecto significativo sobre el **peso seco final** de las plántulas de esta especie ($F= 6.62$; $g. l.= 2, 35$; $P= 0.003$). Las plantas acumularon un peso significativamente mayor en el tratamiento de 60% de humedad respecto del de 5%, y ninguno de los dos mostró diferencias significativas respecto del tratamiento de 25% (Figura 11). Además, la humedad edáfica tuvo un efecto significativo sobre la **tasa relativa de crecimiento** ($F=6.67$; $g. l.= 2, 35$; $P< 0.003$). Las diferencias más marcadas en esta variable se observaron entre el tratamiento de 5% y el de 60% (Figura 12). Sin embargo, la humedad edáfica no tuvo un efecto significativo ni sobre el cociente R/V , ni sobre la variable K . Los efectos de la radiación lumínica y de la interacción entre factores no resultaron significativos para ninguna de las variables de crecimiento en *M. pectinifera* (Apéndice, Tabla A1).

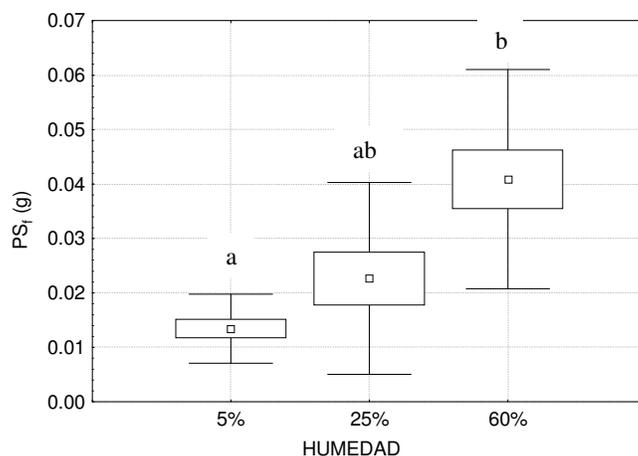


Figura 11.- Peso Seco final (g) de las plántulas de *Mammillaria pectinifera* bajo diferentes niveles de humedad edáfica (5%, 25% y 60%). Las distintas letras indican diferencias significativas de acuerdo a los resultados de una prueba de Tukey. Las gráficas representan la media (punto central), con error standard (la caja) y la desviación standard (las barras).

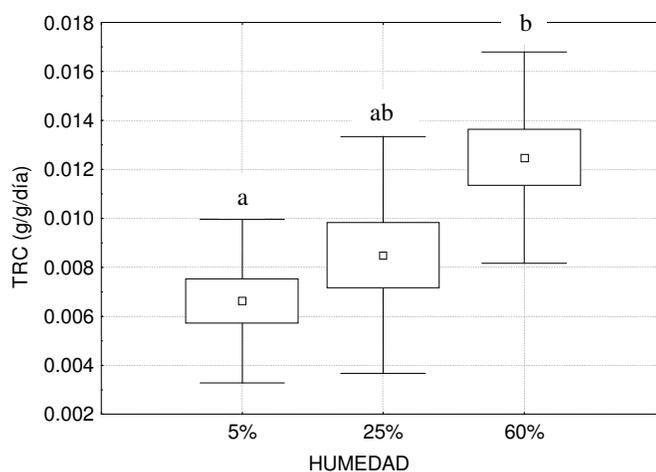


Figura 12.- Tasa relativa de crecimiento de las plantas de *Mammillara pectinifera* en los diferentes tratamientos de disponibilidad de humedad edáfica. Las diferentes letras muestran diferencias significativas de acuerdo a los resultados de una prueba de Tukey. Las gráficas representan la media (punto central), con error standard (la caja) y la desviación standard (las barras).

Obregonia denegrii

En general, todas las variables de crecimiento se vieron afectadas de manera significativa por la humedad edáfica en esta especie, mientras que ninguna de ellas mostró un efecto significativo de la radiación lumínica, ni tampoco de la interacción entre factores (Apéndice, Tabla A2; recuérdese que esta especie se sometió sólo a los

tratamientos de 25% y 60% de humedad edáfica). El **peso seco final** se vio afectado significativamente por la humedad edáfica ($F= 7.79$; $g. l.= 2, 23$; $P= 0.010$), siendo mayor en el tratamiento de 60% que en el de 25% (Figura 13). Asimismo, la humedad tuvo un efecto significativo sobre la **TRC** ($F= 5.663$; $g. l.= 1,23$; $P= 0.026$), la cual aumentó al incrementar la humedad (Figura 14). El efecto de este mismo factor sobre el cociente **R/V** también fue significativo ($F= 5.25$; $g. l.= 1,23$; $P= 0.032$); la asignación de biomasa a la raíz aumentó cuando hubo una menor disponibilidad de agua, produciendo mayores valores de **R/V** (Figura 15). Por último, el efecto significativo de la humedad edáfica sobre la variable **K** ($F= 30.70$; $g. l.= 1,22$; $P< 0.001$), se debió a un crecimiento más rápido de la raíz (i.e., mayores valores de **K**) a menor humedad edáfica (25%) en comparación con el tratamiento de 60% (Figura 16).

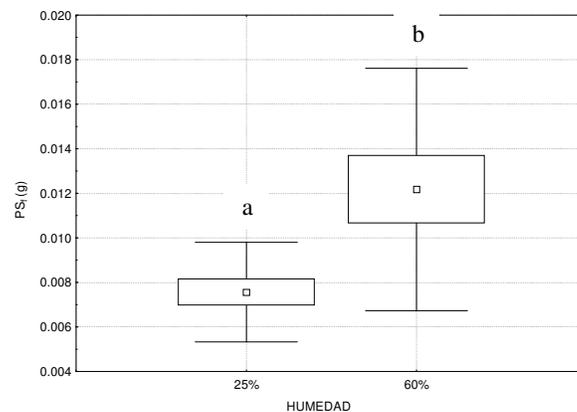


Figura 13.- Peso seco final (g) de las plántulas de *Obregonia denegrii* a diferentes niveles de humedad edáfica (25% y 60%). Las gráficas representan la media (punto central), con error standard (la caja) y la desviación standard (las barras).

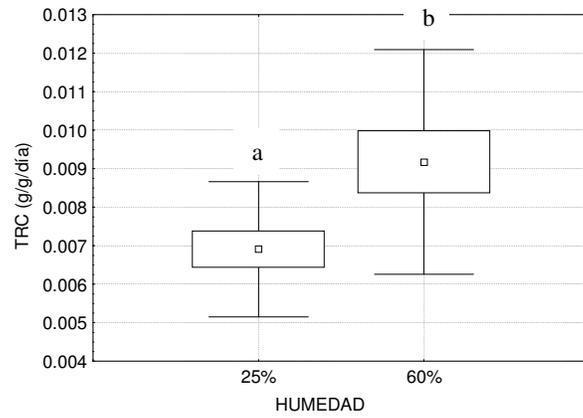


Figura 14.- Tasa relativa de crecimiento de las plántulas de *Obregonia denegrii* a diferentes niveles de humedad edáfica (25% y 60%). Las gráficas representan la media (punto central), con error standard (la caja) y la desviación standard (las barras).

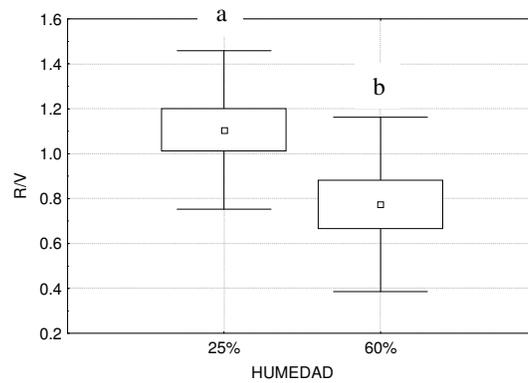


Figura 15.- Cociente *R/V* de las plántulas de *Obregonia denegrii* a diferentes niveles de humedad edáfica (25% y 60%). Las gráficas representan la media (punto central), con error standard (la caja) y la desviación standard (las barras).

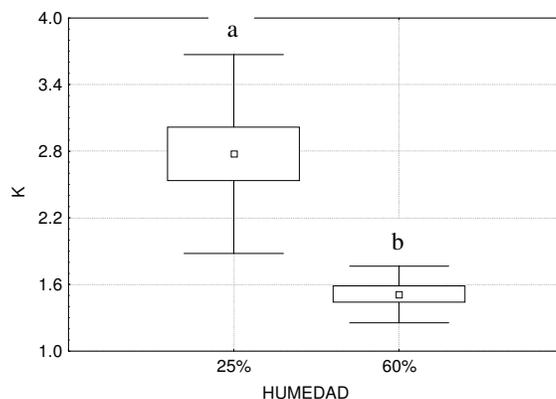


Figura 16.- Valores de K de las plántulas de *Obregonia denegrii* a diferentes niveles de humedad edáfica. Las gráficas representan la media (punto central), con error standard (la caja) y la desviación standard (las barras).

Coryphantha werdermannii

La humedad edáfica tuvo un efecto significativo sobre el **peso seco final** acumulado por las plántulas de esta especie ($F= 32.03$; $g. l.= 2, 35$; $P< 0.001$). Las plantas acumularon un peso significativamente mayor en los tratamientos de 25% y 60% respecto del de 5% de agua, de acuerdo a la prueba de Tukey (Figura 17). El efecto de la humedad edáfica también fue significativo sobre la **TRC** ($F= 32.08$; $g. l.= 2, 35$; $P< 0.001$); las plántulas del tratamiento de humedad al 5% mostraron una **TRC** significativamente menor que las de los otros dos tratamientos (Figura 18). Ninguna de las dos variables anteriores (*PS* y *TRC*) se vio afectada de manera significativa por la radiación lumínica, ni por la interacción entre factores. Por último, ni el cociente *R/V* ni la variable K mostraron un efecto significativo de ninguno de los dos factores (Apéndice, Tabla A3).

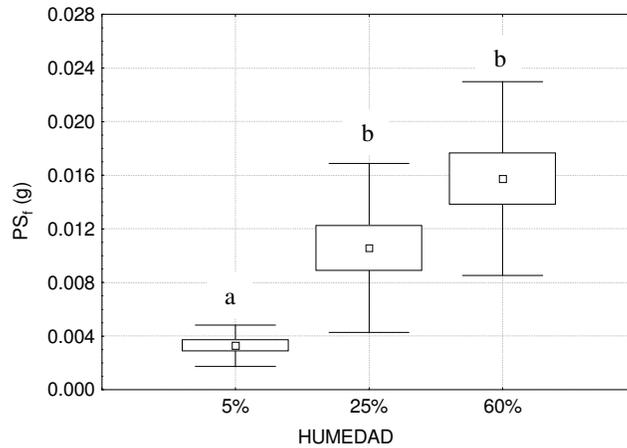


Figura 17.- Peso Seco final de las plantas de *Coryphantha werdermannii* bajo diferentes tratamientos de humedad edáfica. Las diferentes letras sobre los valores indican la existencia de diferencias significativas entre las medias de acuerdo a la prueba de Tukey. Las gráficas representan la media (punto central), con error standard (la caja) y la desviación standard (las barras).

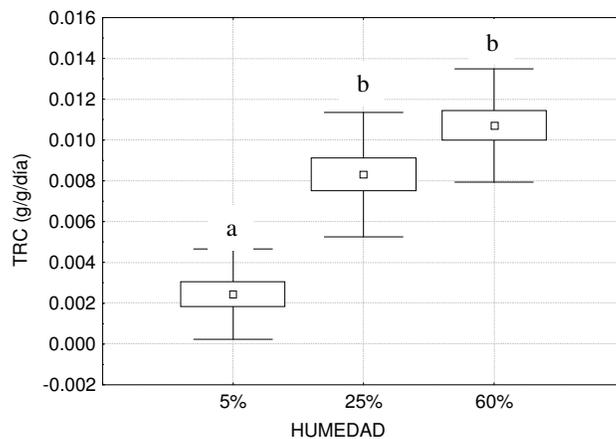


Figura 18.- Tasa relativa de crecimiento de las plántulas de *Coryphantha werdermannii* bajo diferentes tratamientos de humedad edáfica. Las diferentes letras sobre los valores indican la existencia de diferencias significativas entre las medias de acuerdo a la prueba de Tukey. Las gráficas representan la media (punto central), con error standard (la caja) y la desviación standard (las barras).

3.4 Índice de Plasticidad

Para el contraste entre los tratamientos de 25% y 60% de humedad, los índices de plasticidad más altos fueron el de *M. pectinifera* para la variable PS_f (Tabla 6) y el de *O. denegrii* para la variable K (Tabla 9). A su vez, el menor valor de plasticidad se obtuvo

en *M. pectinifera* para la variable *R/V* (Tabla 8). La plasticidad fenotípica promedio más elevada fue la de *O. denegrii* (Tabla 10).

Por otro lado, para el contraste entre 5% y 60% de humedad (que sólo fue posible para *M. pectinifera* y *C. werdermannii*), los resultados de los índices de plasticidad mostraron que *C. werdermannii* obtuvo los valores más altos de plasticidad para las variables de *PS_f* y *TRC* (Tablas 6 y 7); a su vez, los valores más bajos de plasticidad se observaron en la variable *R/V* de las dos especies (Tabla 8). Por último, la plasticidad fenotípica promedio en este caso fue similar par las dos especies (Tabla 10).

Tabla 6.- Valores promedio del peso seco final de las plántulas de cada especie y cada tratamiento; e índice de plasticidad para esta variable (*PS_f*). Las letras en negritas indican que los valores involucrados en el cálculo del índice mostraron diferencias significativas entre ellos. n.d.= no disponible.

Especie	Humedad			Índice de Plasticidad	
	5%	25%	60%	25% vs. 60%	5% vs. 60%
<i>M. pectinifera</i>	0.0134 g	0.0225 g	0.0409 g	0.44	0.67
<i>O. denegrii</i>	---	0.0076 g	0.0122 g	0.37	n.d.
<i>C. werdermannii</i>	0.0032 g	0.0106 g	0.0157 g	0.32	0.79

Tabla 7.- Valores promedio de la *TRC* de las plántulas de cada especie y cada tratamiento; e índice de plasticidad de la variable (*TRC*). Las letras en negritas indican que los valores involucrados en el cálculo del índice mostraron diferencias significativas entre los niveles de humedad. n.d.= no disponible.

Especie	Humedad			Índice de Plasticidad	
	5%	25%	60%	25% vs. 60%	5% vs. 60%
<i>M. pectinifera</i>	0.0066 g/g/d	0.0084 g/g/d	0.0125 g/g/d	0.32	0.47
<i>O. denegrii</i>	---	0.0069 g/g/d	0.0092 g/g/d	0.25	n.d.
<i>C. werdermannii</i>	0.0024 g/g/d	0.0083 g/g/d	0.0107 g/g/d	0.22	0.77

Tabla 8.- Valores promedio del cociente *R/V* de las plántulas de cada especie y cada tratamiento; e índice de plasticidad del cociente *R/V*. Las letras en negritas indican que los valores involucrados en el cálculo del índice mostraron diferencias significativas entre los niveles de humedad. n.d.= no disponible.

Especie	Humedad			Índice de Plasticidad	
	5%	25%	60%	25% vs. 60%	5% vs. 60%
<i>M. pectinifera</i>	0.4963	0.4248	0.4291	0.01	0.06
<i>O. denegrii</i>	---	1.1058	0.7704	0.30	n.d.
<i>C. werdermannii</i>	0.2925	0.4906	0.3194	0.34	0.08

Tabla 9.- Valores promedio de la variable *K* de las plántulas de cada especie y cada tratamiento; e índice de plasticidad de la variable *K*. Las letras en negritas indican que los valores involucrados en el cálculo del índice mostraron diferencias significativas entre los niveles de humedad. n.d.= no disponible.

Especie	Humedad			Índice de Plasticidad	
	5%	25%	60%	25% vs. 60%	5% vs. 60%
<i>M. pectinifera</i>	2.9611	1.6343	1.2963	0.20	0.56
<i>O. denegrii</i>	---	2.7747	1.5099	0.45	n.d.
<i>C. werdermannii</i>	1.0313	1.0403	0.8351	0.19	0.19

Tabla 10.- Plasticidad Fenotípica Promedio de las tres especies estudiadas. n.d.= no disponible.

Especie	Plasticidad Fenotípica Promedio	
	25% vs. 60%	5% vs. 60%
<i>M. pectinifera</i>	0.24	0.44
<i>O. denegrii</i>	0.34	n.d.
<i>C. werdermannii</i>	0.27	0.46

Capítulo 4 Discusión

4.1 Características del crecimiento de las plántulas de las especies estudiadas

La información que existe sobre tasas de crecimiento y acumulación de biomasa de especies de cactáceas es escasa. Los pocos registros de crecimiento de plántulas que se tienen indican que las tasas de crecimiento varían entre 0.0080 g/g/día en *Obregonia denegrii* hasta 0.019 g/g/día en *Neobuxbaumia macrocephala* (Tabla 11). En comparación con otras especies de la familia, las cactáceas estudiadas en este trabajo tienen tasas de crecimiento ligeramente más bajas y, en general, puede afirmarse que su crecimiento es lento (Steenbergh y Lowe, 1969; Jordan y Nobel, 1981; Gibson y Nobel, 1986; Ruedas *et al.*, 2000; Loza-Cornejo *et al.*, 2003) al ser especies que han evolucionado y se distribuyen preferentemente en hábitats estresantes y con grandes limitaciones de recursos (Ruedas *et al.*, 2000; Esparza-Olguín, 2005; Miquelajauregui, 2004). Entre las diferentes especies de cactáceas se puede observar que, en general, las TRC de las cactáceas columnares son más altas que las de las cactáceas globosas (Tabla 11), lo que sugiere que puede existir una relación entre la TRC y la forma de vida, como lo han planteado otros autores (Flores, 2004).

En comparación con otro tipo de plantas que habitan en zonas áridas y semiáridas, como es el caso de especies arborescentes semisuculentas o de especies arbustivas, la diferencia en la TRC es aún mayor, siendo más bajas las de las cactáceas (Tabla 11 y 12).

Tabla 11.- Tabla de tasas de crecimiento relativo de diversas especies de cactáceas.

Especie	Forma de vida	TRC	Hábitat	Autor
<i>Mammillaria magnimamma</i> <i>M. pectinifera</i>	Globosa	0.0171 g/g/día	Matorral xerófilo, templado	Ruedas <i>et al.</i> , 2000
<i>Obregonia denegrii</i>	Subglobosa	0.0106 g/g/día	Matorral xerófilo	Este trabajo (promedio entre tratamientos)
<i>Coryphantha werdermannii</i>	Globosa	0.0080 g/g/día	Matorral micrófilo	Este trabajo (promedio entre tratamientos)
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	Columnar	0.0095 g/g/día	Matorral micrófilo	Este trabajo (promedio entre tratamientos)
<i>N. mescalaensis</i>	Columnar	0.014 g/g/día	Matorral xerófilo	Godínez-Alvarez, 1991
<i>N. macrocephala</i>	Columnar	0.041 g/g/día	Matorral xerófilo	Flores, 2001
<i>Pachycereus hollianus</i>	Columnar	0.017 g/g/día	Matorral xerófilo	Miquelajauregui, 2004
		0.019 g/g/día	Matorral xerófilo	Miquelajauregui, 2004
		0.017 g/g/día	Matorral xerófilo	Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998
		0.034 g/g/día	Matorral xerófilo	Flores, 2001

Tabla 12.- Tabla de tasas de crecimiento relativo de diversas especies de plantas.

Especie	Forma de vida	TRC	Hábitat	Autor
<i>Cercidium praecox</i>	Arbusto	0.077 g/g/día	Matorral xerófilo	Flores, 2001
<i>Prosopis laevigata</i>	Arbusto	0.082 g/g/día	Matorral xerófilo	Flores, 2001
<i>Beaucarnea gracilis</i>	Arborescente semisuculenta	0.256 g/g/día	Matorral xerófilo	Flores, 2001
<i>Yucca periculosa</i>	Arborescente semisuculenta	0.058 g/g/día	Matorral xerófilo	Flores, 2001
<i>Conzattia multiflora</i>	Arborescente	0.012 g/g/día	Selva baja	Wolke, 2005
<i>Ipomoea pes-caprae</i>	Rastrera	0.036 g/g/día	Dunas	Valverde, 1997
<i>Canavalia rosea</i>	Rastrera	0.023 g/g/día	Dunas	Valverde, 1997
<i>Palafoxia lindenii</i>	Rastrera	0.070 g/g/día	Dunas	Valverde, 1997
<i>Chamaecrista chamaecristoides</i>	Rastrera	0.048 g/g/día	Dunas	Valverde, 1997
<i>Trachypogon gouni</i>	Rastrera	0.061 g/g/día	Dunas	Valverde, 1997
<i>Schizachyrium scoparium</i>	Rastrera	0.056 g/g/día	Dunas	Valverde, 1997

De las especies incluidas en este estudio, se observó que la variable PS_f difirió entre ellas, presentándose un PS_f mayor en *M. pectinifera* que en *O. denegrii* y *C. werdermannii* (Figura 7). Este resultado se venía perfilando desde la cosecha inicial, en la cual, aunque no se presentaron diferencias significativas entre especies, el PS_i de *M. pectinifera* fue mayor que el de las otras dos especies; lo cual probablemente se debió a que las plántulas de *M. pectinifera* desarrollaron una cubierta de espinas desde las primeras etapas de vida (Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000). Lo anterior puede explicar que la TRC de *M. pectinifera* haya sido similar a la de *C. werdermannii*, cuyas plántulas no presentan esta cobertura de espinas, y que su acumulación de biomasa sea mayor que el de las otras dos especies.

Estas diferencias en la tasa de crecimiento se relacionan con el modelo de estrategias C-S-R propuesto por Grime (1977). Bajo esta perspectiva, las cactáceas son plantas “tolerantes al estrés” (Grime, 1977) que han evolucionado en ambientes con restricciones importantes de recursos, particularmente de agua y nutrientes, lo cual explica que presenten bajas tasas de crecimiento, entre otras características. La existencia de especies de cactáceas con crecimiento relativamente rápido (en comparación con otras cactáceas) permite pensar que algunas de ellas podrían presentar rasgos relativamente más cercanos a los de las plantas ruderales. Probablemente este sea el caso de *M. pectinifera*, que alcanzó los mayores valores de PS_f en este estudio, y para la cual también se han reportado otras características semi-ruderales, i.e. alcanza sus mayores densidades poblacionales en hábitats limitantes y con cierto grado de disturbio (Martorell y Peters, 2005).

Como se comentó con anterioridad, los resultados mostraron que la tasa de acumulación de biomasa de las tres especies fue baja aún en los tratamientos de mayor

humedad. Esta última fue la condición que resultó ser más favorable para el crecimiento y bajo la cual se alcanzaron las mayores tasas de crecimiento relativo (*TRC*) en las tres especies, tanto en condiciones de sombra (40%) como de total exposición a la radiación solar (100%). En el caso de *M. pectinifera*, la *TRC* más alta fue de 0.0125 g/g/día, mientras que *O. denegrii* tuvo una tasa de crecimiento máxima de 0.0092 g/g/día y *C. werdermannii* alcanzó valores de 0.0101 g/g/día. Al analizar estos valores debe recordarse que se obtuvieron en condiciones de invernadero, las cuales son muy distintas de las condiciones de campo a las que las plantas están expuestas en su medio natural. Es probable que no se alcancen estas tasas de crecimiento y de producción de biomasa en condiciones naturales, ya que es improbable que la humedad edáfica se mantenga al 60% por un tiempo prolongado en los sitios donde se distribuyen estas especies. Por ejemplo, se sabe que en condiciones de invernadero los individuos de *Mammillaria pectinifera* pueden alcanzar la madurez reproductiva en dos años a partir de la germinación (Anderson *et al.*, 1994), lo cual contrasta con los ocho a once años estimados para alcanzar la madurez en individuos que enfrentan las condiciones de su medio (Valverde y Zavala Hurtado, 2006).

Quizá se puede considerar que las condiciones de humedad más baja utilizadas en este trabajo representan mejor el escenario natural que experimentan las plántulas de estas especies durante la mayor parte del tiempo. Con esta disponibilidad de humedad las tasas de crecimiento fueron mucho menores (0.0066 g/g/día para *M. pectinifera* y 0.0024 g/g/día para *C. werdermannii*) que para los demás tratamientos de humedad. Se ha reportado que para el Valle de Tehuacan el potencial hídrico del suelo sin regar varía de -4.85 MPa a -6 MPa con y sin sombra, respectivamente en mayo (Flores, 2001) por lo que las plántulas seguramente se ven obligadas a limitar su crecimiento a los momentos en los que la disponibilidad de humedad es mayor, durante los eventos de

lluvia o inmediatamente posterior a ellos. Esto enfatiza que el tiempo en el que las plántulas atraviesan por esta fase tan vulnerable de su ciclo de vida puede llegar a ser muy largo.

4.2 La plasticidad en el crecimiento y los patrones de asignación de biomasa de las especies estudiadas

Además de las bajas tasas de crecimiento, otra característica de las plantas que han evolucionado en ambientes limitantes, como las cactáceas, es la poca capacidad de respuesta morfológica ante cambios en las condiciones ambientales; aunque también se afirma que su capacidad de respuesta en términos fisiológicos es relativamente alta (Grime *et al.*, 1986; Nobel, 1988). De acuerdo con lo anterior, se esperaba que la respuesta de las especies estudiadas, en términos de los cambios en el patrón de asignación de biomasa hacia el vástago y las raíces en los distintos tratamientos experimentales fuese limitada (Grime *et al.*, 1986; Fitter y Hay, 1987; Lambers y Poorter, 1992; Bazzaz, 1997; Ruedas, 1999). Sin embargo, es importante considerar que otros trabajos han mostrado que las plántulas de cactáceas sí responden a través de cambios en la tasa de crecimiento ante distintas condiciones experimentales (ante factores como la luz, los nutrientes o la frecuencia de riego), lo cual demuestra que éstas presentan una cierta plasticidad en esta variable (Godínez-Álvarez y Valiente Banuet, 1998; Mandujano *et al.*, 1998; Carrillo-García *et al.*, 2000; Ruedas *et al.*, 2000). Respecto de los cambios en la asignación de biomasa a tallo y raíz, en algunos trabajos se ha encontrado que las cactáceas responden a distintos niveles de riego y nutrientes, aunque de manera limitada (Carrillo – García *et al.*, 2000; Ruedas *et al.*, 2000; Miquelajauregui, 2004). En comparación con las cactáceas, otras especies de zonas áridas como es el caso de ciertas especies arbustivas, presentan mayor capacidad de

respuesta en términos de crecimiento o de asignación de biomasa a la raíz y al vástago ante diferentes condiciones ambientales (Flores, 2001). Esta capacidad de ajuste puede entenderse como una forma de plasticidad.

La plasticidad fenotípica es la modificación morfológica o fisiológica en la expresión individual del genotipo provocada por cambios en el ambiente (Schlichting, 1986; West-Eberhard, 1989). De acuerdo a esta definición, la plasticidad es un atributo del individuo. Sin embargo, también se puede analizar la plasticidad como una expresión poblacional, al analizar la variedad de respuestas de que son capaces los diferentes individuos de una población. En este trabajo, evaluamos la plasticidad del conjunto de plántulas de cada especie en términos de su capacidad de responder diferencialmente ante la variación en la disponibilidad de humedad y la radiación lumínica a la que se sometieron después del periodo de aclimatación inicial en el invernadero. En este experimento, entonces, no se evaluó a cada fenotipo de manera aislada, sino a un conjunto de fenotipos sometidos a condiciones contrastantes.

Las variables de crecimiento analizadas en este trabajo incluyeron caracteres tanto morfológicos como fisiológicos. Las variables PS_f y R/V corresponden a rasgos morfológicos y la plasticidad en estos rasgos puede medirse a partir de los cambios en la acumulación de biomasa y en la asignación de la misma al vástago o a la raíz entre los diversos tratamientos. Por otro lado, las variables TRC y K representan rasgos fisiológicos, ya que se refieren a tasas de crecimiento que son producto de procesos metabólicos; la plasticidad en estas variables refleja, de manera indirecta, la plasticidad en las tasas fotosintéticas y de respiración ante diferentes condiciones ambientales (Lambers *et al.*, 1998; Valladares *et al.*, 2000).

En relación a las variables estudiadas, algunos de los valores más altos observados en el índice de plasticidad fueron el de *M. pectinifera* para el PS_f y el de *O.*

denegrii para la variable K en la comparación entre los niveles de agua de 25% vs. 60% (Tablas 6 y 9); y para las variables PS_f y TRC en *C. werdermannii* en el contraste entre los de 5% vs. 60%. Por lo tanto, no se puede concluir que las variables que corresponden a rasgos fisiológicos presentaran mayor plasticidad que aquellas que conciernen a rasgos fisiológicos. Sin embargo, hay que considerar que el que no se presentara una plasticidad mayor en las dos variables que evalúan rasgos fisiológicos (i.e., TRC y K) puede deberse a que éstas sólo representan una medida indirecta de la fisiología. En general los valores más pequeños del índice de plasticidad correspondieron al cociente R/V (Tabla 8), lo cual indica que las especies estudiadas tuvieron poca plasticidad en términos de las tasas de crecimiento de la raíz y el vástago, analizadas de manera comparativa.

Las cactáceas estudiadas mostraron cambios en las distintas variables de crecimiento analizadas pero sólo en respuesta a variaciones en el factor humedad. En condiciones naturales, el agua es uno de los factores más importantes que limita el crecimiento de las cactáceas, por lo que resulta comprensible que éstas sean sensibles a cambios en la disponibilidad de humedad (Steenbergh y Lowe, 1969; Gibson y Nobel, 1986; Jordan y Nobel, 1981). Por otro lado, el hecho de que no respondieran a las diferentes condiciones de radiación lumínica confirma que su capacidad de respuesta ante diferentes condiciones ambientales es limitada.

Los índices de plasticidad y la plasticidad fenotípica promedio permitieron realizar comparaciones y evaluar la magnitud de la diferencia de las distintas respuestas, tanto de las especies como de las variables de crecimiento, ante los tratamientos más contrastantes (particularmente de humedad edáfica, que fue el factor experimental ante el cual se observaron respuestas importantes). *M. pectinifera* y *C. werdermannii* tuvieron respuestas similares ya que sólo dos de sus variables de crecimiento (PS_f y

TRC) mostraron cambios significativos en el sentido esperado, esto es, incrementaron sus valores al aumentar los porcentajes de humedad; además, estas especies no respondieron en términos de la asignación diferencial de biomasa a raíz y tallo (Figuras 11, 12, 17 y 18). Esto lo confirma la plasticidad fenotípica promedio, la cual fue similar para estas dos especies (Tabla 10). Sin embargo, también tuvieron distintas respuestas ante los diferentes porcentajes de humedad: *M. pectinifera* respondió con cambios entre los tratamientos de 5% y 60%, y no de estos respecto del de 25% de humedad (Figuras 11 y 12), mientras que *C. werdermannii* tuvo respuestas entre los tratamientos de 5% respecto del de 25% y 60% únicamente (Figuras 17 y 18). Esto tiene implicaciones importantes, porque el hecho de que no se haya presentado una respuesta significativa ante todos los niveles de humedad confirma que estas especies tienen una respuesta plástica limitada y nos da información sobre la tolerancia que pueden tener estas especies a cambios en el medio. En este sentido *M. pectinifera* mantuvo una tasa de crecimiento intermedia aún con el nivel más bajo de humedad, y una tasa de crecimiento más alta aún con un nivel intermedio de humedad; y aparentemente *C. werdermannii*, mantuvo su tasa de crecimiento a partir del nivel intermedio de humedad (25%) (Figuras 12 y 18).

Obregonia denegrii fue la única especie que tuvo respuesta a través de cambios en la asignación de biomasa a la raíz y al tallo ante las distintas condiciones experimentales, así como con cambios en la tasa de crecimiento de la raíz respecto de la de la parte aérea (variable *K*) (Figuras 15 y 16). Este resultado contrasta con los valores de *R/V* en la cosecha inicial, en la que las tres especies mostraron valores similares (Figura 6); sin embargo, este patrón no se mantuvo una vez que se aplicaron los tratamientos, pues *R/V* sí cambió en respuesta a los distintos niveles de humedad edáfica en *O. denegrii*.

A pesar de que es difícil comparar en detalle a las tres especies debido a la ausencia de uno de los tratamientos en *O. denegrii*, en términos de la magnitud en la respuesta plástica, las mayores diferencias las presentaron las variables PS_f y TRC de *M. pectinifera* (25% vs. 60%) y *C. werdermannii* (5% vs. 60%). Sin embargo, la especie que mostró mayor capacidad de respuesta plástica, sobre todo en términos de la asignación de biomasa a la raíz y el tallo, fue *O. denegrii*. Esta especie mostró diferencias significativas en los valores de las cuatro variables en el sentido esperado, ya que el PS_f y la TRC aumentaron junto con los porcentajes de humedad (Figuras 13 y 14), mientras que las variables K y R/V aumentaron al disminuir los porcentajes de humedad (Figuras 15 y 16); y también mostró la mayor plasticidad fenotípica promedio al contrastar los resultados de los tratamientos de 25% vs. 60% (Tabla 10). Sin embargo, resulta interesante considerar que, aún cuando esta especie hizo una asignación diferencial de biomasa, su TRC fue menor respecto de las otras dos especies.

En conclusión, se puede decir que las especies variaron en cuanto a la magnitud de la respuesta plástica y en términos de cuáles de las distintas variables de crecimiento evaluadas se vieron más afectadas, aunque en general los resultados indican que las especies estudiadas, como otras cactáceas, presentan respuestas plásticas limitadas. Algunas de las diferencias en las respuestas de las tres especies estudiadas podrían estar asociadas a su forma de vida, pues se ha sugerido que en las regiones áridas y semiáridas, las distintas formas de vida responden a través de diferentes patrones de crecimiento y con distintas estrategias de sobrevivencia a presiones de selección similares (Flores, 2001). De las tres especies estudiadas, *M. pectinifera* y *C. werdermannii*, tienen una forma de vida de tipo globoso con raíces fibrosas, mientras que *O. denegrii* es una especie subglobosa con raíces fusiformes capaces de acumular agua (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). En este trabajo, estas dos formas de

crecimiento presentaron respuestas distintas ante los factores experimentales. La respuesta plástica de *O. denegrii* fue patente en términos de la asignación de biomasa a la raíz y al vástago. En particular, se vio que ésta fue la única especie en la que los valores de R/V fueron mayores que uno (en el tratamiento de 25% de humedad), lo cual implica que la biomasa de la raíz fue mayor que la biomasa del vástago en este tratamiento. Esto debe ser de gran importancia en los ecosistemas áridos debido a la capacidad de almacenar agua que presentan las raíces de esta especie. Por otro lado, las especies que presentan una cubierta de espinas en el tallo, que puede proteger a la plántula de la pérdida de agua por la intensa radiación solar, como es el caso de *M. pectinifera* y *C. werdermannii*, no presentaron cambios en términos de mayor asignación de biomasa a la raíz.

Por último, las diferencias en las respuestas de las cactáceas estudiadas también podrían estar relacionadas con las diferencias entre sus hábitats, ya que aunque todas se distribuyen en regiones semi-áridas, éstas presentan diferencias importantes en términos ambientales. Por ejemplo, los desiertos del norte del país, donde se distribuyen las poblaciones de *O. denegrii* y *C. werdermannii* son más extremos, y más cálidos y secos, con valores de precipitación media anual de alrededor de 235 mm, que los de las regiones relativamente más frescas y húmedas, cuya precipitación es de alrededor de 380 mm, como son las montañas de los alrededores de Tehuacan, donde se distribuyen las poblaciones de *M. pectinifera*. Estas diferencias podrían explicar en alguna medida la capacidad diferencial de respuesta de las especies estudiadas (Martorell y Peters, 2005). Sin embargo, de acuerdo con los resultados obtenidos, parece ser que la respuesta plástica de *M. pectinifera* es más parecida a la de *C. werdermannii* que a la de *O. denegrii*, lo cual obedecería a su parecido morfológico más que a las diferencias ambientales de los lugares donde se distribuyen.

4.3 Implicaciones ecológicas de las respuestas ante los factores experimentales

Los distintos tratamientos a los cuales fueron sometidas las plántulas de las tres especies estudiadas incluyeron dos factores: la humedad y la radiación lumínica. Existen varios trabajos que han evaluado la respuesta de las plántulas de cactáceas ante estos factores ambientales. En el caso de la radiación lumínica, en los trabajos que evalúan sobrevivencia éste ha sido un factor determinante, siendo mayor la sobrevivencia de las plántulas en la sombra que en condiciones expuestas (Turner *et al.*, 1966; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Flores y Jurado, 1998; Mandujano *et al.*, 1998; Flores *et al.*, 2004). Otros trabajos han abordado el efecto de la radiación lumínica sobre el crecimiento de cactáceas. En general, el efecto de la luz a resultado significativo: al disminuir los niveles de radiación lumínica aumenta la tasa de crecimiento, pero es importante considerar que muchos de estos trabajos se han realizado en campo o en invernaderos cercanos al sitio donde se distribuyen las cactáceas estudiadas (Nolasco *et al.*, 1997; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998; Mandujano *et al.*, 1998; Ruedas *et al.*, 2000; Flores y Briones, 2001; Palleiro *et al.*, 2001), en donde la radiación lumínica que recibieron las plantas experimentales se parece a la que reciben en condiciones naturales.

En cuanto al factor humedad, los resultados encontrados en los distintos trabajos son muy variados; en general, se ha visto que este factor afecta solamente a algunas variables, y que frecuentemente su efecto se confunde con el de la reducción en la radiación solar (Nolasco *et al.*, 1997; Ruedas *et al.*, 2000; Flores y Briones, 2001; Miquelajauregui, 2004). Por lo tanto, puede decirse que el factor humedad no ha sido trabajado de manera precisa debido a la problemática de mantenerlo constante y a la vez

separar su efecto de otros a nivel experimental. Uno de los pocos trabajos que aborda el efecto de la humedad de manera bastante precisa experimentalmente es el de Flores (2001).

En condiciones naturales ambos factores interactúan: la radiación solar promueve el crecimiento de las plántulas, al ser la energía que utiliza la fotosíntesis; pero a la vez, un alto nivel de radiación solar tiene efectos negativos sobre la disponibilidad de agua al aumentar la temperatura del suelo y promover su pérdida por evaporación (Fitter y Hay, 1987; Hale *et al.*, 1987). En este trabajo, el diseño experimental permitió analizar el efecto de estos dos factores de manera separada y en interacción, al incluir un diseño factorial en el que cada nivel del factor radiación incluía todos los niveles del factor humedad.

Los resultados mostraron que las plántulas respondieron sólo ante la variación en la humedad edáfica y ninguna de las especies respondió al factor radiación lumínica. Estos resultados pueden explicarse por el hecho de que las cactáceas han evolucionado y se distribuyen en sitios en lo que el factor más limitante es el agua y no la radiación lumínica (Steenbergh y Lowe, 1969; Gibson y Nobel, 1986; Jordan y Nobel, 1981). El mostrar una capacidad de respuesta ante cambios en el factor humedad edáfica debe significar una ventaja, en el sentido de que posibilita aprovechar la presencia de condiciones favorables ante un recurso que, en general, es escaso.

La ausencia de respuesta a la variación en la radiación lumínica puede tener distintas explicaciones. Por un lado, la radiación solar a la cual fueron sometidas las plántulas en el invernadero no fue tan intensa como la que experimentan en el campo, ya que los valores de PAR reportados para el Valle de Tehuacán son de aproximadamente $1750 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ a cielo abierto y de $730 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ bajo la sombra a las doce del día entre marzo y abril (Flores, 2001) y de $2000 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ a cielo

abierto en el Desierto de Mapimí a las 14 horas (Palleiro *et al.*, 2001). Por su parte, los valores de PAR en el invernadero fueron de aproximadamente de $110 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ (sin malla de sombra) y de $51 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ (bajo malla de sombra) (en mayo de 2006, entre 11 y 15 hrs., en la ciudad. de México, en el invernadero de la Facultad de Ciencias que tiene un techo con un recubrimiento color blanco). Sin embargo, es importante mencionar que sí se observaron ciertas respuestas ante este factor, pero éstas no se expresaron en términos de las variables analizadas, sino a través de cambios morfológicos visibles en algunas características del tallo. Por ejemplo, los tallos que se sometieron a los tratamientos de 100% de radiación lumínica eran más anchos y cortos, y presentaban una pigmentación rojiza, en comparación con los tallos de las plántulas que se mantuvieron bajo la malla de sombra (40% de radiación lumínica), que eran más alargados y con una pigmentación verde.

Los resultados de este trabajo pueden ayudar a entender el fenómeno del nodricismo durante el establecimiento de las plántulas de las cactáceas. Entre los diferentes efectos que produce la planta nodriza, se puede afirmar que ésta disminuye la radiación lumínica y aumenta la disponibilidad de la humedad. Lo anterior sugeriría que la nodriza tiene efectos contrapuestos sobre el crecimiento de las plántulas: por un lado, la mayor disponibilidad de humedad bajo la nodriza resulta favorable para el crecimiento (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Mandujano *et al.*, 1998; Leirana-Alcocer y Parra-Tabla, 1999), pero la sombra provocaría una disminución en la cantidad de radiación lumínica que recibe la plántula y, por lo tanto, podría esperarse que redujera su tasa fotosintética (Franco y Nobel, 1989; Altesor *et al.*, 1992; Mandujano *et al.*, 1998). Al separar los efectos de estos dos factores en el experimento aquí reportado, resultó evidente que este aparente efecto “contrapuesto” de la planta nodriza no lo es tanto, debido a que las plántulas no son tan sensibles a

cambios en la radiación solar y sí lo son respecto de la humedad edáfica. Por lo tanto, el efecto más importante de la nodriza parece ser el aumento en la disponibilidad del factor más limitante, que en este caso es el agua. De acuerdo con los resultados obtenidos, y considerando las diferencias de radiación lumínica experimentadas en el invernadero respecto de las condiciones naturales, se puede sugerir que las diferencias en la radiación lumínica bajo y fuera de la nodriza no alteran el crecimiento de las plantas por su efecto directo sobre la fotosíntesis, sino más bien al afectar los niveles de humedad edáfica a través de su efecto sobre la evaporación.

Finalmente, se esperaba que aquellas especies asociadas a una nodriza presentaran una menor capacidad de respuesta ante las distintas condiciones de humedad debido a que están adaptadas a establecerse en condiciones ambientales más estables. En general, resulta difícil concluir si las especies estudiadas respondieron de manera distinta debido a que se encuentren o no asociadas a una nodriza, pues se tiene información muy escasa sobre los requerimientos de nodrizas de estas especies. Aparentemente *M. pectinifera* no requiere de una nodriza; sin embargo, no es claro si esta cactácea crece bajo condiciones relativamente estables debido a su hábito hemigeófito o a que la planta madre pudiera actuar en algunos casos como nodriza. En todo caso, *M. pectinifera* se establece tanto en sitios protegidos como en espacios abiertos en ausencia de una nodriza, lo cual explicaría el que una de las mayores respuestas plásticas, en términos de magnitud, fue la variable PS_f de esta especie (Tabla 6 y 7). Sin embargo, habría que considerar en qué medida las condiciones debajo de la sombra de una nodriza son comparables a las que experimenta una planta con forma de vida hemigeófito, en términos del microclima y del efecto que éste tendría sobre las probabilidades de establecimiento de las plántulas.

Tampoco existe información precisa sobre los requerimientos de una nodriza de *Obregonia denegrii*; sin embargo, los resultados observados parecerían apoyar la idea de que se puede establecer tanto en espacios abiertos como bajo la sombra de una nodriza, ya que fue la única que presentó diferencias importantes en términos de la asignación de biomasa al vástago y a la raíz. Por último, aparentemente *C. werdermannii* no presenta nodricismo; lo cual permite entender los resultados obtenidos, ya que esta especie mostró los mayores valores en los índices de plasticidad para las variables PS_f y TRC en las condiciones más contrastantes.

4.4 Consideraciones sobre la conservación de las especies estudiadas

Las respuestas observadas ante los factores analizados nos permiten entender, en cierta medida, la vulnerabilidad de estas especies durante las fases tempranas de crecimiento. El hecho de que se distribuyen en zonas semiáridas, en las que los patrones de lluvia son episódicos y durante la mayor parte del año hay alta escasez de agua, las somete a una presión de mortalidad importante (Noy-Meir, 1973). En este contexto, es clara la ventaja que tendría una alta tasa de crecimiento, pues ésta está estrechamente relacionada con la sobrevivencia y el establecimiento de las plántulas ya que de ella depende, en parte, la velocidad a la que aumenta su tamaño y su capacidad de retener agua. Como muestran distintos estudios, la sobrevivencia de las plántulas aumenta al incrementar su tamaño, lo cual indica la importancia de crecer rápido para resistir la escasez de agua (Gibson y Nobel, 1986; Steenbergh y Lowe, 1969; Steenbergh y Lowe, 1969; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006).

Otro problema relacionado con la vulnerabilidad y los problemas de conservación que sufren las cactáceas es que muchas de ellas presentan áreas de distribución muy restringidas, debido a su alta especificidad de hábitat (Hernández y

Godínez, 1994). El éxito del establecimiento de las plántulas refleja los requerimientos específicos de diversos factores, entre ellos de disponibilidad de humedad que en cierta medida depende de características edáficas, como la textura del suelo, así como de la radiación solar. Las características ecofisiológicas en las etapas tempranas de desarrollo pueden determinar en gran medida las limitaciones en la distribución de una especie, ya que de éstas depende que puedan ocupar ciertos hábitats, pero no otros (Esparza-Olguín, 2005). En este sentido, se puede plantear que aquellas especies que presentan una mayor plasticidad en la etapa de plántulas pueden ocupar una mayor variedad de hábitats y, por lo tanto, tener una mayor área de distribución geográfica que aquéllas con una capacidad de respuesta plástica más limitada. Un ejemplo de esto es *M. pectinifera*, que se encuentra tanto en sitios con sombra como en microambientes sin protección, lo cual puede ser uno de los factores que le permite tener una mayor área de distribución en comparación con la de las otras dos especies (Martorell y Peters, 2005).

Tanto las tasas de crecimiento como las respuestas plásticas de las especies estudiadas son bajas, comparadas con las de otras especies que habitan en las zonas áridas y semiáridas (Ruedas *et al.*, 2000; Esparza-Olguín, 2005; Miquelajauregui, 2004). Por ello las poblaciones de cactáceas son particularmente sensibles a las perturbaciones, así como por sus ciclos de vida largos y bajo reclutamiento de individuos, lo cual dificulta la recuperación de las mismas después de un disturbio (Hernández y Godínez-Álvarez, 1994; Flores *et al.*, 1994). Sin embargo, de acuerdo con los resultados obtenidos, aunque la capacidad de respuesta de las especies estudiadas haya sido baja, es importante considerar que cada especie cuenta con distintos mecanismos para enfrentarse a las limitaciones y cambios en el medio, así como para obtener recursos. Entre las especies estudiadas existen diferencias importantes que les permiten a algunas de ellas, como es el caso de *M. pectinifera*, enfrentar cierto nivel de

disturbio y de cambios en el medio. Esta especie presentó una importante respuesta plástica particularmente en PS_f y alcanzó los mayores niveles de acumulación de biomasa respecto de las otras especies. Además esta especie, es más tolerante ya que logró mantener su TRC a niveles bajos e intermedios de agua.

En el caso de *Obregonia denegrii* aún cuando fue la única especie que tuvo una respuesta en la asignación de biomasa al vástago y a la raíz y que tuvo una respuesta significativa en todas las variables de crecimiento estudiadas, también tuvo valores de PS_f y TRC muy bajos, lo cual puede estar relacionado con su alto nivel de riesgo, agravado también por su restringida área de distribución (Lista Roja UICN, 2002). Finalmente, *C. werdermannii* parece ser una especie medianamente tolerante a los cambios ambientales, debido a que logró mantener su TRC ante cambios en los niveles de humedad, sin embargo su tasa de crecimiento en el nivel bajo de humedad fue muy baja, lo cual la hace una especie muy vulnerable ya que esto disminuye sus probabilidades de establecimiento. Las diferencias en las características y respuestas de las especies estudiadas deben tomarse en cuenta con en la definición de las prioridades de conservación y las estrategias de manejo según las características específicas de cada una de ellas (Martorell y Peters, 2005).

Capítulo 5 Conclusiones

1. Las tres especies de cactáceas estudiadas en este trabajo presentaron tasas relativas de crecimiento bajas, como sucede en otras cactáceas; sin embargo, se presentan diferencias importantes entre ellas.

2. Las cactáceas en estudio tienen una capacidad limitada de respuesta plástica ante diferentes condiciones ambientales, ya que se observaron variaciones en las características del crecimiento sólo en respuesta a la humedad edáfica y no a la radiación lumínica.

3. Sólo *Obregonia denegrii* respondió a través de cambios en la asignación de biomasa a la parte aérea y a la raíz (R/V) ante los distintos tratamientos, así como con cambios en la tasa de crecimiento de la raíz respecto de la de la parte aérea (K). Las otras dos especies no modificaron sus patrones de asignación ante los tratamientos aplicados.

4. *Mammillaria pectinifera* presentó los valores más altos de PS_f y TRC , así como una respuesta plástica importante en estas mismas variables ante los diversos tratamientos.

5. En la comparación entre los tratamientos más contrastantes (5% vs. 60%), la mayor respuesta plástica, en términos de la magnitud del cambio de las variables PS_f y TRC fue la expresada por *Coryphantha werdermannii*.

6. En general, la variable PS_f fue la que más varió entre tratamientos; ésta refleja cambios de tipo morfológico. Sin embargo, en la comparación entre los tratamientos de

25% vs. 60% de humedad edáfica, el mayor cambio se dio en la variable K , la cual mide cambios fisiológicos de manera indirecta.

7. Los resultados obtenidos en este experimento permiten sugerir que las diferencias en la radiación lumínica no alteran el crecimiento de las plántulas por su efecto directo sobre la fotosíntesis. Esto permite suponer que, en condiciones naturales, el efecto más importante de la nodriza es el aumento en la disponibilidad de la humedad edáfica.

Literatura citada

Altesor, A., E. Ezcurra y C. Silva. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Oecologia*, **13**: 777-785.

Anderson, F., S. Arias-Montes, y N. P. Taylor. 1994. **Threatened Cacti of México**. Succular Plant Research, Volume Two. Royal Botanic Gardens, Kew. England

Arias Montes, S., S. Gama López, L. U. Guzmán Cruz. 1997. **Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán**. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México

Arias Montes, S. 1993. Cactáceas: Conservación y Diversidad en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, **44**: 109-115.

Arriaga, L., Y. Maya, S. Díaz y J. Cancino. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northern Mexico. *Journal of Vegetation Science*, **4**: 349-356.

Bazzaz, F. A. 1997. Allocation of Resources in Plants: State of the Science and Critical Questions. En: Bazzaz, F. A. y Grace. p. 1-31. (Eds). **Plant Resource Allocation**. Academia Press. USA.

Bravo-Hollis, H. 1978. **Las Cactáceas de México**. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. **Las cactáceas de México**. Volumen II y III. Universidad Nacional Autónoma de México. México

Cactus. 1989. Instituto de Biología. Jardín Botánico. UNAM. México.

Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. Are positive interactions species-specific? *Oikos*, **82**: 202-207.

Carrillo-García, A., Y. Bashan y G. J. Bethlenfalvay. 2000. Resource-island soils and the survival of the giant cactus, cardon of Baja California Sur. *Plant and Soil*, **218**: 207-214.

Contreras, C. y T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments*, **51**: 89-102.

Crawley M. J. 1989. Life History and Environment. En: Crawley M. J. (Ed.) **Plant Ecology**. Blackwell Scientific Publications. Great Britain.

Esparza Olguin, L. G. 2005. Estudio comparativo de tres especies de cactáceas columnares del género *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza: un enfoque genético-demográfico. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

Esparza-Olguin, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, México. *Biological Conservation*, **103**: 349-359.

Evans, G.C. 1972. **The quantitative analysis of plant growth**. Blackwell Scientific Publications, Oxford, G.B.

Fenner, M. 1983. Relationships between seed weight, ash content and seedling growth in twenty-four species of Compositae. *New Phytologist*, **95**: 697-706.

Fenner, M. 1985. **Seed Ecology**. Chapman and Hall. Great Britain.

Fitter, A. H. y R. K. M. Hay. 1987. **Environmental Physiology of Plants**. Academic Press INC., G. B.

Flores, J. D. 2001. Dinámica del establecimiento de plantas de diferentes formas de vida del desierto de Tehuacán, México. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz.

Flores, J., O. Briones, A. Flores y S. Sánchez-Colón. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments*, **58**: 1-18.

Franco, A.C. y P.S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, **77**: 870-886.

Garnier E. 1991. Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants. *Trends in Ecology and Evolution*, **6**: 126-130.

Gibson, A. C. y P.S. Nobel. 1986. **The Cactus Primer**. Harvard University Press. USA.

Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega Baes. 2003. Demographic Trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*, **69**: 173-203.

Godínez-Álvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments*, **39**: 21-31.

Godínez-Álvarez, H. O. 1991. **Propagación de cactáceas por semilla: una experiencia para su cultivo y conservación**. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Grace, J. 1997. Toward Models of Resource Allocation by Plants. p. 279-291 En: Bazzaz, F. A. y J. Grace (Eds.). **Plant Resource Allocation**. Academia Press. USA.

Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, **111**: 1169-1194.

Grime, J. P. y R. Hunt. 1975. Relative Growth-Rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology*, **63**: 393-421.

Grime, J.P. 1982. **Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación**. Limusa, México.

Grime, J.P., J.C. Crick y E. Rincon. 1986. The ecological significance of plasticity. En: Jennings, D. H. y A. J. Trewavas (Eds.). **Plasticity in Plants**. Company of Biologists. Cambridge. U.K.

Hale, M. G. y D. M. Orcutt. 1987. **The physiology of plants under stress**. John Wiley & Sons. U.S.A.

Heilmeier, H., M. Erhard y E. D. Schulze. 1997. Biomass Allocation and Water Use under Arid Conditions. p. 93-111 En: Bazzaz, F. A. y J. Grace (editores). **Plant Resource Allocation**. Academia Press. USA.

Hernández, H. M. y H. Godínez-Álvarez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*, **26**: 33-52.

Hopkins, W.G. y N. P. Hüner. 2004. **Plant Physiology**. John Wiley and Sons, Inc. USA

Hunt, R. 1978. **Plant Growth Analysis**. Studies in Biology No. 96. Edward Arnold, Londres, G.B.

Hunt, R., A. O. Nicholls y S. A. Fathy. 1987. Growth and root-shoot partitioning in eighteen British grasses. *Oikos*, **50**: 53-59.

Janzen, D. H. 1986. The significance of growth-rate comparisons for plant ecology. *The American Naturalist*, Letters to the Editor: 595-597.

Jordan, P. y P.S. Nobel. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology*, **62**: 901-906.

Jurado, E. y M. Westoby. 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology*, **80**: 407 – 416.

Lambers, H., F.S. Chapin y T.L. Pons. 1998. **Plant Physiological Ecology**. Springer. USA.

Lambers, H. y H. Poorter. 1992. Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. *Advances in Ecological Research*. **Vol. 23**. Academic Press Limited. USA.

Leirana-Alcocer, J. y V. Parra Tabla. 1999. Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *Journal of Arid Environments*, **41**: 421-428.

Leishman, M. R. y M. Westoby. 1994. The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions – experimental evidence from semi-arid species. *Journal of Ecology*, **82**: 249-258.

Lozada-Cornejo, S., T. Terrazas, L. López-Mata y C. Trejo. 2003. Características morfo-anatómicas y metabolismo fotosintético en plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae): su significado adaptativo. *Interciencia*, **28**: 83-89.

Mandujano, M. C., C. Montaña, I. Méndez y J. Golubov. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* form two habitats in the Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology*, **86**: 911-921.

Mandujano, M. C., A. Flores-Martínez, J. Golubov y E. Ezcurra. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The Southwestern Naturalist*, **47**: 162-168.

Mandujano, M. C. 2002. Presidente PREP Cactáceas, Instituto de Ecología, UNAM. Proyecto CONACYT/SEMARNAT 0350 “Evaluación poblacional, estudio de hábitat, la comunidad y el grado de perturbación y riesgo de las especies de cactaceae del Apéndice I de CITES”

Martínez, J. G., H. Suzan y C. A. Salazar. 1993. Aspectos ecológicos y demográficos de *Ariocarpus trigonus* (Weber) Schumann. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, **38**: 30-38.

Martínez, J.G., H. Suzán y C. A. Alcázar. 1994. Aspectos ecológicos y demográficos de *Neolloydia pseudopectinata* (Backeberg) E. F. Anderson. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, **39**:27-33

Martorell, C. y E. Peters. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Conservation Biology*, **124**: 22, 199-207.

Mc Aulife, J. R. y F. J. Janzen. 1986. Effects of intraespecific crowding on water uptake, water storage, apical growth, and reproductive potential in the sahuaro cactus, *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gazette*, **147**: 334-341.

Miquelajauregui, Y. 2004. Estudio comparativo de la sobrevivencia y el crecimiento temprano de dos especies de *Neobuxbaumia* (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

Montañana, D. M. 2007. Respuesta de poblaciones de *Coryphantha werdermannii* a diferentes intensidades de disturbio antropogénico en Cuatro Ciénegas, Coahuila. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. (Tesis en preparación).

Niemann, G. J., J. B. M. Pureveen, G. B. Eijkel, H. Poorter, y J. J. Boon. 1992. Differences in relative growth rate in 11 grasses correlate with differences in chemical composition as determined by pyrolysis mass spectrometry. *Oecologia*, **89**: 567-573.

Nobel, P.S. 1988. **Environmental Biology of Agaves and Cacti**. Cambridge University Press. UK.

Nobel, P. S. 1989. Temperature, water availability, and nutrient levels at various soils depths-consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. *American Journal of Botany*, **76**: 1486-1492.

- Nobel, P. S. 1994. **Remarkable Agaves and Cacti**. Oxford University Press. EUA
- Nolasco, H., F. Vega-Villasante y A. Diaz-Rondero. 1997. Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar radiation levels. *Journal of Arid Environments*, **36**: 123-132.
- Palleiro, N., M. C. Mandujano y J. Golubov. 2006. Aborted fruits of *Opuntia microdasys* (Cactaceae): Insurance against reproductive failure. *American Journal of Botany*, **93**: 505-511
- Poorter H. y E. Garnier. 1999. Ecological Significance of Inherent Variation in Relative Growth Rate and its Components. En: Pugnaire F. I. y F. Valladares. (Eds.) **Handbook of Functional Plant Ecology**. Marcel Dekker, Inc. USA
- Portilla R. M. 2007. Estudio demográfico de tres poblaciones de *Coryphantha werdermannii* (Cactaceae) en condiciones contrastantes de disturbio. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. (Tesis en preparación).
- Quijas, S. F. 1999. Análisis demográfico por edades de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) en el Pedregal de San Ángel, México, D. F. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rodríguez-Ortega, C. E. y M. Franco. 2001. La retención de semillas en el género *Mammillaria* (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, **46**: 63-67.
- Rodríguez-Ortega, C. E. y E. Ezcurra. 2000. Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, **45**: 4-14.
- Ruedas, M., T. Valverde y S. Castillo. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **66**: 25-35.

Rzedowski, J. 1978. **Vegetación de México**. Limusa, México.

Rodríguez-Ortega, C., M. Franco y M. C. Mandujano. 2006. Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). *Basic and Applied Ecology*, **7**: 533-544.

Salisbury, F. y C.W. Ross. 1992. **Plant Physiology**. Wadsworth Publishing. USA.

Sanchez-Mejorada, H., E. Anderson y N. P. Taylor. 1986. **Succulent Plant Conservation. Studies & Training in México**. WWF. USA

Santini, B. 2007. Efecto de la heterogeneidad temporal y el disturbio sobre la dinámica poblacional de dos especies raras del género *Mammillaria* (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. (Tesis en preparación).

Schlichting, C. D. 1986. The Evolution of Phenotypic Plasticity in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**: 667-693.

Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the Saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology*, **50**: 825-834.

Trewavas, A. 1986. Resource allocation under poor growth conditions. A major role for growth substances in developmental plasticity. p. 1-46 En: Jennings D. H. y A. J. Trewavas (eds.). **Plasticity in Plants**. Company of Biologists. Cambridge. U.K.

Turner, R., M. Stanley, M. Alcorn, G. Olin, y J. A. Booth. 1966. The influence of shade, soil, and water on Saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette*, **127**: 95-102.

Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology*, **79**: 961-971.

Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Brones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Núñez, G. Barnard y E. Vazquez. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science*, **2**: 15-20.

Valladares, F., S. J. Wright, E. Lasso, K. Kitajima y R. Pearcy. 2000. Plastic Phenotypic Response to Light of 16 Congeneric Shrubs from a Panamanian Rainforest. *Ecology*, **81**: 1925-1936.

Valverde, T., I. Pisanty y E. Rincón. 1997. Growth Response of Six Tropical Dune Plant Species to Different Nutrient Regimes. *Journal of Coastal Research*, **13**: 497-505.

Valverde, T., M. L. Trejo y S. Castillo. 1999. Patrón de distribución y abundancia de *Mammillaria magnimamma* en la reserva del Pedregal de San Ángel, México D. F. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, **44**: 64-74.

Valverde, P. L., J. A. Zavala-Hurtado. 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacan-Cuicatlán Region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments*, **64**: 193-208.

West-Eberhard, M.J. 1989. Phenotypic Plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**: 249-278.

Zar, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA.

Zavala-Hurtado, J. A., F. Vite y E. Ezcurra. 1998. Stem Tilting and Pseudocephalium Orientation in *Cephalocereus columna-trajani* (Cactaceae): A Functional Interpretation. *Ecology*, **79**: 340-348.

Páginas consultadas en Internet:

CITES. 2006. Información de especies incluidas en los apéndices de CITES.

<http://www.cites.org/eng/disc/species.shtml>

Conabio. 2006. Programa de Manejo de Cuatrociénegas.

http://www.conanp.gob.mx/anp/programas_manejo/cuatrociénegas.pdf

Conabio. 2006. Regiones Prioritarias de México.

[http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/rtp_089.pdf#search='
valle%20de%20jaumave](http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/rtp_089.pdf#search='valle%20de%20jaumave)

Apéndice I.- Resultados detallados de los análisis de varianza realizados sobre las variables de crecimiento de las tres especies estudiadas.

Tabla A1.- Resultados del análisis de varianza realizado sobre el peso seco, la *TRC*, el cociente *R/V* y la variable *K* de las plántulas de *Mammillaria pectinifera*, bajo condiciones experimentales. Los valores de *P* en negritas representan los efectos que resultaron significativos.

Fuente	g.l.	PS*		TRC		R/V		K*	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Humedad	2, 35	6.62	0.003	6.67	0.003	0.57	0.601	1.42	0.258
Radiación	1, 35	0.00	0.999	0.00	0.971	0.43	0.240	0.74	0.403
Humedad × Radiación	2, 35	0.22	0.804	0.24	0.787	1.10	0.350	0.80	0.457

Tabla A2.- Resultados del análisis de varianza realizado sobre el peso seco, la *TRC*, el cociente *R/V* y la variable *K* de las plántulas de *Obregonia denegrii*, bajo condiciones experimentales. Los valores de *P* en negritas representan los efectos que resultaron significativos.

Fuente	g.l. ¹	PS		TRC		R/V		K*	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Humedad	1, 23	7.79	0.010	5.66	0.026	5.25	0.032	30.70	<0.001
Radiación	1, 23	0.00	1.000	0.09	0.762	0.03	0.872	0.32	0.577
Humedad × Radiación	1, 23	5.66	0.026	0.01	0.939	0.77	0.390	0.55	0.466

Tabla A3.- Resultados del análisis de varianza realizado sobre el peso seco, la *TRC*, el cociente *R/V* y la variable *K* de las plántulas de *Coryphantha werdermannii*, bajo condiciones experimentales. Los valores de *P* en negritas representan los efectos que resultaron significativos.

Fuente	g.l.	PS*		TRC		R/V*		K*	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Humedad	2, 35	32.03	<0.001	32.08	<0.001	2.20	0.132	1.52	0.226
Radiación	1, 35	0.00	0.999	0.06	0.803	0.79	0.378	0.28	0.602
Humedad × Radiación	2, 35	1.14	0.332	0.88	0.425	0.02	0.976	1.01	0.365

Nota: Las variables con asterisco fueron transformadas a ln.

¹ En la variable *K* los grados de libertad son ligeramente distintos (1, 22; 1, 22; 1, 22 respectivamente para la Tabla A1, A2 y A3) ya que se eliminaron algunas de las plantas por mostrar datos negativos de la *TRC* de algunas de sus partes, al comparar con los valores de la cosecha inicial.

Apéndice II.- Valores promedio por tratamiento de las variables de crecimiento PS, TRC, R/V y K de las especies estudiadas.

Tabla A4.- Valores (media \pm desv. est.) de las variables iniciales de crecimiento (PS_i , y R/V_i) de *Mammillaria pectinifera*, *Obregonia denegrii* y *Coryphantha werdermannii*.

Especie	PS_i	R/V_i
<i>M. pectinifera</i>	0.003 \pm 0.002	0.233 \pm 0.127
<i>O. denegrii</i>	0.002 \pm 0.0006	0.306 \pm 0.159
<i>C. werdermannii</i>	0.002 \pm 0.0007	0.901 \pm 1.464

Tabla A5.- Valores (media \pm desv. est.) de las variables de crecimiento (PS_f , TRC , R/V y K) de *Mammillaria pectinifera*.

Humedad	Radiación	PS_f	TRC	R/V	K
5%	100%	0.013 \pm 0.007	0.006 \pm 0.003	0.571 \pm 0.162	1.529 \pm 0.322
25%	100%	0.024 \pm 0.017	0.009 \pm 0.004	0.496 \pm 0.241	1.532 \pm 0.296
60%	100%	0.040 \pm 0.025	0.011 \pm 0.005	0.398 \pm 0.222	1.224 \pm 0.198
5%	40%	0.013 \pm 0.006	0.006 \pm 0.003	0.421 \pm 0.228	1.468 \pm 0.329
25%	40%	0.021 \pm 0.019	0.007 \pm 0.005	0.341 \pm 0.251	1.757 \pm 1.37
60%	40%	0.040 \pm 0.015	0.013 \pm 0.002	0.459 \pm 0.189	1.358 \pm 0.49

Tabla A6.- Valores (media \pm desv. est.) de las variables de crecimiento (PS_f , TRC , R/V y K) de *Obregonia denegrii*.

Humedad	Radiación	PS_f	TRC	R/V	K
25%	100%	0.007 \pm 0.001	0.007 \pm 0.001	1.181 \pm 0.427	2.714 \pm 0.753
60%	100%	0.012 \pm 0.005	0.009 \pm 0.002	0.718 \pm 0.116	1.616 \pm 0.286
25%	40%	0.007 \pm 0.002	0.006 \pm 0.002	1.029 \pm 0.271	2.834 \pm 1.076
60%	40%	0.012 \pm 0.006	0.009 \pm 0.003	0.822 \pm 0.532	1.403 \pm 0.183

Tabla A7.- Valores (media \pm desv. est.) de las variables de crecimiento (PS_f , TRC , R/V y K) de *Coryphantha werdermannii*.

Humedad	Radiación	PS_f	TRC	R/V	K
5%	100%	0.002 \pm 0.001	0.002 \pm 0.002	0.306 \pm 0.278	1.011 \pm 0.738
25%	100%	0.013 \pm 0.008	0.009 \pm 0.003	0.578 \pm 0.161	1.165 \pm 0.253
60%	100%	0.015 \pm 0.007	0.017 \pm 0.003	0.334 \pm 0.072	0.859 \pm 0.121
5%	40%	0.003 \pm 0.001	0.003 \pm 0.001	0.280 \pm 0.206	1.041 \pm 0.481
25%	40%	0.008 \pm 0.003	0.007 \pm 0.002	0.402 \pm 0.128	0.915 \pm 0.257
60%	40%	0.015 \pm 0.007	0.011 \pm 0.002	0.304 \pm 0.039	0.811 \pm 0.073