



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS
SUPERIORES IZTACALA**

**Caracterización del desarrollo
temprano de la raíz en especies del
género *Mammillaria* (Cactaceae)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A:

JOSÉ DE JESÚS GONZÁLEZ SÁNCHEZ

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Ulises Yunuén Rosas López



Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla,
Estado de México, 2019.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos

A la Facultad de Estudios Superiores Iztacala por la formación académica.

A mis sinodales: Dr. Manuel Mandujano Piña, Dr. Héctor Octavio Godínez Alvares, Mtra Antonia Trujillo Hernández y al Mtro. Cristian Cervantes Salcedo, por tomar valiosos momentos de su tiempo para la revisión de esta tesis y las sugerencias que ayudaron a mejorar el trabajo.

A los proyectos PAPIIT-DGAPA-UNAM IA200217 y IN211319 al Dr. Ulises Y. Rosas López, por los financiamientos del proyecto y becas brindadas para realizar este trabajo.

Al Laboratorio de Genómica Funcional del LaNaBio (Proyecto de Infraestructura de CONACyT 268109), por facilitar las instalaciones para la realización del proyecto.

Al Jardín Botánico del Instituto de Biología por el espacio brindado, en el cual se pasaron muchas horas de trabajo y a su personal académico por la atención que dieron a todas las necesidades que necesito el trabajo.

Al Dr. Angel Salvador Arias Montes, la M. en C. Yolanda Morales Hernández, y al Maestro Jerónimo Reyes Santiago por el material biológico brindado.

Al Dr. Ulises Rosas por la tutoría, los consejos, el aprendizaje, la paciencia, el esfuerzo, el cariño, la amistad y el apoyo que me brindo para ayudarme a formar una fase importante de mi vida académica.

A mis compañeros de laboratorio: Antonio Lara, Itzel Santiago, Joel Colchado, Fernanda Chávez por la retroalimentación, la ayuda ofrecida para realizar el trabajo y la amistad brindada.

A mis padres Gloria y Jesús, por su apoyo económico, paciencia y la esperanza que pusieron en mí, lo cual ayudo a motivar el termino de mis estudios y anhelar a seguir mi vida académica.

A mis hermanas Karina y Rosa por el apoyo y la esperanza depositada en mí.

A nuestra amiga Felisa que siempre nos brindó su ayuda al realizar este trabajo.

Índice

1. Resumen	1
2. Introducción	2
3. Antecedentes	4
3.1 La raíz vegetal	4
3.2 Origen y tipos de raíz	5
3.3 Raíces en cactáceas	6
3.4 Morfología de la raíz en plántulas de cactáceas	7
3.5 Estudios sobre la variación natural del sistema de raíz	8
3.6 El establecimiento de la plántula y su importancia	8
3.7 El género <i>Mammillaria</i>	9
4. Objetivos	14
4.1 Objetivo General	14
4.2 Objetivos específicos	14
5. Hipótesis	15
6. Metodología	16
6.1 Material biológico	16
6.2 Desinfección de semillas	16
6.3 Siembra de semillas	17
6.4 Obtención de las imágenes y cuantificación de variables	17
6.5 Análisis estadístico de los datos y elaboración de gráficos	20
8. Discusión	41
9. Conclusiones	45
10. Literatura citada	46
11. Anexos	54

1. Resumen

Después de la germinación la raíz debe afrontar la difícil tarea de anclar y obtener recursos para la plántula. Estudiar las variaciones del sistema radicular y las dinámicas de crecimiento en etapas tempranas del desarrollo, es crucial para entender las adaptaciones que regulan la exploración y obtención de recursos, en los ambientes donde se desarrollan las plantas. En la familia Cactaceae, el género *Mammillaria* presenta una gran variación morfológica, tiene una amplia distribución a lo largo del país, y ocupa una extensa diversidad de hábitats. Esto lo hace un buen modelo de estudio para capturar la diversidad y adaptaciones de la raíz a distintos ambientes entre especies cercanamente relacionadas. El objetivo de este trabajo fue cuantificar la variación del sistema de la raíz y sus dinámicas de crecimiento en 11 especies del género *Mammillaria* durante cinco meses. Un total de ocho variables que representan algunos de los rasgos importantes del sistema de la raíz fueron medidos (longitud total de la raíz, longitud de la raíz principal, longitud total de las raíces laterales, longitud de raíces basales, longitud de raíces adventicias, número total de raíces laterales, número de raíces basales y número de raíces adventicias). Se encontró variación en las dinámicas de desarrollo entre las especies. Al parecer no hay un patrón común en las dinámicas de crecimiento entre las especies que están más cercanamente relacionadas. Es posible que la similitud de ciertos rasgos de la raíz entre las especies estudiadas sea producto de adaptaciones a ambientes cuya presión selectiva es similar. Así mismo, también se encontró que las raíces de *Mammillaria* están formadas de pequeños segmentos de raíces simpodiales. Se observó que algunos individuos de una misma especie tienden a formar algún tipo de raíz, mientras que otros no. Ésto se discutió como una posible estrategia de "bet hendging", ya que podría ser considerada como una estrategia que permita mejorar las aptitudes de las especies a ambientes muy cambiantes e impredecibles.

2. Introducción

La función principal de la raíz es el anclaje, la obtención y exploración del suelo en busca de recursos (Hodge *et al.* 2009; Hodge, 2004; 2006). Además de estas funciones, también forma vínculos con otros organismos y junto con los exudados que producen, ayudan a la fragmentación y liberación de compuestos que se encuentran en las rocas, lo que propicia la formación y enriquecimiento de suelos (Teodoro *et al.*, 2019; Puente *et al.*, 2009). Las raíces tienen la capacidad de reconocer agentes patógenos y detener su proliferación para evitar su entrada al sistema vascular (Bani *et al.* 2018). Las raíces también inmovilizan la entrada de agentes químicos perjudiciales para el desarrollo de la planta, como los metales pesados (citado en Emamverdian *et al.* 2015). Por lo tanto, funciona como una barrera mecánica y química selectiva entre el suelo y la planta.

Después de la germinación, la raíz debe afrontar la difícil tarea de anclar y obtener recursos del suelo para la plántula, la cual puede ser una de las fases más críticas del ciclo de vida de las plantas, y en especial de las cactáceas. Hay factores que afectan negativamente la supervivencia de las plántulas, como: exposición directa de la raíz y el brote a la radiación solar, sequía, heladas, erosión, altas temperaturas, falta de plantas nodrizas (Steenbergh y lowe, 1969; Valiente- Banuet y Ezcurra, 1991; Méndez, *et al.*, 2006), baja cantidad de nutrientes (Ruedas *et al.*, 2000) y un índice volumen-superficie muy bajo, lo cual promueve la pérdida de agua rápidamente (Jordan y Nobel, 1981). Esto realza la importancia de entender las características adaptativas de la raíz en las primeras etapas del desarrollo, lo que nos ayuda a comprender su evolución en ambientes poco favorables.

La raíz es un órgano bastante plástico. Esto quiere decir que su desarrollo está altamente determinado por las condiciones ambientales que se presenten durante su desarrollo (Malamy, 2005). Sin embargo, la variación genética también es responsable de los rasgos fenotípicos finales de los individuos (Mitchell-Olds *et al.*, 2007). Si quisiéramos conocer los rasgos fenotípicos resultado de la variación genética entre los individuos, y no de su respuesta a un ambiente siempre cambiante como el entorno natural, tendríamos que desarrollarlos en un solo ambiente totalmente controlado. De esta forma, el rasgo fenotípico final, será afectado solamente por el grupo de genes que le dan forma (Pigliucci, 2005). La variación fenotípica que se encuentra entre individuos de la misma especie, causada por las mutaciones que se han mantenido por diversos procesos como la selección artificial y natural, se conoce como variación natural. Esta variación es el alimento de la selección natural, generando adaptaciones a ambientes diferentes (citado

en Alonso- Blanco *et al.*, 2009; Ristova y Bush, 2014). Sin embargo, se puede considerar que la variación natural podría abordarse también dentro de las especies de un mismo género. De esta manera, el estudio con especial énfasis en la variación natural de la raíz en especies del mismo género podría arrojar características fenotípicas que difieren o que se han conservado entre las especies, resultado de diversos procesos evolutivos.

El género *Mammillaria* es el más numeroso dentro de la familia Cactaceae, y uno de los más grandes de la flora vascular mexicana (Villaseñor, 2016). Se distribuye a lo largo de toda la república mexicana, pudiéndose encontrar casi el 99% de las especies en México. Las especies del género *Mammillaria* ocupan una gran diversidad de ambientes, principalmente áridos y semiáridos, dando como resultado una gran variabilidad morfológica (Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2015). Esto hace al género *Mammillaria* un interesante modelo de estudio para comenzar a entender las adaptaciones de la raíz durante las primeras etapas de desarrollo, en la familia Cactaceae. No obstante, dada la practicidad para estudiar la parte aérea de las plántulas, la mayor parte de los estudios han dejado de lado el análisis de la raíz. Estudiar las variaciones en las dinámicas de crecimiento de la raíz en diferentes especies nos ayudará a comprender no solo como se establecen, si no su historia evolutiva y nos dará información vital para su conservación. En este trabajo se analizó y contrastó las dinámicas de crecimiento temprano de la raíz de 11 especies del género *Mammillaria*, con el fin de describir sus patrones, y encontrar similitudes y diferencias para poder discutir sobre el posible origen de estas características.

3. Antecedentes

3.1 La raíz vegetal

Las raíces de las angiospermas tienen una anatomía básica que difiere en la presencia o ausencia de ciertos tejidos, pero poseen en común la siguiente conformación transversal, del interior hacia el exterior: un sistema vascular (xilema y floema), un cambium, un periciclo, una endodermis, un córtex y una epidermis (citado en Seago y Fernando, 2013; citado en Rost, 2011). Además, la raíz se ha dividido longitudinalmente en tres zonas: meristemática, elongación y diferenciación, basados en la actividad celular que se realiza en cada una de ellas (citado en Van Norman *et al.*, 2013). El cilindro o sistema vascular de la raíz, al igual que en el brote, se encarga del transporte de agua y solutos entre todos los órganos de la planta. El sistema vascular tiene su origen a partir de las células iniciales vasculares del procambium. Este grupo de células está compuesto de células iniciales del floema y xilema, que más adelante darán origen al xilema y floema. Dentro de este grupo de células también se originan las células iniciales del parénquima vascular y del periciclo (Baum *et al.* 2002). El periciclo, en contraste a otros grupos de células generadas en el meristemo de la raíz, continúa con ciclo celular a lo largo de todo el eje principal de la raíz. El periciclo se encuentra adyacente al cilindro vascular y algunas de sus células serán las responsables de generar los primordios de raíces laterales que en un futuro serán raíces laterales potenciales (Dubrovsky *et al.*, 2000). El córtex es un tejido básico en la raíz y muy variable en plantas. Se compone de otras capas de células, que conforman la endodermis y la exodermis. En las dicotiledóneas, dada la formación del cambium entre el cilindro vascular y el periciclo, el córtex puede perderse, debido al crecimiento secundario (citado en Lux *et al.*, 2004). La endodermis es la capa más interior del córtex y se caracteriza porque sus células tienen Banda de Caspary en las paredes anticlinales. La Banda de Caspary contiene una gran cantidad de lignina y en menor medida contienen suberina, lo que hace que se vean engrosadas. Se sabe que una de sus principales funciones de la Banda de Caspary es la de evitar el transporte apoplástico de algunos iones y metales pesados del córtex al cilindro vascular, y también, la salida de iones del cilindro vascular al córtex. Esto es debido a que la suberina, por su naturaleza lipídica, crea un ambiente hidrofóbico que rodea a la célula (citado en Enstone *et al.*, 2003). La epidermis es la capa más exterior de la raíz. Forma un continuo a lo largo de la raíz, donde algunas de sus células se diferencian en pelos radicales (citado en Dolan, 1996).

3.2 Origen y tipos de raíz

Después de fertilización, durante la embriogénesis, los dominios celulares del embrión se polarizan, y en uno de los extremos inicia la formación de la radícula. Durante la germinación, las células de la radícula se alargan, se dividen, y dan origen a la raíz primaria (Bellini *et al.*, 2014). En Eudicotiledóneas, las raíces laterales son las ramificaciones que surgen a partir de la raíz primaria o de raíces adventicias. Estas raíces pueden a su vez, ramificarse aún más, formando raíces de segundo, tercero, cuarto orden, y así sucesivamente (Jung y McCouch, 2013). Las raíces laterales inician su formación en el periciclo, como pequeños primordios. Más adelante, este primordio se elonga, cruzando a través de la endodermis, el córtex y emerge a través de la epidermis. Este proceso puede ser de tal manera, que el ápice de la raíz lateral no necesariamente rompe a través de los tejidos, sino que de manera coordinada, se modifican los tejidos a su alrededor abriendo paso a la raíz lateral (citado en Vilches-Barro y Maizel, 2015; citado en Banda *et al.* 2019). Después por proliferación y elongación celular, crece y se vuelve una raíz lateral madura (Dubrovsky y Forde, 2012). Las raíces adventicias a diferencia de las laterales no tienen su origen en el periciclo, si no en las células vecinas del sistema vascular (xilema o floema), y pueden surgir del tallo de las plantas (citado en Bellini *et al.*, 2014). En contraste, las raíces basales han sido propuestas en varios trabajos como aquellas que se originan en la base del hipocótilo, es decir, muy cerca de la base del brote, que es una zona de transición donde la vasculatura no está arreglada en paquetes como en el brote, o en un estele como en raíz. Algunos trabajos sugieren que este tipo de raíces son de importancia en la exploración de nutrientes poco móviles que se encuentran en la superficie del suelo (Bonser *et al.*, 1996; Miguel *et al.*, 2013). Basado en esto y a la falta de entendimiento sobre su origen, se ha denominado en este trabajo raíces basales a aquellas que se originan no más allá de un milímetro de distancia de la base del hipocótilo.

La definición del sistema de la raíz es un tema controvertido. Por ejemplo, Malamy (2005) lo define como el conjunto de raíces formado a partir de la raíz primaria. Esta definición del sistema de raíces es propia de las Eudicotiledóneas, pero no sería adecuada para las Monocotiledóneas, ya que la raíz primaria es efímera y su sistema de raíces se desarrolla a partir del tallo y del mesocotilo (citado en Seago y Fernando, 2013). A la configuración espacial que toma todo el sistema de raíces en el suelo, se le denomina arquitectura de la raíz y nos da un indicio de cómo las raíces exploran el sustrato en busca de recursos (Kochian, 2016). En la definición de sistema de raíces de Eudicotiledóneas generalmente no se toma en cuenta a las raíces adventicias o las raíces basales, sin embargo, se deben

considerar que este tipo de raíces pueden ser de gran importancia para el desarrollo de la plántula, por lo que, de aquí en adelante se denominara al sistema de raíces como el conjunto de raíces que se originan de la raíz primaria, así como de otros tejidos.

3.3 Raíces en cactáceas

La anatomía de la raíz de las cactáceas no difiere significativamente de otras angiospermas (García, *et al.*, 2012; Loza-Cornejo, *et al.*, 2017). La raíz primaria de las cactáceas es muy pequeña y, a diferencia de otras dicotiledóneas, su zona meristemática es activa durante un corto periodo de tiempo (Shishkova y Dubrovsky, 2005), lo cual está dado por crecimiento determinado del ápice. Esto fue observado en cactáceas por Boke (1979), donde lo describe como la muerte del meristemo apical de algunas raíces, en particular las laterales en *Opuntia basilaris*. En dicho trabajo se describe también el desarrollo simpodial de raíces, donde, detrás del meristemo muerto, surge uno nuevo y éste continúa su desarrollo durante un limitado periodo de tiempo. Más recientemente se ha descrito el crecimiento determinado de la raíz primaria en cactáceas del Desierto Sonorense, y se especula que tiene relevancia ecológica como un carácter adaptativo que permite un mayor desarrollo de raíces laterales en las capas superficiales del suelo, permitiendo el crecimiento solo en las temporadas favorables (Dubrovsky, 1997a; 1997b; Dubrovsky *et al.*, 1998). Además, se ha encontrado que esta característica es altamente conservada en la familia Cactaceae, presentándose crecimiento indeterminado en la subfamilia que conservan los caracteres más primitivos, que son el grupo Pereskioideae y Maihuenioideae, mientras que en la subfamilia Cactoideae, casi todos los géneros tienen crecimiento de raíz primaria determinada (Shishkova *et al.*, 2013).

Se ha reportado que la distribución del sistema de raíces de las cactáceas, por lo general se da en las capas más superficiales del suelo extendiéndose lateralmente. Esto se ha relacionado con la obtención rápida de agua, ya que se propuso, que al tener una gran superficie en las primeras capas del suelo que entran en contacto con el agua de lluvia, la absorción se da con una mayor eficiencia (Nobel, 1977; Gulmon *et al.*, 1979; Hunt y Nobel, 1987; Niklas *et al.*, 2002). En muchas especies de cactus, se pueden observar raíces ensanchadas que sirven como estructuras de almacenamiento (Stone- Palmquist y Mauseth, 2002; Mauseth y Stone- Palmquist, 2001). Otra característica de la raíz de las cactáceas es su gran tolerancia a temperaturas altas de hasta 40 °C, donde aún se registra crecimiento. Ésto se considera una importante adaptación, ya que, las capas más superficiales del suelo donde se desarrolla el sistema de raíces de estas plantas son las

que pueden alcanzar las temperaturas más altas en ambientes naturales (Drennan y Nobel, 1998).

3.4 Morfología de la raíz en plántulas de cactáceas

A pesar de la importancia de la raíz en el establecimiento de las plántulas de cactáceas, aún carecemos de un entendimiento robusto de cómo se desarrolla en etapas tempranas para proveer al brote de recursos. Algunos autores han contribuido de gran manera al estudiar el desarrollo de la raíz en etapas tempranas del desarrollo. Por ejemplo se ha descrito la radícula en *Echinocactus platyacanthus*, dando a conocer la composición química y las características de las células en estadios muy tempranos de cactáceas (Lux *et al.*, 1994). Otros autores describen a detalle las características anatómicas en *Opuntia basilaris* (Freeman, 1969) o en *Epiphyllum phyllanthus*, una cactácea epífita (Odair *et al.*, 2013). Es decir, que los estudios de la anatomía de la raíz se han elaborado de manera no comparativa, en especies lejanamente relacionadas, y enfocándose a ciertos tejidos en particular.

Por otra parte, hay estudios que profundizan poco el estudio de la raíz, dando especial énfasis al brote. Esto es probablemente debido a la complejidad que tiene el estudio del desarrollo de la raíz. Por ejemplo, Loza-Cornejo *et al.* (2003) observaron que *Stenocereus queretaroensis* tiene una raíz primaria muy corta y que las raíces laterales se originan dos semanas después de la germinación. Cenizo *et al.* (2013) observaron que *Trichocereus candicans* tiene una raíz primaria corta, las raíces laterales surgen dos semanas después de la germinación, y desde la radícula se observa una gran cantidad de pelos radicales. Otros autores describen someramente la variación de la raíz en plántulas de especies cercanamente relacionadas. Por ejemplo, Loza-Cornejo y Terrazas (2011) estudiaron la variación en la longitud de la raíz en cuatro etapas del desarrollo de seis especies de la tribu Pachycereeae, encontrando diferencias en el tamaño a lo largo del desarrollo, y tomando en cuenta caracteres de desarrollo de la plántula, definieron cuándo una planta deja de ser plántula. Por otro lado Secorun y Souza (2011) estudiaron plántulas de tres cactáceas epifitas y encontraron que la raíz primaria crece lentamente pero muy ramificada. Sin embargo, a la fecha, no hay estudios que examinen la variación natural de la raíz en un conjunto de cactáceas cercanamente relacionadas en varios caracteres que conforman su sistema de raíces, lo que contribuiría a entender el establecimiento, la historia evolutiva y las adaptaciones de este órgano a ambientes poco favorables en las cactáceas.

3.5 Estudios sobre la variación natural del sistema de raíz

Desde hace algunas décadas, el interés en explorar las variaciones de la raíz cobró una gran importancia. Los esfuerzos fueron dirigidos en encontrar rasgos de la raíz que ayuden a mejorar rasgos en variedades de cultivos agrícolas, basándose principalmente en cereales (O'Brien y Beem, 1979; Manschadi *et al.*, 2008; Hurd, 1968; Salungyu *et al.*, 2018) y leguminosas (McPhee, 2005; Lynch y Beem., 1993; Ao *et al.*, 2010), con el fin de encontrar genotipos mejor adaptados a ambientes con poco suministro de nutrientes y agua. Sin embargo, algunos otros se han centrado en estudiar grupos cercanos, para encontrar relaciones entre la variación en las características de la raíz y el ambiente en donde se desarrollan (Aceves- García *et al.*, 2016; Fitter y Stickland, 1991; Rosas *et al.*, 2013). Un estudio que aborda la raíz desde el punto de vista de la productividad y eficiencia en el uso de nutrientes es el trabajo de Ao *et al.* (2010) que investigaron los rasgos de la raíz que podrían beneficiar la obtención de fósforo en plántulas de Soya. Encontraron que genotipos con una gran longitud, una gran área de superficie y un gran volumen de la raíz en las capas más superficiales del suelo, podrían ser los rasgos que beneficien la obtención de fósforo, lo cual se ve reflejado en la biomasa obtenida y la concentración de fósforo en la planta. Otro ejemplo que aborda el estudio de la raíz desde su importancia evolutiva y adaptativa, es el trabajo de Rosas *et al.* (2013), en el que lograron identificar genes que son responsables de la alometría del sistema de raíces, y se logró asociar esos genes a factores ambientales.

3.6 El establecimiento de la plántula y su importancia

El estadio de plántula es una fase crítica en el establecimiento de las plantas y en especial de aquellas que viven en ambientes poco favorables como las cactáceas. Esto se debe a factores bióticos y abióticos que se presentan en el ambiente que se desarrollan y que afectan positiva o negativamente la supervivencia de las poblaciones. La raíz de las cactáceas debe afrontar la difícil tarea de anclar y obtener recursos para la plántula en este tipo de ambientes poco favorables. Por ello se trata de resaltar algunos de los tantos trabajos que estudian los factores que afectan el establecimiento de las plántulas de cactáceas, los cuales son fundamentales para entender su ecología y conservación. Por ejemplo, Steenbergh y lowe (1969) estudiaron algunos factores climáticos que afectan el establecimiento de las plántulas del Saguaro gigante (*Carnegieia gigantea*). Encontraron que los factores climáticos que causaron una gran mortandad de

plántulas de Saguaro fueron la sequía, la erosión y las heladas. Por otra parte Valiente-Banuet y Ezcurra (1991), estudiaron el efecto de la sombra generada por plantas nodriza sobre la supervivencia de plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo*. Encontraron que las plántulas que se encuentran en suelos con espacios abiertos presentan una gran mortandad comparada a aquellas que se desarrollan debajo de la sombra de plantas nodriza. Esto puede deberse a que esta sombra crea un microambiente, donde el suelo pierde menos humedad, tiende a mantenerse fresco, contiene una mayor cantidad de nutrientes, y la radiación no afecta negativamente la fotosíntesis. Ruedas *et al.* (2000), encontraron que la cantidad de nutrientes afecta el crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma*. Esto indica que la cantidad de nutrientes es vital para el buen desarrollo de las plántulas de cactáceas y por ende, la necesidad de germinar bajo plantas nodrizas.

Por otro lado, hablando sobre las características morfológicas de las plántulas, la superficie que está expuesta al medio ambiente es proporcionalmente mucho mayor al volumen de la plántula. Por tanto, la pérdida de agua es mucho mayor en el estadio de plántula. Esto fue estudiado por Jordan y Nobel (1981) y se observó que el volumen aumenta con la edad, incrementando la cantidad de agua que puede ser almacenada. A pesar de esto, solo algunos individuos logran sobrevivir y llegar a edades adultas.

Estos trabajos nos abren un nuevo panorama de investigación y nos ayudan a justificar la importancia de estudiar la variación en las características de la raíz en etapas tempranas del desarrollo, que puedan ser adaptativas y que permitan a las especies de cactáceas sobrevivir a ambientes adversos.

3.7 El género *Mammillaria*

El género *Mammillaria* se caracteriza por tener plantas pequeñas, globosas, globosa deprimidas o a veces cilíndricas. Un rasgo distintivo es la presencia de tubérculos, o mamilas. La areola se caracteriza por ser dimórfica. Ésto significa que se divide en dos partes, una vegetativa que se encuentra en el ápice del tubérculo o mamila, la cual dará origen a espinas, cerdas, lana, etc. y otra parte reproductiva que se encuentra en la base o axila, en la cual se desarrolla la flor. Las flores se caracterizan por ser pequeñas, con tubo floral muy corto en la mayoría de las especies. Los frutos son cilíndricos, globosos, claviformes o cónicos, pequeños y lisos (Scheinvar, 2004; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

El género *Mammillaria* se originó hace 7.6 a 6.3 millones de años y su centro de diversificación se encuentra en México (Arakaki *et al.*, 2011). Butterworth y Wallace (2004) realizaron una filogenia del género *Mammillaria*, dando uno de los primeros acercamientos para conocer las relaciones de parentesco molecular entre sus especies. El número de especies del género *Mammillaria* varía dependiendo el autor, por ejemplo: Guzmán *et al.* (2003) reconocen 172 spp., Hunt (2006) 163 spp., Hernández y Gómez-Hinostrosa, (2015) 155 spp., y Villaseñor (2016) 169 spp. Villaseñor (2016) menciona a *Mammillaria* dentro de los cinco géneros más diversos de la flora vascular mexicana y por tanto, el más diverso dentro de la familia Cactaceae. Casi todos los estados de la república mexicana presentan al menos una especie de *Mammillaria* dentro de su territorio. Aunado a esto, la mayoría de los estados presentan especies endémicas (Flores y Manzanero, 2010). Las especies de *Mammillaria* se distribuyen desde el sureste de Estados Unidos hasta Centro América, donde el 98.7 % de las especies se encuentran en México. Ocupan las zonas áridas, semiáridas, en altitudes de los 0 hasta los 3250 msnm, pudiéndose encontrar en bosques tropicales y templados (Hernandez y Gomez-Hinostrosa, 2015). Todo esto posiciona a México como el país más rico en especies de este género, haciendo a *Mammillaria* ideal para estudiar la variación de los rasgos morfológicos, anatómicos, fisiológicos y moleculares que nos ayuden a comprender los procesos evolutivos de las cactáceas, y su adaptación a una gran diversidad de ambientes. En este estudio se seleccionaron 11 especies del género *Mammillaria*, incluidas en dos subgeneros (Kranzia y *Mammillaria*). En ambos subgeneros se escogieron especies que representaran distintas series, y cuyas semillas estuvieran en disponibilidad en el Jardín Botánico del IBUNAM. Su clasificación y distribución se presenta en la Tabla 1. Se presentan una breve descripción en la Tabla 2 y se presenta en la Figura 1 imágenes de su forma adulta.

Tabla 1. Clasificación y distribución de las 11 especies utilizadas en el estudio. En todas las especies, la información es una síntesis obtenida de Hernandez y Gomez- Hinostrosa (2015), Guzmán *et al.* (2003), Hunt (2006) y Pilbeam (1999).

Especie	Subgenero	Serie	Distribución
<i>Mammillaria carnea</i>	Mammillaria	Polyedrae	Reportada en Puebla y Oaxaca, restringida al Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Se encuentra en terrenos planos suavemente inclinados y profundos.
<i>Mammillaria coahuilensis</i>	Mammillaria	Mammillaria	Reportada en el sur de Coahuila, y en los Estados de Zacatecas y Durango.
<i>Mammillaria crucigera</i>	Mammillaria	Supertextae	Reportada en Puebla y Oaxaca, restringida en el sur del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Crece en acantilados de yeso.
<i>Mammillaria duwei</i>	Mammillaria	Stylothelae	Reportada en Guanajuato y San Luis Potosí, en una restringida área entre estos dos estados. Crece en sustratos de origen volcánico y hay reportes en caliza.
<i>Mammillaria Formosa</i>	Mammillaria	Leucocephalae	Ampliamente distribuida en Desierto Chihuahuense, en los estados de Coahuila, Aguascalientes, Nuevo León, San Luis Potosí y Zacatecas, en muchos tipos de hábitat.
<i>Mammillaria hernandezii</i>	Krainzia	Longiflorae	Reportada en una pequeña área de Oaxaca. Se desarrolla en colinas de piedra caliza.
<i>Mammillaria huitzilopochtli</i>	Mammillaria	Supertextae	Reportada en Puebla y Oaxaca, en un área restringida del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Crece en lugares con roca conglomerada de color rojo.
<i>Mammillaria karwinskiana</i>	Mammillaria	Polyedrae	Reportada en Oaxaca, Puebla, Michoacán y Colima. Crece en áreas rocosas, en muchos tipos de hábitats.
<i>Mammillaria lasiacantha</i>	Mammillaria	Lasiacanthae	Extendida en toda la región del Desierto de Chihuahua, llegando a Estados Unidos. Crece en colinas de piedra caliza, abanicos aluviales.
<i>Mammillaria magnimamma</i>	Mammillaria	Mammillaria	Reportada desde Nuevo León hasta Veracruz, incluyendo Estados del Eje Neovolcánico, y Sierra Madre Oriental. Crece en muchos tipos de hábitat. Especie más con más amplia distribución en este estudio.
<i>Mammillaria pectinifera</i>	Krainzia	Pectiniferae	Crece en una restringida área en el Valle de Tehuacán- Cuicatlán, desarrollándose en suelos formados por piedra caliza, suelos alcalinos con mucha capacidad de retener agua.

Tabla 2. Descripción de las 11 especies de *Mammillaria* utilizadas en este estudio. La información es una síntesis obtenida de Hunt (2006) y Pilbeam (1999).

Especie	Descripción
<i>Mammillaria carnea</i>	Cuerpo globoso, que con la edad se vuelve cilíndrico. Solitarias o a veces en grupos. Los tubérculos claramente piramidales. Axilas lanosas con cerdas. Espinas todas centrales formando una cruz, con tamaño muy variable, color marrón rosadas con la punta negra. Flores rosa pálido, franja media ligeramente más oscura, lóbulos del estigma verde.
<i>Mammillaria coahuilensis</i>	Planta solitaria, pequeña en altura. Las axilas son poco lanosas. Cerca de 26 espinas radiales, delgadas como cerdas, finamente pubescentes grises blanquecinas. La espina central es poco dura, pero más pequeña que las radiales, blanca con punta morrón. Flores grandes en proporción a la planta, blanca, ligeramente rosada y franja media rosada en el interior, estigma verde amarillento.
<i>Mammillaria crucígera</i>	Cuerpo globoso formando agrupaciones, tallos dicotómicos o simples, axilas con lana blanca, espinas centrales cuatro formando una cruz, espinas radiales de 16 a 30, flores pequeñas, púrpuras, estigma púrpura.
<i>Mammillaria duwei</i>	Cuerpo simple o raramente cespitoso, axilas desnudas o a veces lanosas, espinas plumosas, espina central ganchuda, espinas radiales numerosas, blancas. Flores campanuladas, amarillo limón.
<i>Mammillaria Formosa</i>	Cuerpo simple o en grupos, globoso deprimido, con ápice umbilicado. Tubérculos pequeños, numerosos, oscuros. Axilas lanosas, espinas centrales aciculares ensanchadas en la base, espinas radiales 16 a 24. Flores rosa pálido o blancas.
<i>Mammillaria hernandezii</i>	Cuerpo solitario, globoso deprimida, axilas con poca lana especialmente donde florece, sin espinas centrales, espinas radiales que nunca se entrelazan, numerosas de 17 a 25. Flores magentas o color cereza.
<i>Mammillaria huitzilopochtli</i>	Cuerpo solitario, volviéndose cilíndrico, axilas densamente lanosas en la zona de floración. Espinas radiales de 15 a 30 gris blanquecinas, espinas centrales ausentes, pero cuando presentes, de una a dos, oscuras, erectas. Flores color carmín.
<i>Mammillaria karwinskiana</i>	Cuerpo simple o ramificado, tallos a veces dicotómicos, tubérculos piramidales, axilas con cerdas. Espinas radiales a menudo seis, fuertes, las de arriba y abajo largas. A veces hay espina central muy similar a las radiales. Flores blancas, a veces teñidas de amarillo y verde en la garganta, con línea media purpura o roja.
<i>Mammillaria lasiacantha</i>	Planta pequeña usualmente simple, globosa a cilíndrica. Tubérculos cilíndricos. Axilas desnudas. Espina central ausente, cuando presente en forma de gancho. Espinas radiales numerosas, blancas pubescentes o glabras. Flores blancas con franja media rojiza, morrón o verdosa.
<i>Mammillaria magnimama</i>	Tubérculos amplios de color verde oscuro, lanoso en el ápice. Espinas hasta cuatro, fuertes, esparcidas, dos a tres recurvadas y largas, color arcilla, punta negra, flores color crema.
<i>Mammillaria pectinifera</i>	Cuerpo simple, globosa a cortamente cilíndrica, axilas desnudas, Espinas numerosas, comprimidas, pectinadas y blancas. Flores amarillas



Figura 1. Fotos de *Mammillaria* de la colección de Cactáceas del Jardín Botánico que representan la forma adulta de las especies utilizadas en el estudio. **a** *M. carnea*, **b** *M. coahuilensis*, **c** *M. crucigera*, **d** *M. duwei*, **e** *M. formosa*, **f** *M. hernandezii*, **g** *M. huitzilopochtli*, **h** *M. karwinskiana*, **i** *M. lasiacantha*

j *M. magnimamma* y **k** *M. pectinifera*. **a**, **b**, **d**, **f** y **k** pertenecientes a la colección del Biol. Jerónimo Reyes. **c**, **e**, **g**, **h**, **i** y **j** pertenecientes a la colección del Dr. Salvador Arias. Las fotos **c**, **e** y **h** fueron tomadas por Fernanda Chávez.

4. Objetivos

4.1 Objetivo General

Analizar características morfológicas de crecimiento de la raíz entre plántulas de 11 especies del género *Mammillaria*, durante cinco meses de desarrollo.

4.2 Objetivos específicos

1. Determinar el crecimiento de la raíz de plántulas de *Mammillaria* a los 45, 73, 101, 129 y 157 días del desarrollo, de manera que no sea destructivo, no perjudique su desarrollo y permita fácilmente el registro, observación y estudio de su raíz en varias etapas del desarrollo.
2. Determinar mediante morfometría y estadística inferencial la variación entre la longitud de la raíz primaria, la longitud y número de raíces laterales, basales, adventicias y la longitud total de la raíz entre las 11 especies de *Mammillaria*.
3. Determinar si hay algún tipo de patrón en las características del sistema de la raíz entre las especies más cercanamente relacionadas.
4. Describir cualitativamente el patrón de elongación del sistema de raíces mediante microscopía estereoscópica.

5. Hipótesis

Las raíces de plantas adultas cuentan con una gran variabilidad en sus características. Esta diversidad de formas y tamaños puede estar dada por la gran plasticidad que muestra este órgano a estímulos bióticos y abióticos en el ambiente. Sin embargo, algunas de estas variaciones probablemente se han fijado genéticamente y pueden estar relacionadas con adaptaciones al ambiente en el que se desarrollan o deberse a las relaciones de parentesco entre las especies. Por tanto, al homogeneizar el ambiente, se espera encontrar variaciones en características de la raíz entre las plántulas de las especies de *Mammillaria*, y entre especies estrechamente relacionadas se espera encontrar patrones de desarrollo más similares que en aquellas especies menos emparentadas.

6. Metodología

6.1 Material biológico

Las semillas de las 11 especies de *Mammillaria* se obtuvieron del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM, proporcionadas por dos fuentes diferentes: la colección de cactáceas cuyo responsable es el Dr. Salvador Arias Montes, y del programa de cultivo y propagación de cactáceas y suculentas en apoyo a la conservación de especies bajo alguna categoría de riesgo a cargo del Biol. Jerónimo Reyes Santiago. Para simplicidad de la representación de los nombres de las especies, se elaboró un acrónimo para cada una de ellas, (Tabla 3). Estos acrónimos se usarán en el resto del documento.

Tabla 3. Abreviaciones de las especies utilizadas en este estudio. Colección de origen: Salvador Arias (SA) y Jerónimo Reyes (JR).		
Abreviación	Especie	Colección de origen
Mcar	<i>Mammillaria carnea</i>	SA
Mcoa	<i>Mammillaria coahuilensis</i>	JR
Mcru	<i>Mammillaria crucigera</i>	SA
Mduw	<i>Mammillaria duwei</i>	JR
Mfrm	<i>Mammillaria formosa</i>	SA
Mher	<i>Mammillaria hernandezi</i>	JR
Mhui	<i>Mammillaria huitzilopochtli</i>	SA
Mkar	<i>Mammillaria karwinskiana</i>	SA
Mlas	<i>Mammillaria lasiacantha</i>	JR
Mmag	<i>Mammillaria magnimamma</i>	SA
Mpec	<i>Mammillaria pectinifera</i>	JR

6.2 Desinfección de semillas

Se desinfectaron las semillas en una campana de flujo laminar (VECO, México) en tubos eppendorf de 2 ml, adicionados con 1 ml de hipoclorito de sodio al 70% a partir de la concentración comercial (Marca Clorox) por 5 minutos. Después, se realizaron 5 enjuagues con 1 ml de agua destilada estéril, y se usó un vortex en cada uno de los ciclos para mezclar las semillas apropiadamente. Al finalizar se dejaron suspendidas en agar al 1%, con el fin de hacer más sencilla la manipulación de las semillas.

6.3 Siembra de semillas

Las semillas fueron sembradas en cajas Petri cuadradas de 12 x 12 cm, estériles y desechables (Greiner Bio- One, Cat. 688102), con 75 ml de medio Murashige y Skoog (MS) al 50 % (Caisson Labs, Cat. MSP09-1LT), adicionado con Ácido 2-(N-Morfolino)etano sulfónico (sal sódica MES) al 0.05 % (MP Biomedicals, Cat. 152454), con agar bacteriológico al 1% (Sigma Life Science, Cat. A1296-1KG), ajustado a pH 5.7 con un potenciómetro (Oakton, modelo ph 700) y esterilizado en una autoclave (Felisa, modelo FE-405), antes de su vaciado en placas. Si las cajas con medio MS 50% fresco no se usaban inmediatamente, se almacenaban en un refrigerador a 4 °C por hasta dos semanas. Se colocaron 49 semillas en cada caja Petri, con tres cajas Petri por especie, para un total de 147 semillas por especie. Las cajas Petri se mantuvieron en posición horizontal para su germinación en una cámara de crecimiento (Percival Scientific, modelo CU22L), con un fotoperiodo de 16 horas luz y 8 horas oscuridad a 28° C. Se realizaron visitas cada dos días para registrar la germinación. Cuando la semilla expulsaba el hipocótilo, ésta se registraba como germinada. Después, se seleccionaron aquellos individuos que tuvieran de 40 a 45 días de edad (se dejó pasar este tiempo con el fin de tener el mayor número de plántulas germinadas), con apariencia sana y tamaño similar. Desde ese momento, se asumió que todas las plántulas tenían 45 días de edad. Las plántulas seleccionadas se colocaron en nuevas cajas Petri de 12 x 12 con medio MS 50% fresco elaborado como se indicó anteriormente. Se usaron tres cajas Petri por cada especie, cada caja Petri con 10 plántulas, para un total de 30 plántulas por especie. Debido al peso de las plántulas, éstas se fijaron a la placa con agar al 0.3%. Las cajas se mantuvieron en posición horizontal durante dos días con el fin de que la raíz se adhiriese al medio y después se pasaron a una posición vertical. Las placas se mantuvieron en la misma cámara de crecimiento con un fotoperiodo de 16 horas luz y 8 horas oscuridad a 28° C.

6.4 Obtención de las imágenes y cuantificación de variables

Para poder conocer el fenotipo de la raíz, las placas con las plántulas fueron escaneadas con un digitalizador de imágenes (Epson, modelo V600) cada semana, con el fin de caracterizar el desarrollo de la raíz. Las imágenes fueron escaneadas con una resolución de 600 dpi, con un fondo contrastante, y guardadas en un formato JPG. Las imágenes fueron debidamente anotadas, organizadas y depositadas en la base de datos del Laboratorio de Biología de Raíces del JBUNAM. Desde el día 45 hasta el día 157 se realizaron semanalmente escaneos de las placas durante 16 semanas, de los cuales se seleccionaron algunas etapas de desarrollo (45, 73, 101, 129 y 157 días de edad), para

medir los atributos de las raíces de las plántulas. Con estas imágenes se elaboraron videos ilustrativos de las dinámicas de crecimiento en dos especies Mhui (<https://tinyurl.com/y2e4jdju>) y Mkar (<https://tinyurl.com/y4rprhgg>). Después, mediante el uso de programa ImageJ, se midieron algunas características morfológicas de la raíz. La longitud y número de raíces han sido considerados como parámetros o rasgos de la morfoarquitectura de la raíz (Ao *et al.* 2010; De Pessemer *et al.* (2013). En este trabajo se referirá como las variables de la morfología de la raíz a la longitud de la raíz total, la longitud de la raíz principal o dominante, la longitud total de las raíces laterales, la longitud de las raíces adventicias, longitud de las raíces basales, número total de las raíces laterales, número de las raíces adventicias, número de las raíces basales. Las variables se midieron como se explica en la Figura 2. Para simplicidad de la representación de los nombres de las variables, se elaboró un acrónimo para cada una de ellas (Tabla 4). Estos acrónimos se usarán en el resto del documento.

Las imágenes de las raíces simpodiales (Figura 11) fueron tomadas con un microscopio estereoscópico (Olympus, modelo SZ61) y una cámara digital (Olympus, modelo SC100), usando el software de procesamiento de imágenes cellSens Entry 1.18 de Olympus.

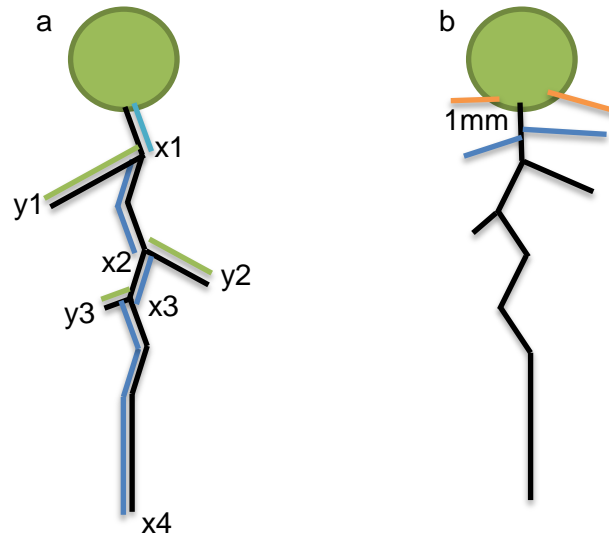


Figura 2. **a** Mediciones de las variables RP y RL. “x1” representa la distancia entre la base del brote y la primera ramificación de la raíz lateral; “x2” representa la distancia entre la primera ramificación de RL y la segunda ramificación de RL. “x3” representa la distancia entre la segunda ramificación y la tercera. “x4” representa la distancia entre la última ramificación y la punta de la RP. “y1”, “y2” y “y3” representa la longitud de las ramificaciones laterales. **b** Mediciones de las variables RB (líneas azules) y RA (líneas naranjas). “1mm” representa la distancia máxima entre la base del brote y la raíz en que las ramificaciones fueron consideradas RB. Cuando las ramificaciones provenían directamente de alguna parte del brote, eran consideradas RA. Los datos fueron procesados por un script en “R” para sumar todas las distancias “x” (longitud de RP) y sacar el número y la longitud de “y” (RL). Así mismo el número y longitud de RB, RA y LRT. Los datos arrojados por el script fueron colocados en matrices, las cuales fueron utilizadas para elaborar todos los estadísticos.

Tabla 4. Abreviaciones de los caracteres de la arquitectura de la raíz evaluadas en este estudio.	
LRT	Longitud de la raíz total
LRP	Longitud de la raíz principal
LTRL	Longitud total de las raíces laterales
LRB	Longitud de las raíces basales
LRA	Longitud de las raíces adventicias
nTRL	Número total de las raíces laterales
nRB	Número de raíces basales
nRA	Número de raíces adventicias
RP	Raíz principal
RL	Raíz lateral
RB	Raíz basal
RA	Raíz adventicia

6.5 Análisis estadístico de los datos y elaboración de gráficos

Para el análisis estadístico se ocupó el software de libre acceso "R" (R Core Team) versión 3.6.1 (2017-11-30), en el ambiente de trabajo de RStudio versión 1.1.383 (2017). Para visualizar los datos, se utilizaron los gráficos de caja y bigote o boxplot, empleando el comando *boxplot* en "R", permitiendo reconocer de una manera más sencilla la distribución de los datos. Se realizó la prueba de Shapiro-Wilk para contrastar la normalidad de los datos para cada variable medida, usando el comando *shapiro.test* en "R" y además, se realizó una prueba de Levene para contrastar la homocedasticidad de las variables medidas usando el paquete *car* con el comando *leveneTest* en "R". Se usó la prueba Kruskal-Wallis de una vía teniendo a la especie como factor con 11 niveles para cada variable y se realizó una prueba por cada etapa del desarrollo (45, 73, 101 y 129 días). Se utilizó el paquete *agricolae* y el comando *kruskal* en "R", el cual también hace una prueba post-hoc que usa el criterio de la prueba de LSD de Fisher. Así mismo se obtuvo el coeficiente de correlación de Pearson a los 129 días del desarrollo entre las ocho variables estudiadas. Para eso se utilizó el paquete *PerformanceAnalytics* con el comando *chart.Correlation* en "R".

7. Resultados

Para observar de manera global las dinámicas de crecimiento del sistema de la raíz en las 11 especies de *Mammillaria*, se obtuvieron imágenes de 20 a 30 plántulas de cada especie a lo largo de 157 días del desarrollo. De manera general en la Figura 3 se muestra una representación del desarrollo del sistema de la raíz en de las plántulas de las 11 especies de *Mammillaria* del estudio. Después se evaluó un total de ocho variables. En la Figura 4 se observa el desarrollo de la LRT de las 11 especies de *Mammillaria* estudiadas. Cabe resaltar que en todas las variables el estadístico solo se utilizó hasta la etapa 129, aunque en los graficos se muestra hasta el día 157. En general para todas las especies, la LRT se incrementa a lo largo del desarrollo, pero comienza a detener su crecimiento en las últimas dos etapas (129 y 157 d). Se observa también que hay variación entre los individuos de la misma especie, la cual se incrementa a lo largo del desarrollo, y es evidente en la amplitud de la caja y bigote de los boxplot. Pero este incremento en la variación también es diferente entre especies, ya que algunas de ellas tienen una gran variación entre individuos, por ejemplo Mkar, mientras que otras no, por ejemplo Mher. Hay diferencias significativas de la LRT entre las especies a partir de los 45 días del desarrollo ($H(2)=172.7$, $p<0.0001$); en esta etapa Mkar y Mpec mostraron diferencias significativas con el resto de las especies y por tanto los valores de rango más altos y Mher mostro los más bajos (Anexo Tabla 6, LRT, 45). A los 73 días del desarrollo también se observan diferencias ($H(2)=177.3$, $p<0.0001$), siendo notable el desarrollo de Mkar, ya que es la única que tiene diferencias significativas con todas las otras especies, y es la que registra el rango más alto de longitud de LRT. El rango asignado más bajo fue Mcur, sin embargo no tiene diferencias significativas con otras especies (Anexo Tabla 6, LRT, 73). A los 101 días del desarrollo se observan diferencias significativas ($H(2)=174.6$, $p<0.0001$), siendo Mkar la especie que se mantiene significativamente diferente al resto de las especies y teniendo el valor del rango mayor. Mher muestra el valor de rango más bajo, pero sin diferencias con Mcar y Mcur (Anexo Tabla 6, LRT, 101). A los 129 días se mostraron diferencias significativas ($H(2)=157.8$, $p<0.0001$), siendo Mkar la que mantuvo el valor de rango más alto y diferencias con todas las especies, mientras que Mher, Mcar y Mcur se mantienen dentro de los valores de rango más bajos y con diferencias con el resto de las especies (Anexo Tabla 6, LRT, 129).

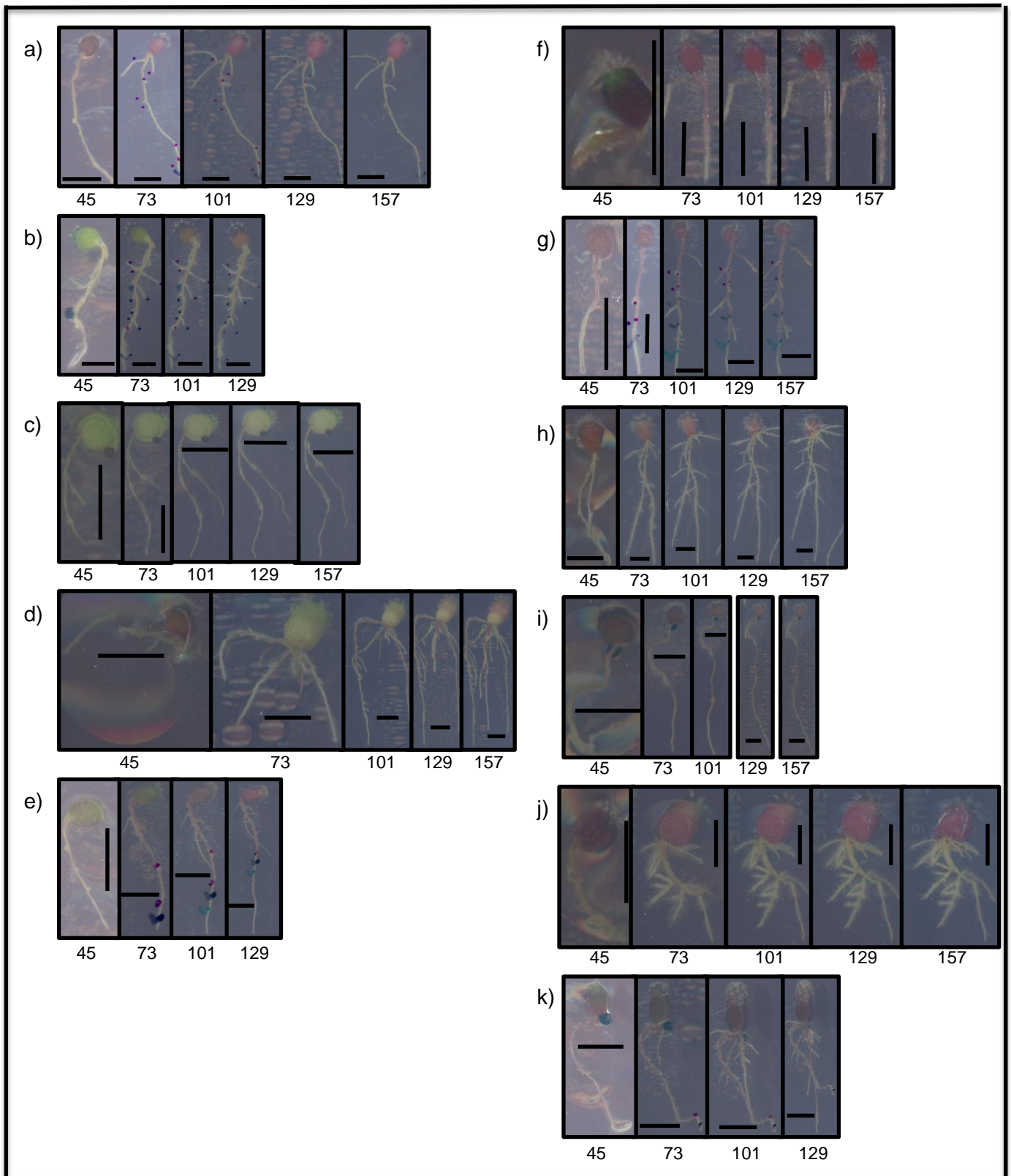


Figura 3. Representación de los 45 a los 157 días del desarrollo de las plántulas de *Mammillaria* utilizadas en el estudio. **a** Mcar; **b** Mcoa; **c** M cru; **d** Mduw; **e** Mfrm; **f** Mhui; **g** Mher; **h** Mkar; **i** Mlas; **j** Mmag; **k** Mpec. La línea negra representa una escala equivalente a 5 mm de longitud.

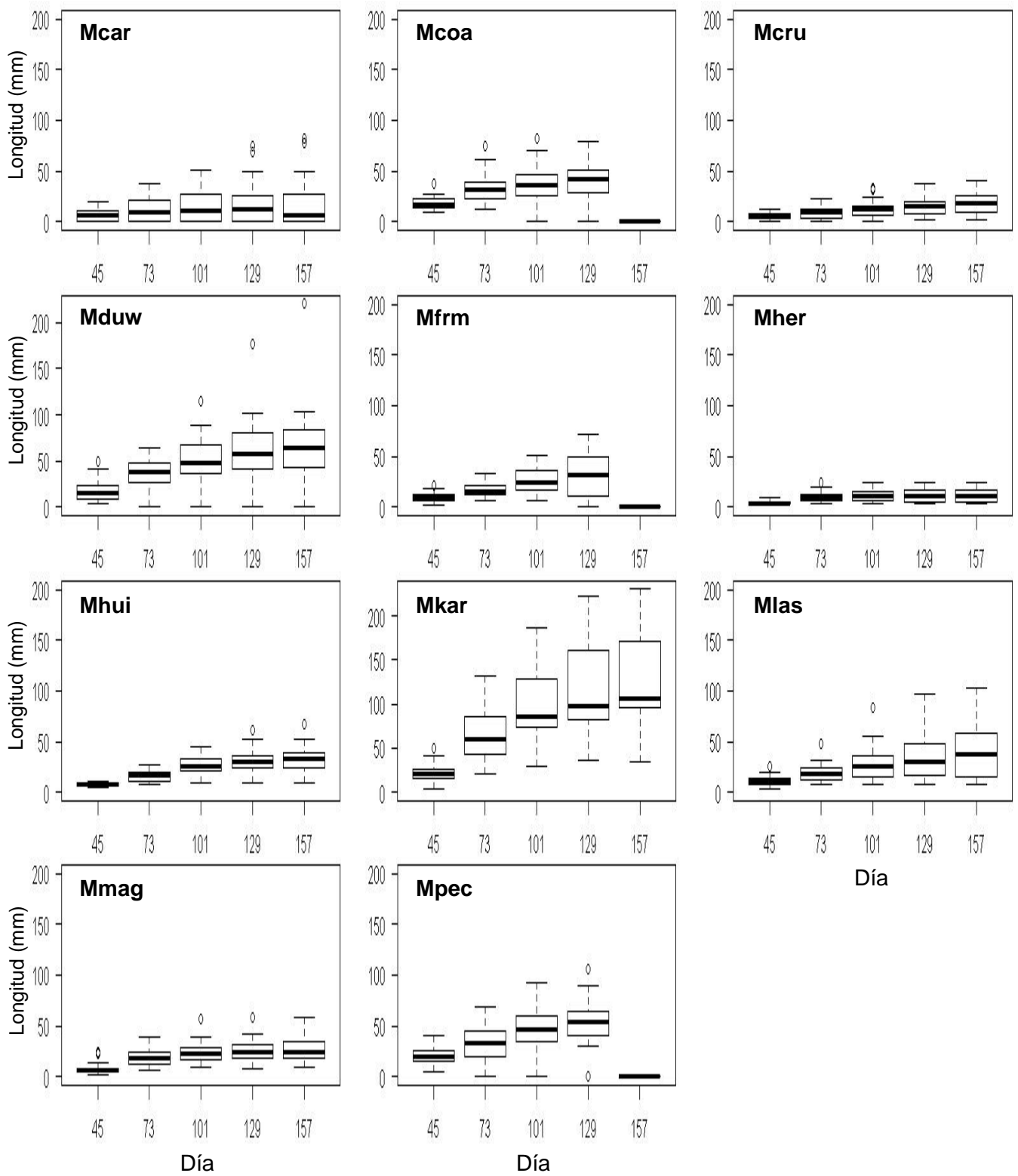


Figura 4. Desarrollo de la Longitud total de la raíz (LRT) de las 11 especies de *Mammillaria* del estudio.

Para entender cómo es que la LRT crece a lo largo del tiempo, se analizó varios de sus componentes, entre ellos la LRP, LTRL, nTRL, LRB, nRB, LRA y nRA. En la Figura 5 se puede observar el desarrollo de la LRP de las 11 especies. En la mayoría de las especies en las primeras dos etapas del desarrollo, hay un crecimiento acelerado de la LRP, pero se va deteniendo conforme avanza el desarrollo. Hay una gran variación de la LRP entre los individuos de la misma especie, pero esta variación es variable entre las especies. Ninguna especie superó los 60 mm de longitud durante los 157 días de crecimiento, lo que indicaría que la RP tiene un crecimiento por lo general lento y corto. Se encontró diferencias significativas en la LRP a partir de los 45 días de edad ($H(2)=168.6$, $p<0.0001$). En esta etapa Mcoa tiene el valor de rango más grande de LRP, sin embargo no tiene diferencias significativas con Mpec y Mkar, mientras que Mher obtuvo el valor de rango más bajos y diferencias con todas las especies excepto con Mcar (Anexo Tabla 6, LRP, 45). A los 73 días de desarrollo se encontraron diferencias significativas ($H(2)=171.9$, $p<0.0001$); Mkar en esta etapa obtiene el valor de rango mayor, sin embargo no mantiene diferencias significativas con Mcoa, mientras que Mher obtuvo el valor de rango más bajo pero sin diferencias con Mcar (Anexo, Tabla 6, LRP, 73). A los 101 días se encontraron diferencias significativas ($H(2)=157.7$, $P<0.0001$); Mkar obtuvo el valor de rango más alto y diferencias significativas con el resto de las especies, mientras que Mher sigue manteniendo el valor más bajo, aunque sin diferencias con Mcar y Mcru (Anexo, Tabla 6, LRP, 101). A los 129 días se encontraron diferencias significativas ($H(2)=142.8$, $p<0.0001$); Mkar sigue manteniendo el valor de rango más altos y tiene diferencias significativas con el resto de las especies, y Mher obtuvo el más bajo pero con diferencias significativas con todas las otras especies (Anexo Tabla 6, LRP, 129).

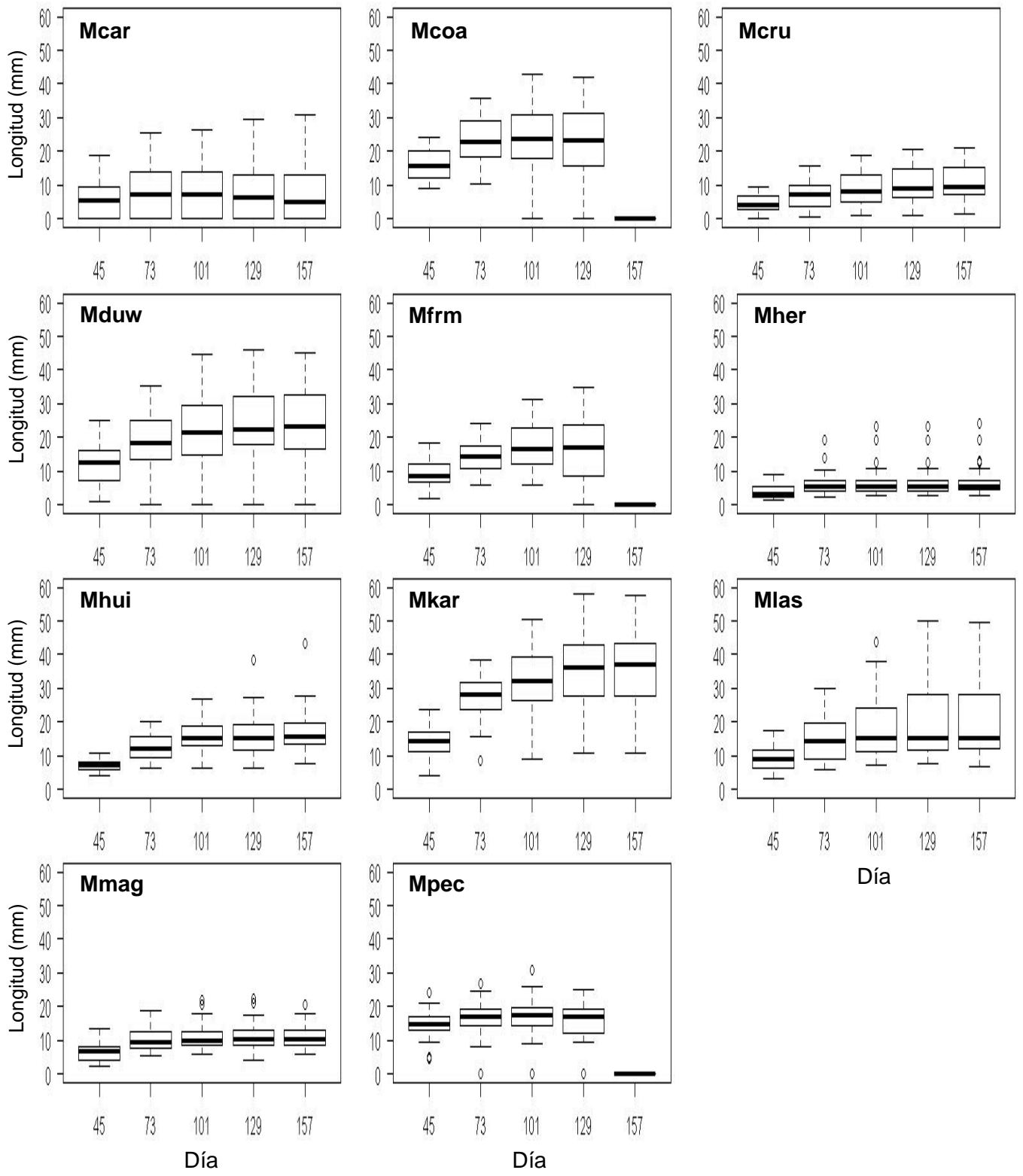


Figura 5. Desarrollo de la Longitud de la raíz primaria (LRP) de las 11 especies de *Mammillaria* del estudio.

Otro componente importante de la LRT son las raíces que se ramifican de la raíz principal: las RLs. En la Figura 6 podemos observar el desarrollo de la LTRL de las 11 especies. Se observó que el tamaño de la LTRL se incrementa a lo largo del desarrollo, que hay variación entre las especies, pero que también estas dinámicas de crecimiento varían en cada especie dependiendo de la edad. Se encontraron diferencias significativas a los 45 días del desarrollo ($H(2)=95.2$, $p<0.0001$); Mduw obtuvo el valor de rango más alto pero muy similares a Mkar, por tanto no se encontraron diferencias entre estas dos especies, pero sí con el resto, aunque Mher obtuvo el rango más bajo no tuvo diferencias significativas con la mayoría de las especies (Anexo Tabla 7, LTRL, 45). A los 73 días del desarrollo se encontraron diferencias significativas ($H(2)=104$, $p<0.0001$); Mkar obtuvo el valor de rango más grande, y por tanto tiene diferencias significativas con todas las especies excepto Mcoa. Mher y M cru obtienen el valor de rango más bajo, pero no tienen diferencias significativas con M car y M las (Anexo Tabla 7, LTRL, 73). A los 101 días del desarrollo se encontraron diferencias significativas ($H(2)=115.4$, $p<0.0001$); Mkar obtuvo el valor de rango más alto y diferencias significativas con todas las especies, mientras que Mher obtuvo los valores más bajos, sin embargo no tuvo diferencias significativas con M cru y M las (Anexo Tabla 7, LTRL, 101). A los 129 días del desarrollo se encontraron diferencias significativas ($H(2)=114.7$, $p<0.0001$); Mkar tuvo el valor de rango más grande y diferencias significativas con el resto de las especies, mientras que Mher sigue teniendo el valor de rango más bajo, sin embargo no tiene diferencias significativas con M cru y M las (Anexo Tabla 7, LTRL, 129).

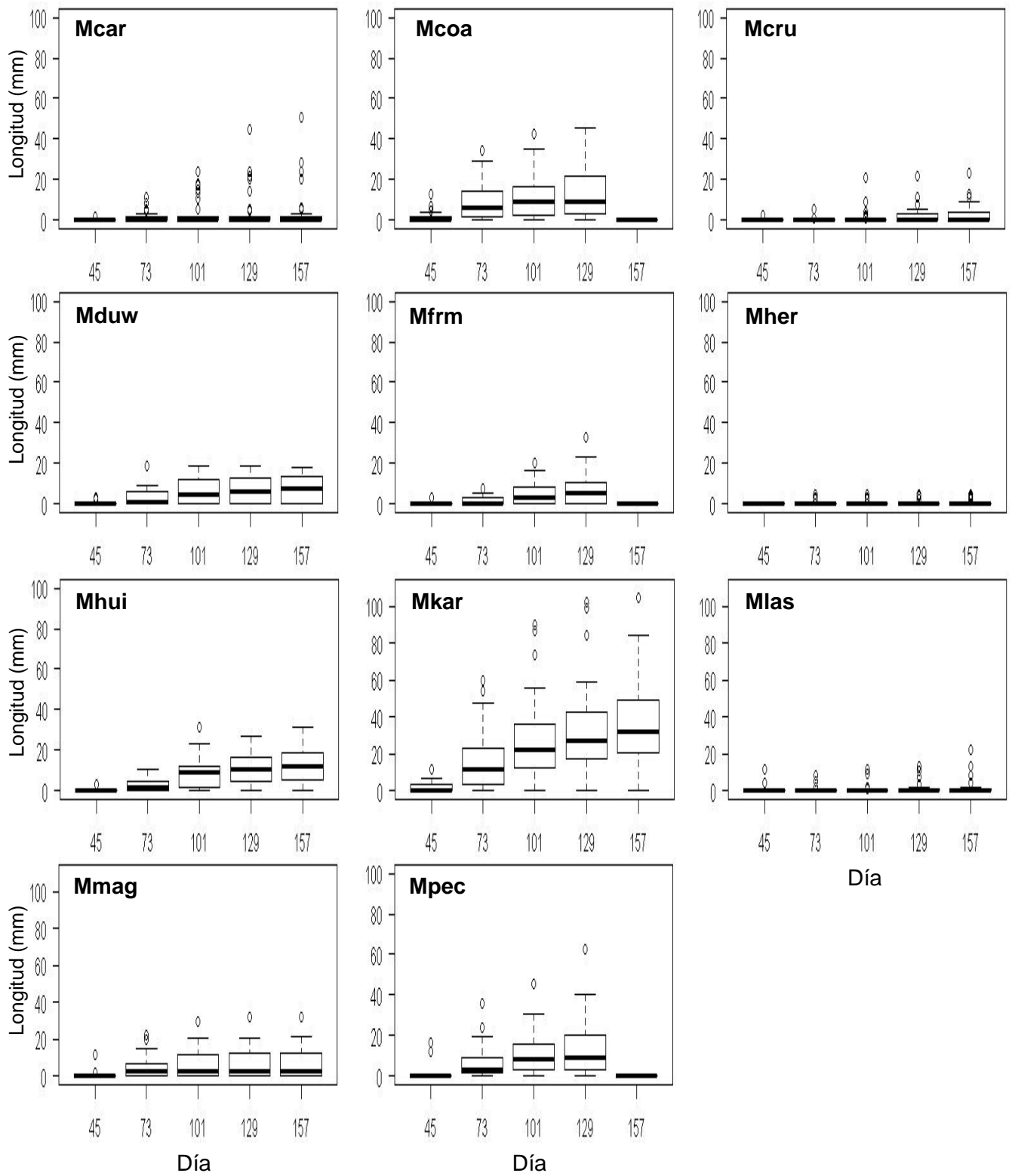


Figura 6. Desarrollo de la Longitud total de las raíces laterales (LTRL) de las 11 especies de *Mammillaria* del estudio.

Otro carácter que describe los patrones de ramificación de la raíz principal es el nRTL. En la Figura 7 observamos el desarrollo de nRTL de las 11 especies. Este carácter tiende a incrementar en las primeras etapas, sin embargo tiende a dejar de crecer en las últimas etapas. Se observó que hay una gran variación entre los individuos de la misma especie, sin embargo esta variación es a su vez, variable entre las especies. A los 45 días del desarrollo se encontraron diferencias significativas ($H(2)=37.6$, $p<0.0001$); Mkar tuvo el valor de rango más grande y tuvo diferencias significativas con todas las especies, excepto con Mcoa y aunque Mher obtuvo el valor de rango más bajo, solo obtuvo diferencias significativas con Mkar y Mcoa (Anexo Tabla 8, nRTL, 45). A los 73 días del desarrollo se encontraron diferencias significativas entre las especies ($H(2)=96.2$, $p<0.0001$); Mkar obtuvo el valor de rango más altos, sin embargo no mostro diferencias con Mcoa y Mpec, y aunque Mher obtuvo el valor de rango más bajo, no tuvo diferencias con Mecu, Mcar y Mlas (Anexo Tabla 8, nRTL, 73). A los 101 días del desarrollo se encontraron diferencias significativas entre las especies ($H(2)=110.2$, $p<0.0001$); Mkar tiene el valor de rango más grande, tiene diferencias significativas con todas las especies excepto con Mcoa, aunque Mher tiene el valor de rango más bajo, no tiene diferencias significativas con Mecu y Mlas (Anexo Tabla 8, nRTL, 101). A los 129 días del desarrollo se encontraron diferencias significativas entre las especies ($H(2)=108.5$, $p<0.0001$); en esta etapa del desarrollo, Mkar obtuvo el valor de rango más alto, sin embargo no mostro diferencias significativas con Mhui y Mcoa, aunque Mher obtuvo el valor de rango más bajo, no mostro diferencias significativas con Mlas y Mecu (Anexo, Tabla 8, nRTL, 129).

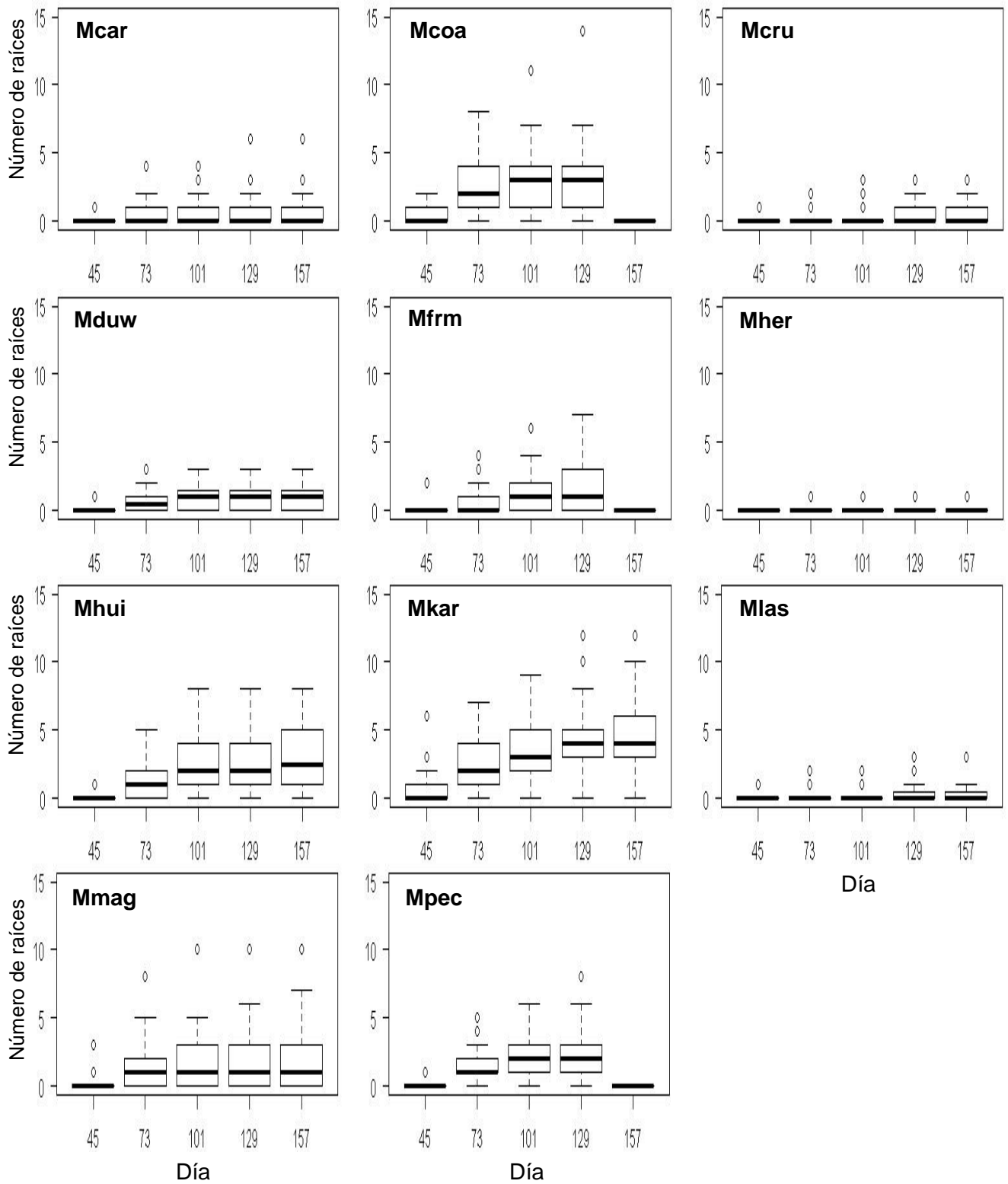


Figura 7. Desarrollo del Número total de raíces laterales (nTRL) de las 11 especies de *Mammillaria* del estudio.

Un componente de la ramificación es la LRB. En la Figura 8 se observa el desarrollo de LRB de las 11 especies. Este carácter aparentemente no detiene su crecimiento en las últimas etapas de la mayoría de las especies. No se mostró una gran variación entre los individuos de la misma especie para este carácter, excepto Mkar el cual incrementa a lo largo del desarrollo. A los 45 días del desarrollo se encontró diferencias significativas entre las especies ($H(2)=p<0.0001$); Mkar tiene el valor de rango más alto, sin embargo no tiene diferencias significativas con Mduw. Aunque Mher tiene el valor de rango más bajo, no tiene diferencias significativas con la mayoría de las especies (Anexo Tabla 7, LRB, 45). A los 73 días del desarrollo se encontraron diferencias significativas entre las especies ($H(2)=125.1$, $p<0.0001$); Mkar obtuvo el valor de rango más grandes, pero no tiene diferencias con Mduw, aunque Mcru obtiene el valor de rango más bajo, no tiene diferencias significativas con Mcoa y Mhui (Anexo Tabla 7, LRB, 73). A los 101 días del desarrollo se encontraron diferencias significativas entre las especies ($H(2)=136.3$, $p<0.0001$); Mkar tiene el valor de rango más alto, y muestra diferencias con todas las especies excepto con Mduw. Aunque Mcoa tiene el valor más bajo, no se encuentran diferencias con Mcru, Mfrm, Mher y Mhui (Anexo Tabla 7, LRB, 101). A los 129 días del desarrollo se encontraron diferencias significativas entre las especies ($H(2)=140.1$, $p<0.0001$); Mkar y Mduw siguen manteniendo los valores de rango más altos y diferencias significativas con el resto de las especies, aunque Mcoa tiene el valor de rango más bajo, no tiene diferencias con Mhui, Mcru y Mher (Anexo Tabla 7, LRB, 129).

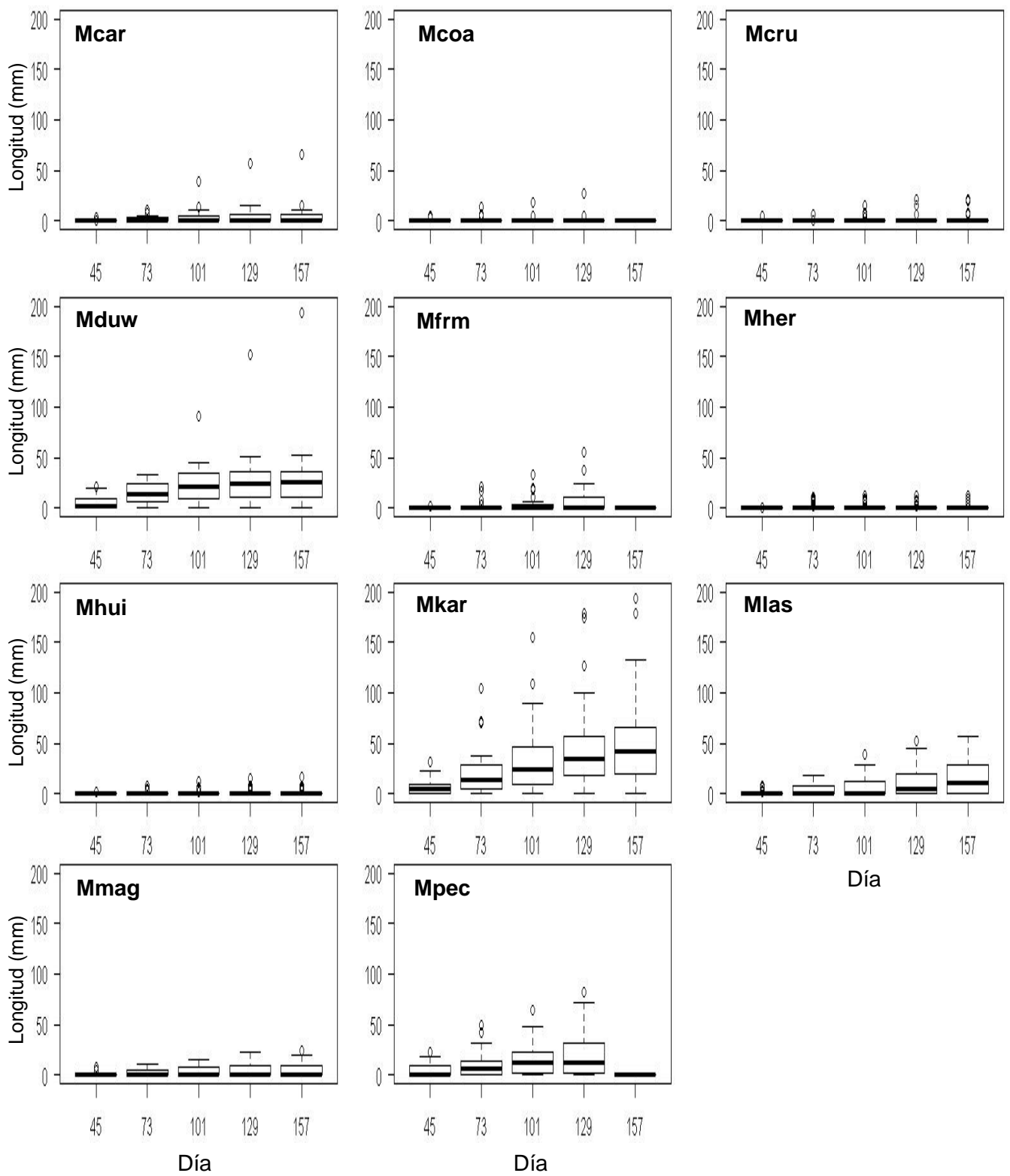


Figura 8. Desarrollo de la longitud de raíces basales (LRB) de las 11 especies de *Mammillaria* del estudio.

Otro componente de la ramificación es el nRB. En la Figura 9 observamos el desarrollo del nRB de las 11 especies. Podemos notar que el nRB incrementa rápido en las primeras tres etapas y luego se detiene en las últimas dos (129 y 157 d). También podemos ver que la variación entre los individuos de la misma especie va aumentando a lo largo del desarrollo. A los 45 días del desarrollo se encontraron diferencias significativas entre las especies ($H(2)=95.2$, $p<0.0001$); Mduw obtuvo el valor de rango más alto, aunque no tuvo diferencias significativas con Mkar; a su vez Mhui obtuvo el valor de rango más bajo, pero no tuvo diferencias con la mayoría de las especies (Anexo Tabla 9, nRB, 45). A los 73 días del desarrollo se encontraron diferencias significativas entre las especies ($H(2)=106.2$, $p<0.0001$); Mkar obtuvo el valor de rango más alto, sin embargo no tiene diferencias significativas con Mpec y Mduw. Entre Mhui, Mcoa y Mcur obtuvieron el rango más bajo y no tuvieron diferencias significativas con Mfrm y Mher (Anexo, Tabla 9, nRB, 73). A los 101 días del desarrollo se encontraron diferencias significativas entre las especies ($H(2)=117.7$, $p<0.0001$); Mkar obtuvo el valor de rango más grande, sin embargo no mostro diferencias significativas con Mpec y Mduw, y aunque Mcoa tiene el valor de rango más bajo, no tiene diferencias significativas con Mcur y Mhui (Anexo Tabla 9, nRB, 101). A los 129 días del desarrollo se encontraron diferencias entre las especies ($H(2)=122.4$, $p<0.0001$); Mkar obtuvo el valor de rango más grande, aunque no mostro diferencias significativas con Mduw. Aunque Mcoa tiene el valor de rango más bajo, no tiene diferencias significativas con Mcur, Mher y Mhui (Anexo Tabla 9, nRB, 129).

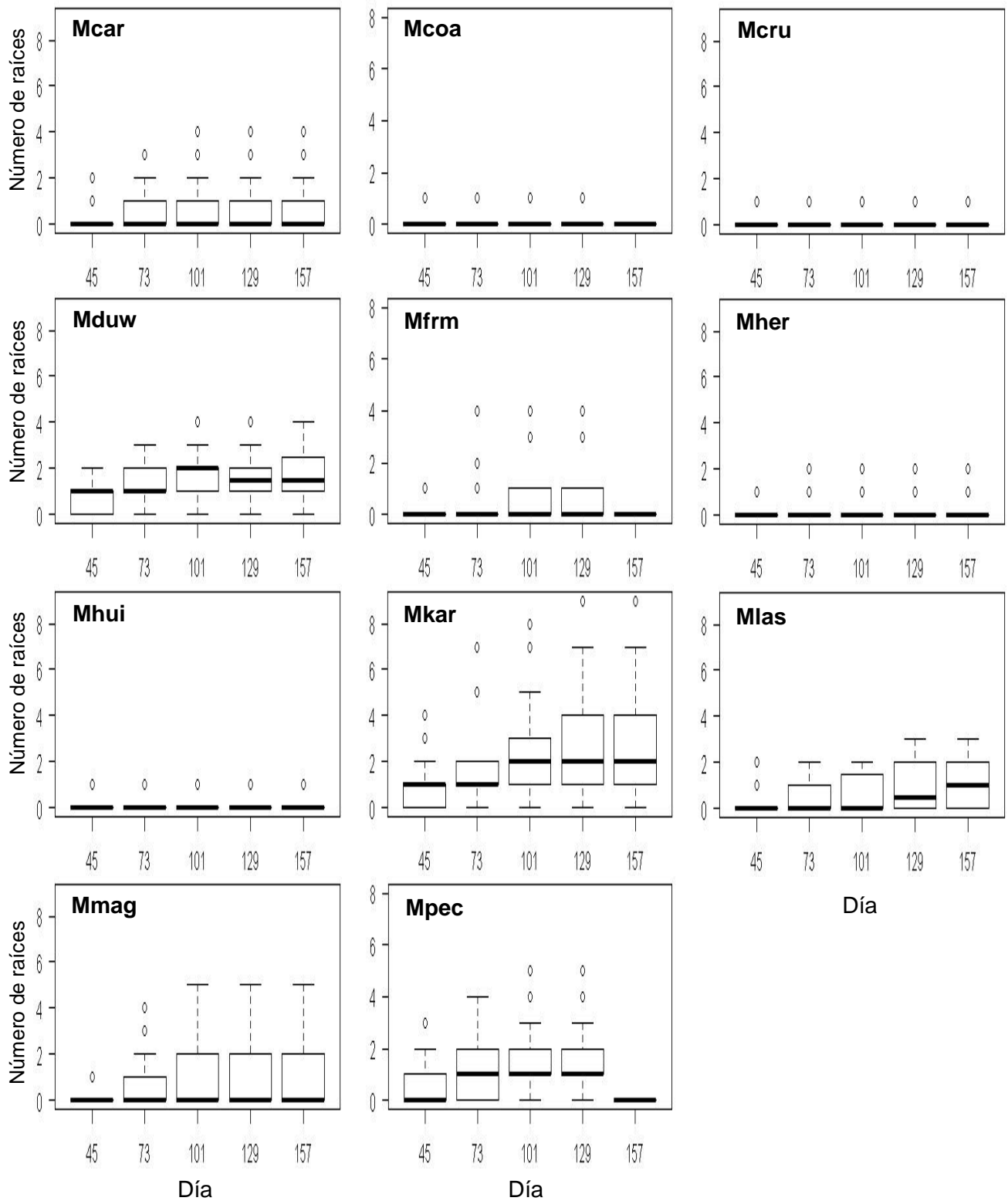


Figura 9. Desarrollo del número de raíces basales (nRB) de las 11 especies de *Mammillaria* del estudio.

Uno componente del sistema de raíces de las plantas que no proviene de la raíz primaria (o de la raíz principal en *Mammillaria*), si no a partir de otros tejidos, son las RA. En la Figura 10 se muestra el desarrollo de la LRA de las 11 especies de *Mammillaria*. Al evaluar el desarrollo de la LRA, nos damos cuenta de que muy pocas especies desarrollan RA. A los 45 días del desarrollo no se encuentran diferencias significativas entre las especies ($H(2)=13.5$, $p=0.1$) (Anexo Tabla 8, LRA, 45). A partir del día 73 del desarrollo comenzamos a tener diferencias significativas entre las especies ($H(2)=27.8$, $p=0.01$); Mher obtuvo el valor de rango más grande, sin embargo no tiene diferencias significativas con Mmcr y Mmag. Aunque Mfrm y Mlas obtuvieron el valor de rango más bajo, no tienen diferencias significativas con la mayoría de las especies (Anexo, Tabla 8, LRA, 73). A los 101 días del desarrollo se encontraron diferencias significativas entre las especies ($H(2)=22.2$, $p=0.01$); Mher tiene el valor de rango más alto, sin embargo no tiene diferencias significativas con Mduw, Mmag, Mmcr y Mpec. Aunque Mlas obtuvo el valor de rango más bajo, no presenta diferencias significativas con la mayoría de las especies (Anexo Tabla 8, LRA, 101). A los 129 días del desarrollo se encontraron diferencias entre las especies ($H(2)=22.9$, $p=0.01$); Mher sigue siendo la especie que tiene el valor de rango más alto, y no tiene diferencias significativas con Mmcr, Mduw, Mmag y Mpec. Mlas obtuvo el valor de rango más bajo, sin embargo no tiene diferencias significativas con Mkar, Mfrm, Mcoa y Mcar (Anexo Tabla 8, LRA, 129).

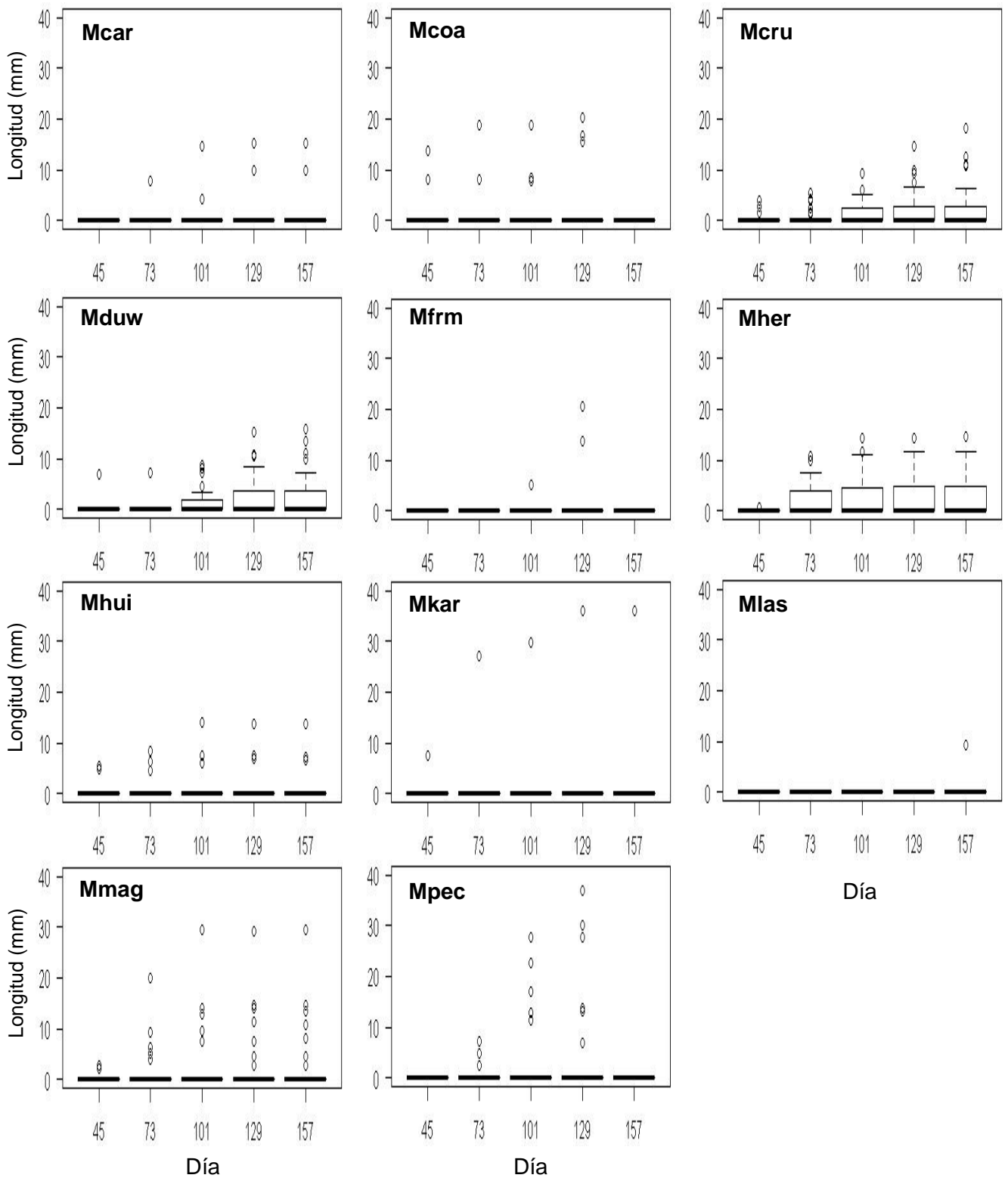


Figura 10. Desarrollo de la longitud de raíces adventicias (LRA) de las 11 especies de *Mammillaria* del estudio.

La LRA es un reflejo de la emergencia de RA, por lo cual el nRA que es otro componente del sistema de raíces de las plantas que no proviene de la raíz primaria sino a partir de otros tejidos, y puede ser un parámetro interesante a evaluar. En la Figura 11 se muestra el desarrollo de la nRA de las 11 especies de *Mammillaria*. De manera similar a la LRA, nos damos cuenta de que hay números bajos del nRA en las especies. A los 45 días del desarrollo no se encuentran diferencias significativas entre las especies ($H(2)=13.7$, $p=0.1$) (Anexo Tabla 9, nRA, 45). A partir del día 73 del desarrollo comenzamos a tener diferencias significativas entre las especies ($H(2)=29.2$, $p=0.001$); Mher obtuvo el valor de rango más grande, sin embargo no tiene diferencias significativas con M cru y M mag, y aunque M frm y M las obtuvieron el valor de rango más bajo, no tienen diferencias significativas con la mayoría de las especies (Anexo Tabla 9, nRA, 73). A los 101 días del desarrollo se encontraron diferencias significativas entre las especies ($H(2)=24.8$, $p=0.005$); Mher tiene el valor de rango más alto, sin embargo no tiene diferencias significativas con M duw, M mag y M pec. M las obtuvo el valor de rango más bajo, pero no presenta diferencias significativas con la mayoría de las especies (Anexo Tabla 9, nRA, 101). A los 129 días del desarrollo se encontraron diferencias entre las especies ($H(2)=26.3$, $p=0.003$); Mher sigue siendo la especie que tiene el valor de rango más alto, sin embargo no tiene diferencias significativas con M mag, M cru, M pec y M duw. Aunque M las obtuvo el valor de rango más bajo, no tiene diferencias significativas con M kar, M frm, M coa y M car (Anexo Tabla 9, nRA, 129).

En los gráficos LRA y nRA, las especies Mher, M cru y M duw solamente el 50% de sus individuos desarrollan RA. Además Mher fue uno de las especies que tuvo los valores de rango más bajos en la mayoría de las variables estudiadas excepto en la LRA y nRA, donde obtuvo los más altos. M kar obtuvo los valores de rango más altos en la mayoría de las variables, excepto en la LRA y nRA.

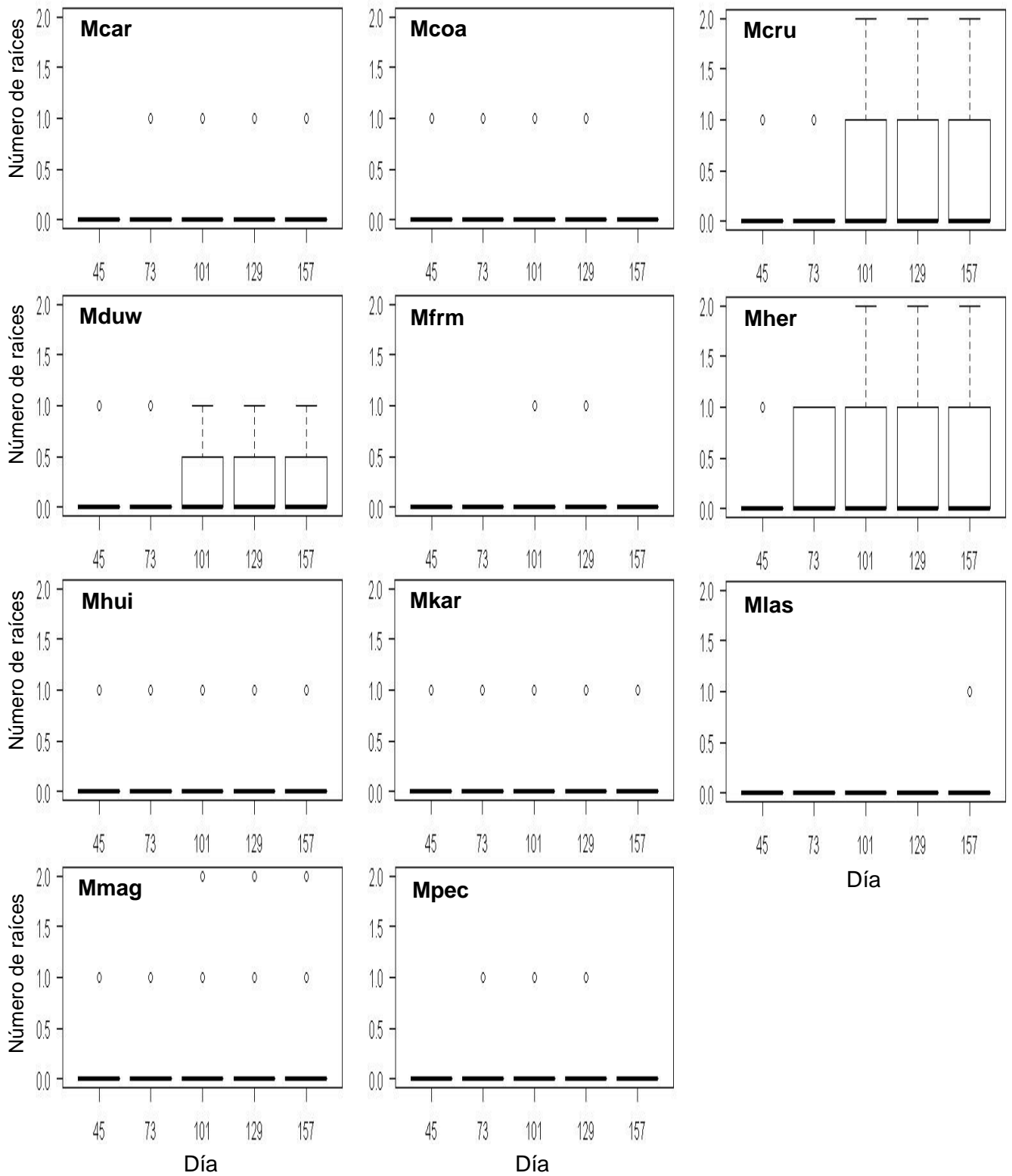


Figura 11. Desarrollo del número de raíces adventicias (nRA) de las 11 especies de *Mammillaria* del estudio.

Para explorar si las variables medidas están correlacionadas en el conjunto de todas las especies estudiadas, se obtuvieron coeficientes de correlación de Pearson para todas las combinaciones de variables pareadas. En la Figura 12 se puede observar una correlación positiva entre la LRB y LRT. Se podría decir que LRB son las raíces que aportan la mayoría de la LRT de la planta. Por tanto, el sistema de raíces de la mayoría de las especies de *Mammillaria* en el desarrollo temprano, se compone de raíces que se desarrollan no más allá de 1mm de longitud de la base del brote. Por lo general se puede observar una relación negativa entre las variables, por ejemplo en las RB y RL contra las RA; esto quiere decir que si las RB y RL aumentan, las RAs disminuyen, y viceversa. Ésto podría indicar, que las especies con mayor número de RA carecen de RL y RB. Esta observación puede ser corroborada en los gráficos de boxplot de Mher, ya que no presenta RB ni RL, pero si RA (Figuras 6, 7, 8, 9, 10, 11).

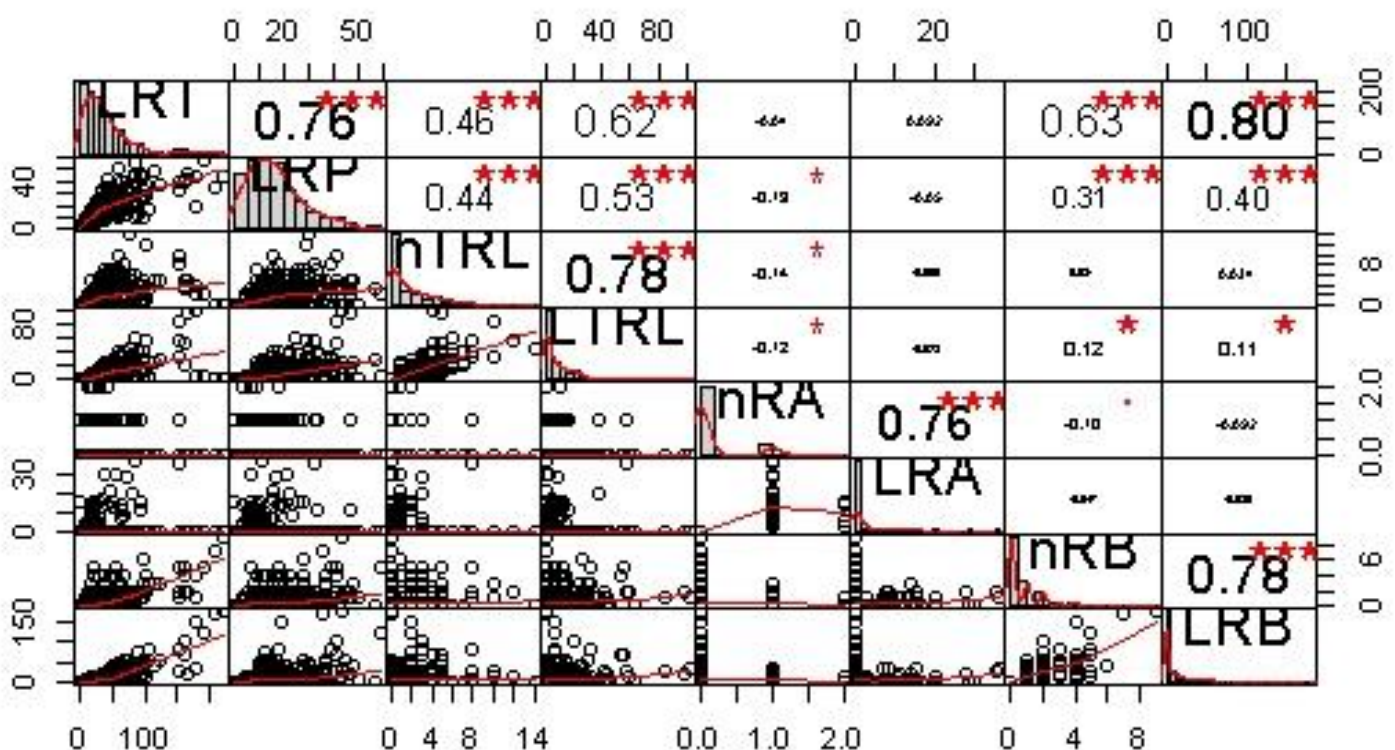


Figura 12. Correlaciones de Pearson. La distribución de cada variable se muestra en diagonal con su nombre. En la parte inferior de la diagonal se muestra los diagramas de dispersión bivariables con una línea ajustada. En la parte superior de la diagonal se muestra el valor de la correlación. Las estrellas rojas muestran el nivel de significancia. * 0.05, ** 0.001, ***0.0001.

En la Figura 13 se puede observar cómo se construyen las raíces. Por ejemplo, la raíz principal parece ser un segmento continuo (Figura 13 a), sin embargo al verlos en microscopio, podemos darnos cuenta de pequeños cambios de dirección (Figura 13 b y c). Observándolos con mayor detalle, podemos ver que estos cambios de dirección están dados por pequeñas protuberancias parecidas a espolones (Figura 13 c y g). Los espolones son el remanente de los meristemo apical agotados de la raíz, que por consecuencia detuvieron su crecimiento. Esto se sugiere porque se observan pelos radicales en las puntas de los espolones, lo cual es uno de los indicativos de que el meristemo se agotó (Figura 13 d). Por encima de este meristemo agotado, podemos darnos cuenta de que se desarrolló uno nuevo, y continuó el desarrollo de la raíz principal (Figura 13 c y h). Este patrón se observa a lo largo de la raíz principal, así como del resto de las raíces, es decir, las raíces están compuestas de varios segmentos de raíces simpodiales, las cuales ya han sido observadas en otros grupos de cactáceas, pero no en especies de *Mammillaria*.

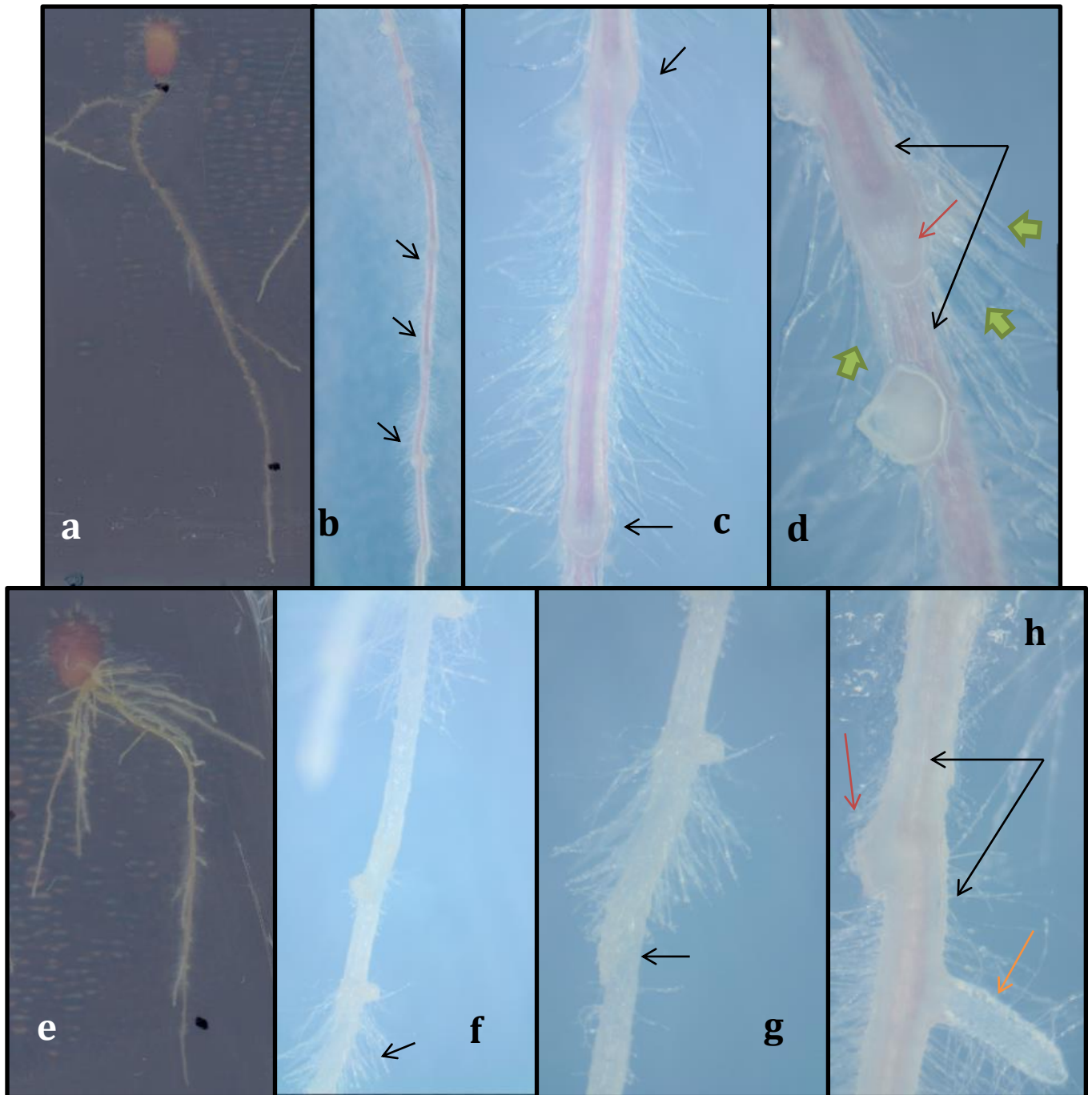


Figura 13. Desarrollo simpodial observado en las especies de *Mammillaria* del estudio. **a** y **e** Mhui y Mkar a los 157 días respectivamente; **b**, **c** y **d** corresponden a imágenes tomadas de la raíz de Mhui; **f**, **g** y **h** corresponden a imágenes tomadas en la raíz de Mkar; **b** y **f** el segmento asemeja un continuo, pero se notan pequeños cambios de dirección (flechas negras); **c** y **g** acercamiento donde podemos notar unos pequeños espolones que sobresalen de la raíz (flechas negras); **d** y **h** podemos observar el espolón con una zona que corresponde a un ápice diferenciado (flecha roja), y el cilindro vascular (flecha negra) que continúa su desarrollo con un meristemo nuevo; en la imagen **h** podemos ver la diferencia entre un espolón (flecha roja) y una raíz lateral (flecha naranja RL). Flechas verdes marcan pelos radicales.

8. Discusión

La raíz vegetal no solo es un órgano de soporte u obtención de nutrientes, sino también, un agente que provee a los suelos de constante enriquecimiento e interacciones ecológicas. Las raíces también tienen función de barrera selectora que discrimina organismos y sustancias que no benefician a la planta. Todo esto es el resultado de millones de años de evolución, durante los cuales, se aprecian características ventajosas seleccionadas. Por ello es de vital importancia estudiar la diversidad de las dinámicas de crecimiento de las raíces en las especies, para poder comprender su historia evolutiva y su adaptación a distintos ambientes. Para contribuir al conocimiento del papel de la raíz en el desarrollo temprano de cactáceas, en este trabajo se caracterizó el desarrollo de la morfología de la raíz en plántulas de especies de *Mammillaria* durante aproximadamente cinco meses de desarrollo, y se cuantificaron algunos de los caracteres que componen la morfoarquitectura de la raíz: la RP, RL, RB y RA. Es así como se pudo observar algunos patrones generalizados, y particularidades de algunas especies.

Se observó que la raíz principal en *Mammillaria* es un continuo de varios segmentos de raíces simpodiales. El desarrollo de este tipo de raíces se explica de la siguiente manera: el ápice de una raíz se desarrolla hasta detener su crecimiento. Esto se da porque el meristemo se agota y el ápice se determina, lo cual es visible por la aparición de pelos radicales en el ápice, como ha sido observado en otras cactáceas (Shiskova y Dubrovsky, 2005). Una vez que el meristemo apical se agota, comienza de manera subapical, el desarrollo de una nueva zona meristemática, y consecuentemente una nueva raíz, que se elonga por un periodo de tiempo. Este proceso se puede repetir varias veces, formando un eje principal de la raíz, a lo que en este trabajo se denominó raíz principal. Los vestigios de los meristemas agotados (ápices), pueden ser observados sobre la raíz principal como protuberancias con gran cantidad de pelos radicales. Esto se ha observado previamente en otras cactáceas (Boke, 1979; citado en Dubrovsky and Shishkova, 2013). A diferencia de Boke 1979, que observó agrupamientos de estas raíces a los que llama espolones y cuyo crecimiento se da en un corto periodo de tiempo y que por tanto son muy pequeños, en este trabajo se observó que este tipo de ramificación forma un eje principal, parecido a una raíz primaria, pero sin serlo.

A partir de ese eje principal (la raíz principal), se observa el desarrollo de raíces laterales, que a su vez, también se elongan a través de segmentos de raíces simpodiales. De

manera interesante, el desarrollo de la raíz principal de todas las especies de *Mammillaria* se detuvo en las etapas tardías del desarrollo (129 y 157 días), y en la especie que más se desarrolló (Mkar), no superó los seis cm de longitud (Figura 5). La longitud de la raíz principal en *Mammillaria* en placas Petri nos da una idea de qué tan profundas o largas pueden ser, ya que la raíz primaria en dicotiledóneas determina la profundidad a la que el sistema de raíces de la planta explora las capas verticales del suelo (Giehl y VonWirén, 2014). Por lo tanto, dado el crecimiento de la raíz principal, se puede intuir que las raíces de *Mammillaria* son poco profundas en condiciones naturales.

Por otra parte, el incremento en el desarrollo de raíces basales y laterales en cajas Petri en las especies de *Mammillaria*, lleva a pensar que el sistema de raíces se desarrollaría en las capas más superficiales del suelo, pero extendiéndose horizontalmente en condiciones naturales. Este tipo de patrones de crecimiento del sistema de la raíz coincide con lo reportado anteriormente en cactáceas. Por ejemplo, Nobel (1977) reportó que el sistema de raíces de *Ferocactus acanthodes* era superficial y en promedio tenía siete punto nueve cm de profundidad. Gulmon *et al.* (1979) reportaron que las raíces de *Capiapoa cinerea* son poco profundas y muy extendidas horizontalmente, pero no superaron los ocho cm de profundidad. Hunt y Nobel (1987) reportaron para *F. acanthodes* un promedio de 10 cm de profundidad. Niklas *et al.* (2002) reportaron que el sistema de raíces de *Pachycereus pringlei* es poco profundo pero extensivo horizontalmente. Estos autores, han propuesto que el sistema de raíces poco profundo, pero que se extiende horizontalmente en las capas más superficiales del suelo, podría ser una adaptación que le ayuda a la planta a obtener agua rápidamente en ambiente con escasa precipitación.

En la literatura, se menciona que especies con sistemas de raíces cortas, provienen de ambientes con baja precipitación, pero que no son exclusivas a las suculentas. Por ejemplo, en *Arabidopsis thaliana*, las accesiones que mostraron un sistema de raíces corto provenían de lugares con poca precipitación (Aceves- García *et al.*, 2016). Esto nos llevaría a pensar que las especies de *Mammillaria* con el sistema radical más corto (Mher, Mcru, Mmag y Mcar), podrían haberse desarrollado en lugares con una menor cantidad de lluvias, que aquellas especies con sistemas de raíces más grande. Sin embargo, la baja precipitación podría no ser la única razón de las raíces poco profundas, ya que algunos autores han encontrado que cultivares con raíces muy extensas en las capas más superficiales del suelo, podrían estar relacionadas con la eficiencia en el uso de fósforo. Por ejemplo, Lynch y Beem (1993) encontraron que genotipos de frijol con abundantes raíces laterales, están mejor adaptados para explorar las capas superficiales del suelo.

Otros estudios como los de Ao *et al.* (2010) han encontrado que genotipos con mayor presencia de raíces en las capas superficiales del suelo, podrían ayudar a la adquisición más eficiente de fósforo. Esto llevaría a pensar que las especies de *Mammillaria* del estudio, no solo se desarrollan en suelos con esporádico suministro de agua, sino que también se desarrollan en suelos con una baja disponibilidad de fósforo. Sabemos que el fósforo es uno de los nutrientes más importantes para el crecimiento de las plantas, jugando un rol muy importante en muchos procesos metabólicos. Sin embargo, el fósforo se encuentra en muy bajas cantidades en comparación a otros nutrientes en la mayoría de los suelos del mundo (citado en Raghothama, 1999), y tiene una baja movilidad en el suelo, habiendo una mayor cantidad disponible en las capas superficiales (citado Lynch y Brown, 2001). No sería de extrañarse, que especies con sistemas de raíces superficiales estén adaptadas para mejorar la búsqueda y absorción de fósforo.

En los resultados del análisis filogenético de especies del género *Mammillaria* de Butterworth y Wallace (2004), se observa que Mkar y Mcar son especies muy cercanamente relacionadas. Esto puede ser constatado por los estudios llevados a cabo por Aquino (2014), donde sus análisis filogenéticos y morfológicos indican que estas especies son hermanas. Al estudiar la raíz, se observó que el sistema de raíces de estas especies es diferente casi en todas las variables estudiadas, ya que Mcar presenta una longitud y número de raíces mucho menor, con respecto a Mkar, que presenta los valores más altos de longitud de todas las especies. Al parecer no hay una relación en los caracteres de la raíz y la cercanía evolutiva entre las especies. Por tanto, podríamos pensar que los caracteres de la raíz que son similares entre las especies se dan por convergencia evolutiva como producto de las interacciones del ambiente que se desarrollan. Al mirar la raíz de Mcoa y Mduw se puede observar un crecimiento secundario o engrosamiento, sin embargo son especies cuya distribución es limitada y lejana entre sí. Este engrosamiento de la raíz comienza a ser muy evidente a los 101 días del desarrollo en estas especies. Este engrosamiento ha sido estudiado con anterioridad en cactáceas por Stone-Palmquist y Mauseth (2002) refiriéndose a él como una estructura de almacenamiento. Ellos observaron que las especies que presentan este engrosamiento es por la dilatación del metaxilema y xilema secundario debido a la proliferación de parénquima. Otro resultado interesante es la variación que presenta la madera entre las especies. Ellos concluyen que el engrosamiento de la raíz se ha originado varias veces en distintos linajes de la familia cactácea.

En los gráficos de boxplot de raíces adventicias de Mher, Mcru y Mduw (Figura 10 y 11), se observa que el cuartil uno y cuartil dos de la caja de boxplot de estas especies se

encuentra en cero, esto quiere decir que el 50 % de los individuos no genero raíces adventicias. Por lo que existe la posibilidad de que algunos individuos dentro de la población puedan aumentar o reducir su aptitud ante un entorno cambiante, como lo son los ambientes áridos donde se desarrollan las cactáceas, desarrollando RA o no. Ésto se conoce como efecto “bet-hedging” o cobertura por apuesta, y ha sido ampliamente estudiado en una gran variedad de organismos. Por ejemplo, en 12 especies de plantas anuales de invierno del desierto de Sonora, la germinación tardía ayuda a incrementar la aptitud de toda la especie en condiciones de ambientes impredecibles (Gremer y Venable 2014). Otro ejemplo en *Calligonum mongolicum* (Polygonaceae), una especie de arbusto que crece en las dunas de un desierto al norte de China presenta una variación en la temporada de germinación, distribuyendo el riesgo entre las semillas para asegurar el establecimiento en suelos donde las condiciones son subóptimas y variables (Fan *et al.* 2018). El desarrollo heterogéneo de raíces adventicias podría generar algún tipo de aptitud de tipo “bet-hedging” a algún ambiente, el cual es altamente impredecible en zonas áridas en las especies de *Mammillaria* y caracteres morfoarquitectónicos que presentan este fenómeno,

9. Conclusiones

Se logró analizar de una manera no destructiva y observar de manera sencilla el sistema de la raíz de varias especies del género *Mammillaria*. Se realizó una de las primeras descripciones del sistema de raíces de 11 plántulas de especies de *Mammillaria* logrando cuantificar variables importantes de la morfoarquitectura que nos ayudan a entender las adaptaciones de estas especies a diferentes ambientes.

A pesar de ser cercanamente relacionadas, se encontró variación en las dinámicas de crecimiento entre las especies de *Mammillaria* del estudio. Algunas especies de *Mammillaria* presentan mayor longitud y número de raíces adventicias, mientras que otras no las presentan, desarrollando mayor longitud y número de raíces basales o laterales. Se observó que dentro de los individuos de una misma especie se desarrollan algunos tipos de raíces y en otros no, discutiendo este fenómeno como una estrategia de tipo "bet-hedging". Los resultados no arrojaron una relación clara entre el sistema de raíces de las plántulas de *Mammillaria* y su cercanía filogenética, lo que sugiere que la diversidad de formas y dinámicas de crecimiento del sistema de raíces es producto de las presiones selectivas del ambiente donde se desarrolla cada especie. Se observó que los individuos de una misma especie presentan una gran variación en la longitud y número de raíces. Esta variación es a su vez variable entre especies. Se puede intuir que la variación genética o la diversidad genética en la raíz son más ricas en ciertas especies que en otras.

Comparando el sistema de raíces de otros grupos de plantas, nos damos cuenta de que las características encontradas en el sistema de la raíz de plántulas de *Mammillaria*, presentan adaptaciones relacionadas con los ambientes áridos donde desarrollan todo su ciclo de vida como: la baja disponibilidad de agua y nutrientes.

Se observó el desarrollo simpodial en todas las raíces de todas las especies de *Mammillaria* del estudio, una característica que ha sido poco descrita en cactáceas.

10. Literatura citada

1. Aceves- García, P., Álvarez- Buylla, E., Garay- Arroyo, A., García- Ponce, B., Muñoz, R. y Sánchez, M. (2016). Root architecture diversity and meristem dynamics in different populations of *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Plant Science*, 7,858.
2. Alonso- Blanco, C., Aarts, M., Bentsink, L., Keurentjes, J., Reymond, M., Vreugdenhil, D. y Koorneef, M. (2009). What has natural variation taught us about plant development, physiology, and adaptation?. *The Plant Cell*, 21, 1877- 1896.
3. Aquino, D. (2014). *Delimitación de las especies de Mammillaria, serie Polyedrae (Cactaceae)* (Tesis de maestría). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
4. Ao, J., Fu, J., Tian, J., Yan, X. y Liao, H. (2010). Genetic variability for root morph- architecture traits and root growth dynamics as related to phosphorus efficiency in soybean. *Functional Plant Biology*, 37, 304-312.
5. Arakaki, M., Pascal- Antoine, C., Nyffeler, R., Lendel, A., Eggli, U., Matthew, R., Springgs, E., Moore, M. y Edwards, E. (2011). Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(20),8379- 8384.
6. Banda, J., Bellande, K., von Wangenheim, D., Goh, T., Guyomarc'h, S., Laplaze, L. y Bennett, M. (2019). Lateral root formation in *Arabidopsis*: a well_ ordered LRexit. *Trends in plant Science*.
7. Bani, M., Pérez- De- Luque, A., Rubiales, D. y Risपालi, N. (2018). Physical and chemical barriers in root tissues contribute to quantitative resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisii* in Pea. *Frontiers in Plant Science*. 9,199.
8. Baum, S., Dubrovsky, J. y Rost, T. (2002). Apical organization and maturation of the cortex and vascular cylinder in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) Roots. *American Journal of Botany*, 89(6), 908-920
9. Bellini, C., Pacurar, D. y Perrone, I. (2014). Adventitious roots and lateral roots: similarities and differences. *Annual Review Plant Biology*, 65, 639- 666.

10. Boke, H. (1979). Root glochids and root spurs of *Opuntia arenaria*. *American Journal of Botany*, 66(9), 1085- 1092.
11. Bonser, A., Lynch, J. y Snapp, S. (1996). Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris*, *New Phytologist*, 132, 281- 288.
12. Bravo, H. y Sánchez- Mejorada, H. (1991). *Las Cactáceas de México, Volumen III*. México: UNAM.
13. Butterworth, C. y Wallace, R. (2004). Phylogenetic studies of *Mammillaria* (Cactaceae)- insights from chloroplast sequence variation and hypothesis testing using the parametric bootstrap. *American Journal of Botany*, 91(7), 1086- 1098.
14. Cenizo, V., Mazzola, M., Corró, M. y Kin, A. (2013). Características morfológicas y anatómicas de las plántulas de *Trichocereus candicans* (Cactácea). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 48(3-4), 443- 451.
15. De Pessemiere, J., Chardon, F., Juraniec, M., Delaplace, P. y Hermans, C. (2013). Natural variation of the root morphological response to nitrate supply in *Arabidopsis thaliana*. *Mechanisms of Development*, 130(1), 45- 53.
16. Dolan, L. (1996). Pattern in the root epidermis: an interplay of diffusible signals and cellular geometry. *Annals of Botany*, 77, 547- 553.
17. Drennan, P. y Nobel, P. (1998). Root growth dependence on soil temperature for *Opuntia ficus- indica*: influences of air temperatura and a doubled CO₂ concentration. *Functional Ecology*, 12(6), 959- 964.
18. Dubrovsky, J. (1997) a. Determinate primary root growth in *Stenocereus gummosus* (Cactaceae), its organization and role in lateral root development. In: Altman A, Weisel Y (eds) *Biology of root formation and development*. Plenum, New York, in press.
19. Dubrovsky, J. (1997) b. Determinate primary_ root growth in seedlings of Sonoran Desert Cactaceae; its organization, celular basis, and ecological significance. *Planta*, 103, 85- 92.
20. Dubrovsky, J., Contreras- Burciaga, L. e Ivanov, V. (1998). Cell cycle duration in the root meristem of Sonora desert Cactaceae as estimated by cell- flow and rate- of- cell- production methods. *Annals of Botany*, 81, 619- 624.

21. Dubrovsky, J., Doerner, P., Colón- Carmona, A. y Rost, T. (2000). Pericycle cell proliferation and lateral root initiation in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 124, 1648-1657.
22. Dubrovsky, J. y Forde, B. (2012). Quantitative analysis of lateral root development: pitfalls and how to avoid them. *The Plant Cell*, 24, 4-14.
23. Dubrovsky, J. y Shishkova, E. (2013). Developmental adaptations in roots of desert plants with special emphasis on Cacti. En A. Eshel y T. Beeckman (Eds.). *Plant roots the hidden half* (pp. 28-1-28-17). Boca Ratón, Florida, USA: CRC Press.
24. Emamverdian, A., Ding, Y., Mokhberdorran, F. y Xie, Y. (2015). Heavy metal stress and some mechanism of plant defense response. *The Scientific World Journal*, 2015
25. Enstone, D., Peterson, C. y Ma, F. (2003). Root endodermis and exodermis: structure, function, and responses to the environment. *Journal of Plant Growth Regulation*, 21, 335- 351.
26. Fan, B., Zhou, Y., Ma, Q., Yu, Q., Zhao, C. y Sun, K. (2018). The bet- hedging strategies for seedling emergence of *Calligonum mongolicum* to adapt to the extreme desert environments in northwestern China. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1167.
27. Fitter, A. y Stickland, T. (1991). Architectural analysis of plant root systems 2. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New Phytol*, 118, 383- 389.
28. Flores, A. y Manzanero, G. (2010). El género *Mammillaria* en Oaxaca: relación entre filogenia y distribución geográfica. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 55(4), 100- 111.
29. Freeman, T. (1969). The developmental anatomy of *Opuntia basilaris*. I. Embryo, root, and transition zone. *American Journal of Botany*, 56(9), 1067- 1074.
30. García, J., Scremin- Dias, E. y Soffiatti, P. (2012). Stem and root anatomy of two species of *Echinopsis* (Trichocereae: Cactaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 1036- 1044.

31. Giehl, R. y Von Wirén, N. (2014). Root nutrient foraging. *Plant Physiology*, 166, 509- 517.
32. Gremer, J., y Venable, L. (2014). Bet hedging in desert winter annual plants: optimal germination strategies in a variable environment. *Ecology Letters*, 17, 380- 387.
33. Gulmon, S., Rundel, P., Ehleringer J. y Mooney, H. (1979). Spatial relations and competition in a chilean desert cactus. *Oecología*, 44, 40- 43.
34. Guzmán, U., Arias, S. y Dávila, P. (2003). *Catálogo de Cactáceas mexicanas*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de Biodiversidad.
35. Hernández, H. y Gómez- Hinostrosa, C. (2015). *Mapping the cacti of Mexico part II: Mammillaria*. England: dh books.
36. Hodge, A. (2004). The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 162, 9- 24.
37. Hodge, A. (2006). Plastic plants and patchy soils. *Journal of Experimental Botany*, 57(2), 401- 411.
38. Hodge, A., Berta, G., Doussan, C., Merchan, F. y Crespi, M. (2009). Plant root growth, architecture and function. *Plant Soil*, 321, 153-187.
39. Hunt, D. (2006). *The new cactus lexicon*. Milbourne Port, England: dh books.
40. Hunt, E. y Nobel, P. (1987). A two-dimensional model for water uptake by desert succulents: implications of root distribution. *Annals of Botany*, 59, 559- 569.
41. Hurd, E. (1968). Growth of roots of seven varieties of spring wheat at high and low moisture levels. *Agronomy Journal*, 60, 201- 205.
42. Jordan, P y Nobel, P. (1981). Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology*, 62(4), 901- 906.
43. Jung, J. y McCouch, S. (2013). Getting to the roots of it: genetic and hormonal control of root architecture. *Frontiers in Plant Science*, 4, 1- 32.

44. Kochian, L. (2016). Root architecture. *Journal of integrative Plant Biology*, 58(3), 190- 192.
45. Loza- Cornejo, S. y Terrazas, T. (2011). Morfo-anatomía de plántulas en especies de Pachycereae: ¿hasta cuándo son plántulas?. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 88, 1-13.
46. Loza- Cornejo, S., Aparicio- Fernández, X., Patarfalvi, J. y Rosas- Saito, G. (2017). Caracteres anatómicos y fitoquímicos del tallo y raíz de *Mammillaria uncinata* (Cactaceae). *Acta Botánica Mexicana*, 120, 21- 38.
47. Loza- Cornejo, S., Terrazas, T., López- Mata, L. y Trejo, C. (2003). Características morfo-anatómicas y metabolismo fotosintético en plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae): su significado adaptativo. *Interciencia*, 28(2), 83- 89.
48. Lux, A., Luxová, M., Abe, J. y Morita, S. (2004). Root cortex: structural and functional variability and responses to environmental stress. *Root Research*, 13(3), 117- 131.
49. Lux, A., Mikus, M., Hanackova, Z. y Kristin, J. (1994). Radicle of *Echinocactus platyacanthus* (Cactácea). *Plant and Soil*, 167, 17- 21.
50. Lynch, J. y Beem, J. (1993). Growth and architecture of seedling roots of common bean genotypes. *Crop Science*, 33, 1253- 1257.
51. Lynch, J. y Brown, K. 2001. Topsoil foraging- an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. *Plant and Soil*, 237, 225- 237.
52. Malamy, J. (2005). Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant, Cell and Environment*, 28, 67- 77.
53. Manschadi, A., Hammer, G., Christopher, J. y deVoil, P. (2008). Genotypic variation in seedling root architectural traits and implications for drought adaptation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Soil*, 303, 115- 129.
54. Mauseth, J. y Stone- Palmquist, M. (2001). Root wood differs strongly from shoot wood within individual plants of many Cactácea. *International Journal of Plant Sciences*, 162(4), 767- 776.
55. McPhee, K. (2005). Variation for seedling root architecture in the core collection of Pea germoplasm. *Crop Science*, 45, 1758- 1763.

56. Mendez, M., Dorantes, A., Dzib, G., Argáez, J., y Duran, R. (2006). Germinación y establecimiento de plántulas de *Pterocereus gaumeri*, una cactácea columnar, rara y endémica de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 79: 33- 41.
57. Miguel, M., Widrig, A., Vieira, R., Brown, K. y Lynch, J. (2013). Basal root whorl number: a modulator of phosphorus acquisition in common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Annals of Botany*, 112, 973- 982.
58. Mitchel- Olds, T., Willis, J. y Goldstein, D. (2007). Which evolutionary processes influence natural genetic variation for phenotypic traits?. *Nature Reviews*, 8, 845- 856.
59. Niklas, K., Molina- Frenan, F., Tinoco- Ojanguren, C. y Paolillo, D. (2002). The biomechanics of *Pachycereus pringlei* root systems. *American Journal of Botany*, 89(1), 12-21.
60. Nobel, P. (1977). Water relations and photosynthesis of a barrel cactus, *Ferocactus acanthodes*, in the Colorado desert. *Oecologia*, 27(2), 117- 133
61. O' Brien, L. (1979). Genetic variability of root growth in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Australian Journal of Agricultural Research*, 30, 587- 595.
62. Odair, J., Almeida, A., Paoli, A., Souza, J. y Cota- Sánchez, J. (2013). Seedling morphology and development in the epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. (Cactaceae: Hylocereeae). *Journal of the Torrey Botanical Society*, 140(2), 196- 214.
63. Pilbeam. (1999). *Mammillaria the cactus file handboock 6*. Southampton, England: Cirio Publishing Services.
64. Pigliucci, M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(9), 481- 486.
65. Puente, M., Li, C. y Bashan, Y. (2009). Rock- degrading endophytic bacteria in cacti. *Environmental and Experimental Botany*, 66, 389- 401.
66. Raghothama, K. (1999). Phosphate acquisition. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 50(1), 665- 693.

67. Ristova, D. y Busch, W. (2014). Natural variation of root traits: from development to nutrient uptake. *Plant Physiology*, 166, 518-527.
68. Rosas, U., Cibrian- Jaramillo, A., Ristova, D., Banta, J., Gifford, M., Fan, A., Zhou, U., Kim, G., Krouk, G., Birnbaum, K., Purugganan, M. y Coruzzi, G. (2013). Integration of responses within and across *Arabidopsis* natural accessions uncovers loci controlling root systems architecture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(37), 15133- 15138.
69. Rost, T. (2011). The organization of roots of dicotyledonous plants and the positions of control points. *Annals of Botany*, 107, 1213- 1222.
70. Ruedas, M., Valverde, T. y Castillo, S. (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.
71. Salungyu, J., Kengkanna, J., Lavoy, W. y Saengwilai, P. (2018). Exploring natural variation of root architectural traits in seedlings of maize hybrid and inbred lines from thailand. *Applied Ecology and Environmental Research*, 16(2), 1119- 1130.
72. Scheinvar, L. (2004). *Flora cactológica del Estado de Querétaro, diversidad y riqueza*. México: Fondo de Cultura Económica.
73. Seago, J. y Fernando, D. (2013). Anatomical aspects of angiosperm root evolution. *Annals of Botany*, 112, 223- 238.
74. Secorun, A. y Souza, L. (2011). Morphology and anatomy of *Rhipsalis cereuscula*, *Rhipsalis floccosa* subsp. *hohenauensis* and *Lepismium cruciforme* (Cactácea) seedlings. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 131- 143.
75. Shishkova, S. y Dubrovsky, J. (2005). Developmental programmed cell death in primary roots of sonoran desert Cactaceae. *American Journal of Botany*, 92(9), 1590- 1594.
76. Shishkova, S., Las Peñas, M., Napsucialy- Mendivil, S., Matvienko, M., Kozik, A., Montiel, J., Patiño, A. y Dubrovsky, J. (2013). Determinate primary root growth as an adaptation to aridity in Cactaceae: towards an understanding of the evolution and genetic control of the trait. *Annals of Botany*, 112, 239- 252.

77. Steenbergh, F y Lowe, H. (1969). Critical factors during the first years of life of the Saguero (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology*, 50(5): 825-834.
78. Stone- Palmquist, M. y Mauseth, J. (2002). The structure of enlarged storage roots in cacti. *International Journal of Plant Sciences*, 163(1), 89- 98.
79. Teodoro, G., Lambers, H., Nascimento, D., Costa, P., Flores- Borges, D., Abrahao, A., Mayer, J., Sawaya, A., Bernardes, F., Abdala, D., Pérez, C. y Oliviera, R. (2019). Specialized roots of Velloziaceae weather quartzite rock while mobilizing phosphorus using carboxylates. *Functional Ecology*, 33(5), 757- 759.
80. Valiente- Banuet, A. y Ezcurra, E. (1991). Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and nurse plant *Mimosa lusiana* in the Tehuacan Valley, México. *Journal of Ecology*, 79(4), 961-971.
81. Van Norman, J., Liberman, L. y Benfey, P. (2013). *Arabidopsis* root: a model organ in plant genomics. En A. Eshel y T. Beeckman (Eds.). *Plant roots the hidden half* (pp. 2-1-2-17). Boca Ratón, Florida, USA: CRC Press.
82. Vilches-Barro, A. y Maizel, A. (2015). Talking through walls: mechanisms of lateral root emergence in *Arabidopsis thaliana*. *Current Opinion in Plant Biology*, 23, 31-38.
83. Villaseñor, J. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, 559- 902.

11. Anexos

Resultados de la prueba post-hoc de diferencia mínima significativa (LSD) de Fisher. Parámetro de alpha 0.05.

Tabla. 6

Sp. / Día	LRT				LRP			
	45	73	101	129	45	73	101	129
Mcar	101.5 ef	90.1 d	88.1 e	90 e	105.7 ef	90.4 fg	82.3 ef	82.7 de
Mcoa	254.1 a	220.2 b	189.6 c	178.3 c	271 a	242.7 a	221.5 b	211.3 b
Mcru	87.3 fg	64.6 d	71.8 e	85.9 e	78.9 fg	74.1 g	85.7 ef	103.5 d
Mduw	216.8 b	232.6 b	230.2 b	228.4 b	206.2 b	206.6 b	210.1 bc	220.5 b
Mfrm	156.1 cd	133.9 c	147.1 d	145.7 d	166.3 cd	162.5 cd	171.1 d	160.6 c
Mher	61.2 g	72.7 d	62.4 e	64.7 e	65.9 g	60 g	59.8 f	65.7 e
Mhui	131.8 de	129.8 c	154.4 d	152.4 cd	133.4 de	144.5 de	161 d	163.6 c
Mkar	263.5 a	279.7 a	284.5 a	284.8 a	248 a	272.6 a	273.7 a	274.2 a
Mlas	172.2 c	148 c	148.7 d	159.4 cd	171.4 c	169.7 bcd	177 cd	182.1 bc
Mmag	120.8 ef	148.8 c	133.8 d	132.1 d	120.9 e	117.7 ef	113.8 e	116 d
Mpec	254.8 a	213 b	222.1 b	214.1 b	252.25 a	191.1 bc	179.5 cd	160.4 c

Tabla7

Sp. / Día	LTRL				LRB			
	45	73	101	129	45	73	101	129
Mcar	156 b	119.4 ef	120.4 ef	112.8 e	145.4 c	140.5 cd	139 cd	140.9 cde
Mcoa	194.7 a	211 ab	194.7 bc	195.6 bc	141.2 c	112.5 d	101.2 e	100.3 g
Mcru	156.2 b	95.1 f	91.6 fg	102 ef	141.5 c	110.3 d	108.9 de	105.3 fg
Mduw	161.5 b	161.4 cd	160.1 cd	158.1 cd	235 a	246 ab	241.8 ab	246.8 a
Mfrm	156.2 b	130.7 de	149.3 de	149.4 d	145.2 c	126.6 cd	131.9 cde	135.1 def
Mher	151 b	94.1 f	78 g	76.5 f	135.3 c	125.5 cd	116.5 de	114.1 efg
Mhui	156.4 b	164.2 cd	194.4 bc	204.5 b	135.7 c	111.1 d	111.7 de	110.1 fg
Mkar	201.2 a	239.9 a	249.8 a	254.1 a	235.3 a	248.2 a	258.5 a	261.1 a
Mlas	162.4 b	103.2 ef	91.4 fg	95.4 ef	162.2 c	154.5 c	165.9 c	174.7 c
Mmag	161.8 b	177.2 bc	157.5 d	149.9 d	141.8 c	152 c	148.9 c	147.7 cd
Mpec	162.8 b	198.3 bc	203 b	192.8 bc	201.5 b	212.9 b	218.1 b	210.8 b

Tabla 8

Sp./Día	LRA				nTRL			
	45	73	101	129	45	73	101	129
Mcar	159 b	144.9 cd	144.8 cd	142.7 cde	156.3 b	121.1 efg	120.3 ef	114.7 ef
Mcoa	170.3 ab	150.5 bcd	150.6 bcd	149.1 bcde	194.6 a	214.3 ab	206.7 ab	203 ab
Mcru	180.7 a	173.5 ab	172.6 ab	170.9 ab	156.3 b	95.6 g	92 fg	102.9 fg
Mduw	164.6 ab	147.4 cd	171.7 abc	170.7 abc	161.7 b	151.1 de	144.6 de	138 def
Mfrm	159 b	139.5 d	139.3 d	143.1 cde	156.7 b	135.1 ef	152.3 de	149.1 de
Mher	164.3 b	185.9 a	180.1 a	180.9 a	151 b	93.9 g	78.1 g	77.2 g
Mhui	170.1 ab	155.2 bcd	150.1 bcd	147 bcde	156.3 b	177.6 cd	206.7 ab	214.6 ab
Mkar	164.6 ab	145.1 cd	140.3 d	137.9 de	201.7 a	223.5 a	230.5 a	236.2 a
Mlas	159 b	139.5 d	134.5 d	132 e	161.7 b	102.1 fg	90.1 fg	94.3 fg
Mmag	169.7 ab	165.9 abc	161.8 abcd	168 abc	162.2 b	182.8 bcd	169.1 cd	166.2 cd
Mpec	159 b	154.6 bcd	162.6 abcd	165.1 abcd	161.7 b	193.8 abc	194.3 bc	187.7 bc

Tabla 9

Sp/ Día	nRB								nRA							
	45	73	101	129	45	73	101	129	45	73	101	129	45	73	101	129
Mcar	147.7	c	147.7	bc	149	bcd	152.6	cd	159	b	144.6	cd	144.7	cd	142.1	cd
Mcoa	141.4	c	111.2	d	100.1	e	99.1	e	170	ab	149.8	cd	149.8	bcd	147.2	bcd
Mcru	141.4	c	111.2	d	108.3	e	103.1	e	181	a	175.6	ab	176	ab	173.4	ab
Mduw	234.3	a	233.3	a	229.4	a	237.7	ab	164.5	b	147.2	cd	172.75	abc	170.1	abc
Mfrm	146.6	c	128.5	cd	130.1	cde	128.6	de	159	b	139.5	d	139.6	d	142.1	cd
Mher	136.2	c	129.4	cd	119.8	de	120.3	e	164.5	b	186	a	181.8	a	184.4	a
Mhui	136.2	c	111.2	d	112.4	e	111.2	e	170	ab	155	bcd	149.8	bcd	147.2	bcd
Mkar	232.4	a	236.3	a	246.5	a	249.5	a	164.5	b	144.6	cd	139.6	d	137	d
Mlas	163.3	c	151.7	bc	159.6	bc	167.9	c	159	b	139.5	d	134.5	d	132	d
Mmag	141.4	c	164	b	165.7	b	165.9	c	170	ab	165.3	abc	160.7	abcd	169.1	abc
Mpec	199.1	b	210.3	a	215.2	a	205.8	b	159	b	155	bcd	160	abcd	162.5	abcd

Script's de "R" utilizados en el estudio

Box plot (gráficos de caja y bigote):

```
boxplot(X $ V ~ X $ S, las = 1,xlab = 'titulox', ylim=c(0,0), ylab = 'tituloy', main = "titulograf")
```

X= Representa el conjunto de datos que serán graficados. En nuestro caso representa el nombre de la tabla que contiene todos los datos y que proviene de un matriz de Excel.
 # \$ = al colocar este símbolo permite extraer un solo elementó de una matriz, por ejemplo, en nuestro caso una columna; V = representan los valores de la variable medida, en nuestro caso la longitud o número de "x" variable; S= representa la función del tiempo, en nuestro caso, los días a los que fue medida cada variable; ~ = este símbolo sirve para indicar que las observaciones del vector X\$V van a ser agrupadas de acuerdo a los niveles del factor X&S; xlab y ylab = sirve para indicar el título del eje "x" y "y" respectivamente; ylim indica la escala del eje "y" en el gráfico; main indica el título del gráfico. En nuestro caso, los títulos de los ejes "x", "y" y del gráfico, fueron editados posteriormente.

Shapiro-Wilk (prueba de normalidad):

```
tapply(X$V,X$S,shapiro.test)
```

#La función "tapply" permite aplicar una función, en este caso una prueba de Shapiro-Wilk a un vector formado por los valores de la variable longitud o número, pero que está dividido en función de un factor, en este caso el día en el que la variable fue tomada.

Prueba de Levene (prueba de homocedasticidad):

```
#Instalar paquete "car"
```

```
install.packages("car")
```

```
library(car)
```

```
leveneTest(y = X$V, group = X$E)
```

```
# E niveles del factor especie.
```

Prueba de Kruskal-Wallis:

```
# Instalar paquete "agricolae"
```

```
library(agricolae)
```

```
kruskal(X$V,X$E,console=TRUE)
```