



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

**INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BILOGÍA**

**COMPETENCIA ENTRE CACTÁCEAS
COLUMNARES: UNA APROXIMACIÓN
ESPACIAL Y ECOFISIOLÓGICA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS EN

BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

P R E S E N T A:

ROSARIO IVON EVANGELISTA CERVANTES

DIRECTOR: DR. NUMA P. PAVÓN

PACHUCA DE SOTO, HIDALGO, 2011

DEDICATORIAS

A MIS PAPÁS JOSE ABEL, Y CANDELARIA, POR DARME SU APOYO, LA FUERZA Y HERRAMIENTAS PARA ENFRENTAR LOS RETOS DE LA VIDA Y SALIR ADELANTE. LOS AMO Y LOS RESPETO MUCHO.

A MI HERMANO CARLOS, QUIÉN SIEMPRE HA ESTADO A MI LADO Y HA SIDO MI AMIGO INSEPARABLE, APOYANDOME HASTA ANTES DE QUE YO TUVIERA CONCIENCIA, GRACIAS POR TODO.

A MI HERMANA REBECA, POR SER MI MEJOR AMIGA, POR APOYARME Y AGUANTARME TODOS LOS DÍAS, POR SER MI CHEF PARTICULAR, POR TODO GRACIAS.

A MI HERMANO CESAR QUE AUNQUE NO HEMOS ESTADO JUNTOS MUCHO TIEMPO, SIEMPRE ESTA PRESENTE.

A MIS HERMOSOS SOBRINOS CARLOS, JAZIEL, ERICKA Y SAMANTHA, POR HACER MI VIDA MÁS DIVERTIDA Y QUITARME EL ESTRÉS.

A MIS CUÑADAS MARY Y VICKY, POR DARME ESOS HERMOSOS SOBRINOS.

**GRACIAS AL AMOR DE MI VIDA J. ALEJADRO SOBREVILLA S.
DE EVANGELISTA CERVANTES, POR ESTAR A MI LADO
DURANTE TANTO TIEMPO, PRIMERO COMO MI AMIGO Y
LUEGO COMO MI PAREJA.**

**GRACIAS POR SER MI MEJOR AMIGO, POR ESTAR A MI LADO
EN LAS BUENAS Y EN LAS MALAS, POR QUE SIEMPRE
TIENES PALABRAS PARA HACERME SENTIR MEJOR Y POR
QUE SIEMPRE ME APOYAS.**

AGRADECIMIENTOS

Gracias a mi director de tesis, Dr. Numa P. Pavón Hernández, por aceptarme para trabajar con él, por tenerme paciencia y ayudarme a ser una mejor investigación.

Al Dr. Joel D. Flores Rivas, por sus consejos para enriquecer mi trabajo, por su siempre buena disposición para enviarme información para resolver mis dudas y venir a mis exámenes.

A la Dra. Maritza López Herrera, por darse en tiempo de revisar mi tesis y mejorar mi trabajo.

A la Dra. Ana Laura López Escamilla por revisar mi tesis y enriquecer mi trabajo con sus comentarios.

Gracias por el apoyo económico de CONACYT, mediante la beca del Programa Nacional de Posgrados de Calidad (PNPC).

A mis mejores amigos los MONOS Ady, Delia, Helio, Pablo, Hugo y Karen gracias por estar a mi lado en las buenas y en las malas, cerca o lejos pero siempre a mi lado. Gracias por hacer mi vida más divertida, sin ustedes nada sería igual, y sé que aunque pase el tiempo vamos a seguir juntos y siendo muy buenos amigos. Los quiero monos.

A mis compañeros del laboratorio Ilse, Pao, Jaime, Milena, Omar, Felipe, Rodrigo, por hacerme la estancia en el lab más agradable, por esas platicas profundas y por compartirme toda su sabiduría ante la vida jajaja. Los voy a extrañar. Nunca cambien.

Índice

1. Introducción	2
2. Antecedentes	5
2.1 Competencia en plantas de zonas áridas	5
2.2 Parámetros ecofisiológicos	6
2.2.1 Relación entre distancias	6
2.2.2 Potencial osmótico	8
2.2.3 Germinación	9
2.2.4 Fisiología del Metabolismo ácido de las crasuláceas	10
3. Objetivos	14
3.1 Objetivo general	14
3.2 Objetivos particulares	14
4. Materiales y Métodos	15
4.1 Especies bajo estudio	15
<i>Isolatocereus dumortieri</i> (Scheidw.) Backeb	15
<i>Myrtillocactus geometrizans</i> (Mart. Ex Pfeiff.) Console	15
4.2 Sitio de estudio	16
4.3 Diseño experimental	17
4.3.1. Relación Distancia – Talla	17
4.3.2. Relación Distancia - potencial osmótico	18
4.3.3. Germinación	18
4.3.3.1. Talla de plántulas	19
4.3.4. Efecto de la densidad y la humedad del suelo a nivel intra e interespecífico en plántulas	19
4.3.4.1. Técnica para la medición de ácidos orgánicos	21
4.3.4.2. Tipo de metabolismo fotosintético en plántulas	22
4.3.4.3. Técnica para la determinación de pigmentos fotosintéticos	22
4.4 Análisis estadísticos	23
5. Resultados	25
5.1. Relación distancia – talla	25
5.2. Relación distancia – potencial osmótico	26
5.3. Germinación	28
5.3.1 Talla de las plántulas	29
5.4. Efecto de la densidad y humedad del suelo a nivel intra e interespecífico en plántulas	30
5.4.1. Medición de ácidos orgánicos	30
5.4.2. Tipo de metabolismo fotosintético en plántulas en cámara de crecimiento y en los tratamientos de humedad del suelo, densidad de plántulas intra e interespecífico	34
5.4.3. Medición de pigmentos fotosintéticos	37
6. Discusión	45
7. Conclusiones	67
8. Bibliografía	69

Índice de figuras

- Figura 1. (a) niveles de los factores humedad, densidad y combinación de especies. (b) combinaciones de los tres factores por almácigo donde, (H) es suelo húmedo, (S) suelo seco, (B) baja densidad, (A) alta densidad. (M) monoespecífico, (C) combinadas, (Id) *I. dumortieri* y (Mg) *M. geometrizans*. _____ 25
- Figura 2. Medidas estandarizadas de distancia – cobertura de a nivel intraespecífico e interespecífico en las especies de *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*. (r^2) coeficiente de determinación y (b) la pendiente de la competencia. _____ 30
- Figura 3. Medidas estandarizadas de distancia – altura a nivel intraespecífico e interespecífico, donde solo la combinación entre plantas de las dos especies (*Isolatocereus dumortieri* vs. *Myrtillocactus geometrizans*), dio una pendiente significativa. (r^2) coeficiente de determinación y (b) la pendiente de la competencia. _____ 31
- Figura 4. Diferencia en los parámetros de distancia entre los individuos más cercanos y el potencial osmótico en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* en las épocas de secas y lluvias. (r^2) coeficiente de determinación y (b) la pendiente de la competencia. _____ 32
- Figura 5. Distancia y la diferencia en el potencial osmótico las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* en las épocas de secas y lluvias. (r^2) coeficiente de determinación y (b) la pendiente de la competencia. _____ 33
- Figura 6. Diferencias en el porcentaje de germinación acumulado de las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*. _____ 34
- Figura 7. Índice raíz/tallo en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* durante 9 semanas de crecimiento. _____ 35
- Figura 8. Valores promedio de la concentración de ácidos orgánicos en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* a lo largo de las 8 semanas que duraron los tratamientos. _____ 36
- Figura 9. Diferencias en la concentración de ácidos orgánicos (malato) en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* en los tratamientos con suelo húmedo y suelo seco, durante las 8 semanas del tiempo de muestreo. _____ 37
- Figura 10. Diferencias en la concentración de ácidos orgánicos (malato) en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* en los tratamientos de diferentes densidades de plántulas por cm^2 (alta y baja), a lo largo de las 8 semanas que duraron los experimentos. _____ 38
- Figura 11. Diferencias en la concentración de ácidos orgánicos (malato) en ambas especies en los tratamientos donde tenemos a las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* a nivel monoespecífico y combinado a lo largo de 8 semanas. _____ 38
- Figura 12. Valores promedio de acumulación de ácidos orgánicos en plántulas de las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* mantenidas en condiciones de la cámara de crecimiento con luz de 11 lm/m^2 , una temperatura de 30°C y regadas cada tercer día. _____ 39

- Figura 13. Valores promedio en la curva de acumulación de ácidos orgánicos durante las 8 semanas en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*, en tratamientos de riego. (H) suelo húmedo, (B) baja densidad, (A) alta densidad, (M) monoespecífico y (C) combinadas. _____ 40
- Figura 14. Valores promedio en la curva de acumulación de ácidos orgánicos durante las 8 semanas en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*, en tratamientos sin riego. (S) suelo seco, (A) alta densidad, (B) baja densidad, (M) monoespecífico y (C) combinadas. _____ 41
- Figura 15. Contenido de clorofila *a*, *b* y carotenoides en plántulas de *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*, a través del tiempo de muestreo, registrando diferencias significativas. _____ 44
- Figura 16. Contenido de clorofila *a*, *b* y carotenoides en plántulas de *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*, a través del tiempo de muestreo, en los tratamientos de humedad (húmedo y seco). _____ 45
- Figura 17. Contenido de clorofila *a*, *b* y carotenoides en plántulas de *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*, a través del tiempo de muestreo, en los tratamientos de densidad (alta y baja). _____ 46
- Figura 18. Porcentaje de la concentración de las clorofilas *a* y *b*, en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*, en tratamientos con riego y sin riego. (S) suelo seco, (H) húmedo, (A) alta densidad, (B) baja densidad, (M) monoespecífico y (C) combinadas. _____ 49

Índice de Tablas

- Tabla 1. Resultados de los análisis de varianza entre las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* para evaluar los efectos de los factores humedad del suelo, densidad de plántulas y especies combinadas, en la variación del contenido de ácidos orgánicos a través del tiempo de muestreo. _____ 38
- Tabla 2. Presencia de la vía fotosintética MAC en todos los tratamientos a lo largo de las 8 semanas de muestreo, donde se muestra la semana 0, en la cual fue el último riego en los tratamientos de suelo seco. Los tratamientos fueron realizados combinando los niveles de los factores humedad del suelo, densidad y combinación de especies, donde S = suelo seco, H = suelo húmedo, B= baja densidad, A = alta densidad, M = combinación intraespecífica y C = combinación interespecífica. 0 indica MAC obligado, X indica MAC facultativo. _____ 42
- Tabla 3. Análisis de ANOVA para la interacción entre los factores humedad, densidad y especies combinadas, en la concentración clorofila *a* en el tiempo y dependiendo de la especie en un nivel interespecífico entre *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*. _____ 47
- Tabla 4. Análisis de ANOVA para la interacción entre los factores humedad, densidad y especies combinadas, en la concentración clorofila *b* a través del tiempo y dependiendo de la especie en un nivel interespecífico entre *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*. _____ 47
- Tabla 5. Análisis de ANOVA para la interacción entre los factores humedad, densidad y especies combinadas, en la concentración carotenoides a través del tiempo y dependiendo de la especie en un nivel interespecífico entre *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*. _____ 48

Resumen

El matorral crasicaule del centro del estado de Hidalgo está dominado por las cactáceas columnares *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*. La distribución espacial de estas presupone un proceso competitivo que puede explicar, en parte, la estructura de la vegetación. En este trabajo se evaluó la competencia en plantas adultas por medio de relaciones distancia - talla y distancia - potencial osmótico. A nivel de plántulas se analizó la respuesta al estrés hídrico y densidad de individuos a nivel intra e interespecífico mediante la concentración de ácidos orgánicos, clorofilas y carotenoides, para determinar posibles ventajas adaptativas de *I. dumortieri* (especie más abundante). La competencia más importante entre distancia-talla fue a nivel intraespecífico en *M. geometrizans* indicando que a mayor distancia entre los individuos aumenta su cobertura, mientras que la competencia más intensa fue a nivel interespecífico reflejando que factores abióticos y bióticos influyen en esta interacción. Las relaciones distancia – potencial osmótico no fueron significativas en sequía y lluvias, lo cual podría estar explicado por adaptaciones en el uso desigual de agua. La primera en geminar es *I. dumortieri*, cinco días antes. La mayor concentración de ácidos orgánicos se registró en *I. dumortieri* en todos los tratamientos. Sin embargo *M. geometrizans* tuvo la mayor concentración de clorofila *a*, *b* y carotenoides, donde la concentración de la clorofila *b* fue mayor a la de clorofila *a* en ambas especies, debido a que en condiciones de estrés ésta es muy estable y es capaz de obtener energía ya sea mediante luz o agua. Debido a la inmadurez del sistema fotosintético ambas especies no presentaron una vía MAC en los tratamientos. No obstante la mayor eficiencia fotosintética se reflejó en *I. dumortieri* dada por una mayor concentración de ácidos orgánicos, permitiéndole cerrar sus estomas para evitar la pérdida de agua y así sobrevivir por más tiempo, bajo condiciones de estrés. Por lo tanto la principal competencia entre estas dos especies es durante las primeras etapas de su desarrollo ontogénico.

1. Introducción

Por definición la competencia es la interacción entre dos o más especies por un recurso común y limitado que disminuye la adecuación de los individuos (Pianka, 1982; Begon *et al.*, 1990). Esta interacción ha sido considerada fundamental para explicar la composición, estructura y productividad de las comunidades vegetales, en donde las ventajas competitivas de las especies pueden presentarse en cualquier etapa del desarrollo ontológico o en la fase adulta de los individuos (Flores-Flores y Yeaton, 2000; Herrera y Pellmyr, 2002; Armas, 2004; Tambusi, 2004). La competencia puede ser evaluada a través de cambios en la densidad, tamaño y distribución espacial de los individuos dentro de poblaciones que coexisten en un sitio y tiempo determinado (Begon *et al.*, 1990). El tamaño que pueden alcanzar las plantas está fuertemente influenciado por la distancia entre los vecinos más cercanos, a medida que los individuos están más próximos la competencia se vuelve cada vez más intensa (Nobel, 1981; Givinish, 1983; Armas, 2004).

En los ambientes áridos y semiáridos, el recurso limitante más importante es el agua debido a la escasez de la precipitación y a la pérdida continua por evapotranspiración (Polis, 1991; Rodríguez-Dorantes y García-Castañeda, 2003; Tambusi, 2004). Además, los patrones de precipitación e infiltración del agua en el suelo son irregulares, dando como resultado efectos negativos no sólo en el crecimiento, el rendimiento y la calidad de la planta, sino que también afecta la disponibilidad de nutrientes, la heterogeneidad espacial y la estructura completa de la comunidad (Polis, 1991; Rodríguez-Dorantes y García-Castañeda, 2003; Tambusi, 2004). Las plantas en estos ambientes presentan adaptaciones morfofisiológicas al estrés hídrico, las cuales les permiten sobrevivir bajo estas condiciones. El nivel de competencia entre especies puede ser relativo a la frecuencia de lluvia y la sobrevivencia depende de la longitud de los intervalos de sequía (Robertson *et al.*, 2010). Para tratar de explicar lo anterior se ha postulado la teoría de

pulso-reserva la cual considera que las plantas crecen y establecen reservas de recursos cuando hay disponibilidad de ellos (en forma de pulsos), esas reservas mantienen a la población e individuos durante los periodos de escasez (Noy-Meir, 1985; Polis, 1991; Tambusi, 2004).

Como una adaptación fisiológica de las plantas a los ambientes áridos se presenta la vía fotosintética MAC (metabolismo ácido de las crasuláceas), este metabolismo tiene una eficiencia en el uso del agua (WUE) de cinco a diez veces más alta que las plantas C₄ (Ryel *et al.*, 2008). Además, el metabolismo MAC disminuye de manera importante la pérdida de agua por evaporación y transpiración, fijando el CO₂ durante la noche en forma de malato, el cual se descarboxila por la mañana liberando el CO₂ para la integración al ciclo de Calvin (Cushman, 2001; Lüttge, 2002). De esta manera estas plantas pueden ser relativamente independientes a los pulsos de agua, lo que les confiere una mayor ventaja competitiva en ambientes secos (Nobel, 1988; Cushman, 2001; Pavón y Briones, 2001). La proporción raíz/vástago en estas plantas es pequeña, lo que disminuye la pérdida de agua por éstas en el suelo, pero mantiene la capacidad para la absorción rápida de agua cuando existe humedad (Nobel, 1988).

Para saber la capacidad fotosintética en plantas MAC, la medición más confiable es el análisis de los cambios de ácidos tisulares durante el día (Nobel, 1988; Andrade *et al.*, 2007). Además, el contenido de clorofila y carotenoides se correlacionan con la humedad relativa, la intensidad luminosa, la temperatura, la densidad de población y la concentración de CO₂ y O₂ (Bastide *et al.*, 1993; Cushman, 2001). El déficit hídrico causa un incremento significativo en el contenido de carotenoides y dependiendo de las especies puede ocurrir un aumento o una disminución en la concentración de ácidos orgánicos y en la proporción de clorofilas a/b (Martínez-Martínez, 2003; Guseinova *et al.*, 2005, Coca-Soriano *et al.*, 2007; Bandurska *et al.*, 2009).

Por otro lado, para determinar el estado hídrico de las plantas se utiliza la medición del potencial osmótico ($\Psi\pi$), el cual influye en la morfología, crecimiento y reproducción de las

cactáceas (Hanscom y Ting, 1978; Grigg *et al.*, 2010). El potencial osmótico es siempre negativo y alcanza un valor máximo de cero en el agua pura. En las plantas el agua fluye desde una solución poco concentrada ($\Psi\pi$ bajo) hasta una solución de mayor concentración de solutos ($\Psi\pi$ alto). Así que cuando el suelo está húmedo el $\Psi\pi$ es más cercano a cero y por diferencia de potenciales entre la planta y el suelo, ocurre la absorción de agua a la planta (Azcón-Bieto y García, 2000).

En los matorrales crasicaules del centro de México se ha reportado la coexistencia de especies de cactáceas columnares, las cuales son elementos fisonómicamente dominantes y que podrían ser consideradas especies claves dado el aporte de recursos alimenticios para un importante gremio de interactuantes (Nobel, 1998). Dentro de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, el matorral crasicaule está dominado por la cactácea columnar *Isolatocereus dumortieri*, la cual se establece dentro de una matriz de arbustos espinosos y otras cactáceas, entre las cuales destaca la presencia de la columnar *Myrtillocactus geometrizans*. Para evaluar si la dominancia de *I. dumortieri* es debida a ventajas competitivas sobre *M. geometrizans*, en este trabajo se realizó una aproximación espacial de distancia-talla y distancia-potencial osmótico. Además, se realizaron experimentos de establecimiento, donde se evaluó la concentración de ácidos orgánicos y los pigmentos fotosintéticos en plántulas de ambas especies, bajo condiciones de déficit hídrico y alta densidad.

2. Antecedentes

2.1. Competencia en plantas de zonas áridas

Los ecosistemas áridos y semiáridos están caracterizados por demandas anuales de evapotranspiración que exceden la precipitación anual, lo cual ha generado diversas respuestas en la morfología y fisiología de las plantas (Ryel *et al.*, 2008). Los patrones de asociación e interacción entre especies son el resultado de la cantidad de recursos disponibles, el consumo de éstos entre los organismos y la historia de vida de cada especie. Una interacción muy importante es la competencia por recursos en el suelo, la cual es determinante en la estructura de la comunidad (Flores-Flores y Yeaton, 2000).

Schwinning y Ehleringer (2001) presentan una valoración teórica de las ventajas y desventajas del uso de agua de diferentes formas de vida usando dos capas del suelo, una superficial y una más profunda. Ellos encontraron que las diferentes formas de vida de las plantas pueden usar el agua en ambas capas, pero que la importancia de la capa de suelo dependía de la forma de vida y la sincronización del agua disponible en cada una. El modelo del uso de agua por las plantas en dos capas del suelo (Walter's two-layer model), se centra principalmente sobre la distribución vertical de agua y predicen que la coexistencia de diferentes especies de plantas en una comunidad es una consecuencia de la separación de nicho, la estratificación vertical del agua en el suelo minimizaría la competencia (Walter, 1971). Un número de estudios soportan este modelo y ha sido para comparar las respuestas de las plantas y su función a través de ecosistemas. Además, se propone que la variabilidad en las respuestas de las plantas a un pulso depende de las interacciones entre precipitación, el tipo funcional de la planta, la fenología generalizada y las estaciones (Ryel *et al.*, 2008). Otra característica a considerar es que las cactáceas tienen un sistema de raíces finas, superficiales y horizontales que se despliega en todas las direcciones cerca de la superficie del suelo (Pavón, 2005). Varios

ejemplos sugieren que la segregación de la profundidad de las raíces reduce la competencia entre especies debido a las diferencias en la forma y profundidad de estas, aumentando la competencia entre los individuos de la misma especie (Yeaton *et al.*, 1977).

En la competencia entre plantas se pueden distinguir dos aspectos, la intensidad y la importancia, donde la intensidad es la fuerza absoluta inducida sobre la competencia entre plantas y la importancia es el grado en el cual se determina el estado fisiológico. Además, se identifican tres importantes atributos de competencia en escala espacial y temporal que pueden afectar los sistemas de plantas: la extensión (tamaño y duración), la distribución (patrones y predictibilidad) y el número (abundancia y frecuencia) (Welden y Slauson, 1986; Fitter, 1994). La competencia intra e interespecífica son muy importantes tanto a nivel de individuos como a nivel de paisaje, donde las especies dominantes en un ecosistema sufren de un fenómeno de competencia de nivel jerárquico, ya que al morir un individuo de alguna especie dominante, su sitio podría ser reemplazado por algún individuo de otra especie. Las entidades dominantes ocuparon los tiempos y lugares más productivos donde las especies acompañantes evitan temporal y espacialmente a las especies dominantes, esto puede ocurrir en escalas de tiempo ecológico y evolutivo, proceso denominado competencia por interferencia (Polis, 1991; Flores-Flores y Yeaton, 2000). Briones y colaboradores (1996), refieren las siguientes hipótesis de competencia (i) los recursos limitan el crecimiento de la planta, (ii) la captura de recursos es proporcional al tamaño de la planta y (iii) los recursos no usados por una planta, pueden ser usados por otra planta vecina.

2.2 Parámetros ecofisiológicos

2.2.1 Relación entre distancias

Se pueden inferir los efectos de la competencia en comunidades por medio del estudio de relaciones entre distancia y talla de plantas vecinas, donde se puede apreciar que la competencia

entre vecinos tiene relación con el crecimiento denso-dependiente y mortalidad de las plantas, observándose una correlación positiva entre la suma de los tamaños y las distancias entre plantas vecinas (Briones *et al.*, 1996; Armas, 2004). Considerando lo anterior se reportó la existencia de interacciones competitivas entre el cactus *Opuntia rastrera* y el pasto *Hilaria mutica* (Briones *et al.*, 1996). En otra investigación, se encontró que las interacciones entre plantas tienen efectos muy diferentes entre especies interactuantes, teniendo efectos positivos, negativos o neutros, esto dependiendo de la especie acompañante, donde estas interacciones se dan gracias a una gran plasticidad en la fisiología de las especies y al nivel de recursos en el medio, permitiendo la coexistencia de diferentes especies dentro de una comunidad (Armas, 2004). La competencia puede ser simétrica o asimétrica, la primera se refiere al caso donde los recursos son compartidos de igual forma o proporcional al tamaño de los individuos en la competencia. La competencia asimétrica es en la que los individuos más grandes tienen una mayor ventaja sobre los individuos más pequeños. Esto permite tomar ventaja e iniciar antes el crecimiento, suprimiendo a los individuos pequeños y por lo tanto tienen diferentes crecimientos en la talla entre los competidores. El entendimiento de estas formas de competencia permite conocer parte de las dinámicas dentro de las comunidades (Bauer *et al.*, 2004).

El tener distancias cortas o largas en plantas vecinas indica que existe una distribución agrupada y las distancias medias sobre dispersión. Muchas distancias cortas indican que algunas plantas no pueden sobrevivir, los individuos pequeños sufrirán más esta competencia (Gulmon *et al.*, 1979). En un estudio donde se midió la talla y distancia de plantas de *Copiapoa cinerea* var. *columna-alba*, las cuales fueron divididas en tres clases de tallas y se evaluó el uso de agua sobre unidad de área por todas las plantas dentro de una parcela, se encontró que existen efectos de la competencia sobre la distribución de las plantas. Se menciona que se puede tener un grado considerable de superposición de raíz sin ningún tipo de competencia por la humedad, indicando que los individuos de mayor tamaño pueden mantener la transpiración, y su fotosíntesis, por

periodos más largos que los pequeños y sugieren que en las comunidades de los desiertos más secos, la fuerza selectiva primaria no es la competencia por el agua disponible, sino la supervivencia durante los períodos sin agua (Gulmon *et al.*, 1979).

2.2.2 Potencial osmótico

Por otra parte, en experimentos donde se eliminan plantas vecinas se ha observado que se reduce la competencia por factores limitantes como la disponibilidad del agua y nutrientes en el suelo, los cuales son vitales para el mantenimiento y productividad de la planta (Briones *et al.*, 1998). Con esto se puede inferir que mientras más lejos estén las plantas vecinas, menor será la competencia por los recursos. Por ejemplo, Robberecht y colaboradores (1983) realizaron un experimento donde al eliminar hojas de la especie *Hilaria mutica*, estas tuvieron una mayor conductancia estomática, la producción de nuevos tallos fue del doble, además aumentó el crecimiento y extensión de las raíces en comparación con las plantas de sitios no alterados o sitios control (donde no se realizó la eliminación de hojas). En experimentos de riego se ha observado que los individuos sin riego no presentan ninguna evidencia de competencia, pero una vez que se realiza la rehidratación, la competencia es registrada. Por ejemplo, en un estudio se colocó a *Hilaria mutica*, *Larrea tridentata* y *Opuntia rastrera*, sin riego, por separado (eliminando la competencia entre las especies), y en conjunto (bloques control), en el cual no se obtuvo ninguna evidencia de competencia, pero una vez que se realizó la rehidratación, se registró que en los bloques control, los vecinos ejercen un efecto negativo en *Larrea tridentata* y *Opuntia rastrera*, donde se tuvo una disminución en el potencial hídrico del xilema y el potencial osmótico, en comparación con los individuos que se encontraban por separado, concluyendo que la intensidad de una competencia interespecífica por agua depende del nivel de disponibilidad del recurso en el suelo (Briones *et al.*, 1998).

En plántulas de cebada bajo diferentes tratamientos de humedad (seco, húmedo y saturado), se observó que el déficit hídrico causó una disminución en el contenido relativo de agua, al igual que el contenido de carotenoides, flavonoides, prolina y antocianina (Bandurska *et al.*, 2009). De acuerdo con Gibson y Nobel (1986) el estado hídrico en las plántulas tiene una función importante en la supervivencia ya que deben desarrollar suficiente tejido para almacenamiento y reciclado del agua durante etapas tempranas de crecimiento. Por ejemplo en plántulas de *S. queretaroensis* la rápida esclerificación de espinas, presencia de traqueidas de banda ancha, estomas escasos y desarrollo temprano de abundantes raíces laterales, son adaptaciones para evitar la desecación en condiciones de sequía extrema. Estas últimas son necesarias para su establecimiento y posteriormente, con el mayor desarrollo del tallo, la extensión y profundidad de dichas raíces tienen mayor importancia ya que la humedad del suelo se concentra cerca de la superficie del suelo (Loza-Cornejo *et al.*, 2003).

2.2.3 Germinación

La competencia intra e interespecifica observada durante las primeras etapas de desarrollo también se asocia normalmente con la densidad de las semillas y su germinación, se ha encontrado que la alta velocidad de germinación en semillas en altas densidades puede ser una ventaja bajo la competencia intraespecifica y la lenta germinación de semillas en bajas densidades puede ser una ventaja bajo condiciones desfavorables como una baja humedad (Bergelson y Perry, 1989). También se ha observado que la raíz es más larga en las plántulas que se encuentran en altas densidades al igual que en estado adulto las plantas que se encuentran en bajas densidades (Linhart, 1988). En un estudio con *Capsella bursa-pastoris*, *Senecio vulgaris* y *Poa annua*, se observó que las dos últimas especies disminuyen significativamente la probabilidad de emerger con el incremento de la densidad de semillas, además se encontró que cuando se coloca a *Senecio vulgaris* o *Capsella bursa-pastoris* junto a *Poa annua*, en esta última

se observa que la cantidad de semillas que germinan disminuye significativamente mostrando una fuerte competencia interespecífica (Linhart, 1988; Bergelson y Perry, 1989).

Recientemente se reportó que la germinación en *Isolatocereus dumortieri* fue menor con el aumento de la densidad, mientras que la germinación de *Mirtilocactus geometrizzans* no fue afectada por la densidad de semillas, estos resultados sugieren que las plántulas de *I. dumortieri* podrían competir por recursos y tener una fuerte competencia intraespecífica (Flores-Rivas y Jurado, 2009).

Se ha registrado en algunas especies que la baja densidad de semillas no incrementa significativamente la emergencia de plántulas. Al comparar parcelas con diferentes tratamientos de eliminación de plantas vecinas, poniendo las especies *Achillea millefolium*, *Hypericum perforatum*, y *Monarda fistulosa* por separado y juntas (control), se reportó que el efecto de los vecinos sobre la germinación y sobrevivencia de plántulas es muy fuerte, controlando la germinación en las tres especies y en *Achillea* disminuye la sobrevivencia (Greiling y Kichanan, 2002).

2.2.4 Fisiología del Metabolismo Ácido de las Crasuláceas

Se tienen reportes de que las especies MAC pueden presentar una gran plasticidad en la expresión de este metabolismo en respuesta al ambiente, por lo que se ha reportado el MAC facultativo, MAC reducido o inútil (“CAM idling”) y el MAC de reciclaje (“CAM cycling”), entre otras. Los factores que más afectan la expresión del metabolismo son: el estado de hidratación del tejido, la temperatura, la radiación, el CO₂, salinidad y los nutrientes (Nobel y Hartsock, 1983; Lüttge, 2002; Andrade *et al.*, 2007; Hernández, 2007).

La vía MAC típica u obligada, se lleva a cabo de la siguiente manera según la hora del día: por la noche (Fase I), se forma el aceptor primario del CO₂, fosfoenol piruvato (PEP), se fija el CO₂ por la enzima fosfoenol piruvato carboxilasa (PEPC) en el citosol, síntesis del ácido

málico y se almacena como malato en la vacuola central de las células del mesófilo; esto contribuye a disminuir la cantidad de agua que se pierde por evapotranspiración que está relacionada con los movimientos estomáticos. Durante el día (Fase III), se libera el malato de la vacuola, el cual es dirigido hacia el citosol, ocurre la descarboxilación del malato, se libera y se forma la PEP, se asimila el CO_2 en los cloroplastos con la ayuda de la enzima rubisco y se empieza el ciclo de Calvin seguido de la gluconeogénesis. Entre estas fases se encuentra la Fase II, la cual es una transición en la que los estomas permanecen abiertos por pequeños lapsos durante el amanecer y durante la tarde, para la toma de CO_2 . Cuando la reserva de malato en la vacuola se ha agotado puede ocurrir la Fase IV en la cual se fija de manera directa el CO_2 a carbohidratos. Estas últimas fases son muy sensibles a los cambios ambientales (Fortúbel, 2001; Cushman, 2001; Borland y Taybi, 2004; Hernández, 2007).

Algunas especies de cactáceas pueden presentar un metabolismo C_3 , principalmente cuando son plántulas y luego cambian a MAC; esto depende de las condiciones ambientales, a estas especies se les llama MAC facultativas, que frecuentemente aumentan sus periodos de actividad, crecimiento y reproducción en condiciones de estrés. La característica de estas plantas es que fijan el CO_2 en el día con la ayuda de la enzima Rubisco y por la noche mediante la fosfoenol piruvato carboxilasa (PEPC), modificando las fases II y III (fases realizadas durante el día), del metabolismo MAC. Este cambio en el metabolismo de C_3 a MAC beneficia a las plantas cuando existen factores de estrés hídrico y altas temperaturas, ya que el cierre diurno de los estomas evita la pérdida de agua por evapotranspiración y ayuda en la protección del aparato fotosintético. Además se ha observado que la fisiología MAC es una desventaja para el crecimiento de plántulas de cactáceas en ambientes con baja luz (Nobel y Hartsock, 1983; Bastide *et al.*, 1993; Andrade *et al.*, 2007; Hernández-González y Briones, 2007). En las plántulas de *Opuntia pilifera* y *Ferocactus recurvus* existe este cambio entre las 10 y 14 semanas de edad respectivamente, y en la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo* a partir de las 20

semanas de edad. Por lo anterior, es de esperarse que las plantas que pasan más rápidamente de C_3 a MAC tengan una mayor probabilidad de sobrevivencia en respuesta a estrés ambiental (Altesor *et al.*, 1992; Bastide *et al.*, 1993; Loza-Cornejo *et al.*, 2003).

Para estudiar la vía fotosintética en plantas suculentas se ha usado mucho la fluctuación de ácidos orgánicos, la cual se ha asociado con el incremento de la actividad de la fosfoenol piruvato carboxilasa (PPC), el tamaño de la vacuola, estrés hídrico y por sales, donde se incrementan los niveles de acidez titulable en hojas de suculentas (Cushman, 2001). Por ejemplo, algunas especies que crecen sobre suelos húmedos, bien regados, como *Peperomia obtusifolia* (Peperomiaceae) tienen un metabolismo C_3 , pero cuando este riego se interrumpe, el potencial hídrico de la planta disminuye debido a la retención de agua, y esto genera un cambio a un metabolismo MAC (Hanscom y Ting, 1978).

La inducción del metabolismo ácido crasuláceo por limitación de agua en plantas con MAC facultativo (cambio de C_3 a MAC), puede mejorar la expresión del metabolismo MAC, y la inducción de este es controlada por una combinación de eventos regulatorios, además requiere de calcio y de la actividad de la proteína cinasa (Cushman, 2001; Hernández, 2007).

En diferentes estudios donde se colocan especies bajo estrés hídrico y cloruro de sodio (NaCl), se ha encontrado que las especies responden de forma diferente, por ejemplo, *Portulacaria afra* y *Peperomia obtusifolia* con riego continuo, no presentan una fluctuación diurna de ácidos orgánicos, pero cuando se disminuye la cantidad de agua o se irriga con 2% de NaCl, estas plantas desarrollan fluctuaciones diurnas típicas de MAC. Estos resultados también se demuestran en *Agave americana* y *Dudleya farinosa*, en los cuales se presentó una captación de CO_2 durante la noche cuando las plantas se sometieron a estrés hídrico. Estas especies soportan la hipótesis de que existe un cambio en el metabolismo fotosintético de C_3 a MAC. En contraste con la especie *Zygocactus truncatus*, la cual muestra una acumulación máxima de acidez titulable cuando las plantas son regadas continuamente, en contraste con las plantas bajo

estrés hídrico y por sales que se caracterizan por disminuir los valores de acidez titulable (Neales *et al.*, 1968; Hanscom y Ting, 1978). Se considera que las especies que presentan un cambio de C₃ a MAC, prolongan los periodos de su actividad, crecimiento y reproducción.

En una investigación realizada con plántulas de seis especies de cactáceas (incluyendo *Myrtillocactus geometrizans*), se reportó que con altas y bajas condiciones de luz, la acumulación nocturna de ácidos orgánicos empieza a uno y dos días después de la germinación, mostrando un metabolismo MAC típico. Además, las semillas de *Myrtillocactus geometrizans* bajo condiciones de alta luminosidad no geminaron; la excesiva radiación y la asociación con altas temperaturas son factores importantes en la mortalidad de las plántulas de las cactáceas (Hernández-González y Briones, 2007). Sin embargo, el cambio de metabolismo C₃ a MAC en plántulas de algunas cactáceas, puede no ser debido únicamente a las fluctuaciones en la cantidad de ácidos orgánicos sino el resultado de una inmadurez del sistema fotosintético de las plántulas y que con el incremento de la edad hay una mayor actividad de las enzimas, por ejemplo la fosfoenol piruvato carboxilasa (PEPC) y esto ayude a la definición del MAC típico (Loza-Cornejo *et al.*, 2003).

3. Objetivos

3.1 Objetivo general

- Evaluar la interacción competitiva entre las cactáceas columnares *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* en un matorral crassicaule de la Reserva de la biosfera Barranca de Metztitlán (RBBM), mediante aproximación espacial y ecofisiológica, para inferir competencia interespecífica y posibles ventajas competitivas.

3.2 Objetivos particulares

- Analizar las relaciones de distancia - tamaño, intra e interespecífica, entre los vecinos más cercanos de *I. dumortieri* y *M. geometrizans* en un matorral crassicaule de la RBBM.
- Analizar las relaciones de distancia - estado hídrico de las plantas entre *I. dumortieri* y *M. geometrizans*, mediante la determinación de las variaciones en el potencial osmótico de los individuos en la época seca y de lluvia.
- Analizar la germinación de las especies *I. dumortieri* y *M. geometrizans*, bajo condiciones controladas de cámara de crecimiento para determinar posibles diferencias entre las especies.
- Registrar el índice raíz/vástago en plántulas de *I. dumortieri* y *M. geometrizans*, bajo condiciones controladas.
- Comparar el tipo de metabolismo que presentan *I. dumortieri* y *M. geometrizans*, bajo condiciones controladas de cámara de crecimiento y a nivel experimental para determinar la respuesta a diferentes condiciones de humedad del suelo y densidad de plántulas, intra e interespecífica.
- Analizar el efecto de la humedad del suelo y la densidad intra e interespecifica sobre la concentración de ácidos orgánicos, clorofilas y carotenoides de plántulas de *I. dumortieri* y *M. geometrizans*, mediante experimentos bajo condiciones de laboratorio.

4. Materiales y Métodos

4.1 Especies bajo estudio

Isolatocereus dumortieri (Scheidw.) Backeb.

Es una cactácea columnar endémica de México, de forma de candelabro de 5 a 7 m de alto, tiene de 5 a 7 costillas, aréolas elípticas con fieltro de color castaño; espinas radiales 6 a 11 rectas, rojizas o amarillas y espinas centrales 1 a 4; flores 4.5 a 5.4 cm en corona cerca del ápice; frutos anchos, oblongos, anaranjados a rojos, pulpa jugosa y dulce, (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978).



La floración inicia a principios del mes de febrero y termina en abril. Los frutos maduros se encuentran hasta la tercera semana de julio. Se distribuye en los estados de Hidalgo, Guerrero, Michoacán, Morelos, Puebla, Querétaro, Guanajuato, Jalisco, Veracruz y Oaxaca (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Arias *et al.*, 1997; Guzmán *et al.*, 2003). Las semillas de esta especie no tienen latencia (Flores y Jurado 2009).

Myrtillocactus geometrizans (Mart. Ex Pfeiff.)

Console.

Es una cactácea endémica de México (Arias *et al.*, 1997), tronco definido y ramificado con ramas curvadas hacia arriba; alcanza hasta 4 m de altura; tiene de 5 ó 6 costillas, anchas en la base y presentan aréolas



distanciadas; espinas radiales 5 o más, color rojizo; una única espina central, comprimida lateralmente, negruzca; flores 2,5 y 3,5 cm; frutos globosos y azulados o morados, se desarrollan

a lo largo del cladodio. La floración inicia en el mes de marzo y termina a principios de mayo. Los frutos maduros se encuentran durante los meses de mayo a septiembre. Se distribuye en los estados de Chihuahua, Guanajuato, Hidalgo, San Luís Potosí, Michoacán, Querétaro y estado de México (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Pérez-González, 1999; Céspedes *et al.*, 2005). Las semillas no tienen latencia, pueden germinar en suelos con alta humedad, pero no germinan en tratamientos con luz alta (Hernández-González y Briones, 2007; Flores y Jurado 2009).

4.2 Sitio de estudio

El trabajo de campo se realizó en un matorral crasicaule que se ubica dentro de la Reserva de Biosfera Barranca de Metztitlán (20°26'42'' latitud norte y 98°30'30'' longitud oeste; 1625 m de altitud).

El clima del sitio de estudio es seco con lluvias de verano (junio – octubre), la precipitación promedio anual es de 428.2 mm, el mes más húmedo es septiembre y el más seco diciembre, presenta canícula en agosto; la temperatura promedio de 21.5°C (Pavón y Meza-Sánchez, 2009).

En la zona se reportó un gradiente de variación altitudinal en la textura del suelo con la presencia de costras (Guzmán-Plazola *et al.*, 2004). En la zona de estudio se reportó dentro del matorral crasicaule abundantes afloramientos de rocas, el suelo presenta alrededor de 56% de arena, 33% de arcilla, un pequeño porcentaje de limo (11%) y materia orgánica (9.92%), tiene pH neutro a ligeramente ácido (6.8), además de altas concentraciones de nitrógeno total y fosfatos disponibles, con gran cantidad de raíces, buen drenaje y con actividad animal mediana (Puig, 1991; Pavón, 2005).

En general la Barranca de Metztitlán tiene registradas 465 especies vasculares, de las cuales 7 son endémicas del sitio. El matorral xerófilo presenta dominancia de *Isolatocereus dumortieri*, junto con un estrato arbustivo que cubre 80-90% del área de 1 a 3 m de altura entre los cuales se

encuentran *Myrtillocactus geometrizans*, *Acacia farnesiana*, *Cercidium floridum*, *Celtis pallida*, *Opuntia leucotricha*, *Prosopis juliflora*, y el estrato inferior está representados por los géneros *Aster*, *Croton*, *Euphorbia*, *Flaveria*, *Hibiscus*, *Leoselia*, *Oxybaphus* y *Ruella* (Puig, 1991; Vázquez-Cuevas y Roldán, 2010).

La densidad poblacional de *I. dumortieri* y *M. geometrizans* en la zona de estudio, registra una mayor cantidad de individuos de la primera especie, encontrando 753 individuos por hectárea, mientras que para *M. geometrizans* se ubicaron 539 individuos por hectárea, esto se estimó mediante el conteo de individuos de ambas especies dentro de 100 cuadros de 10m x 10m.

4.3 Diseño experimental

El trabajo de campo para la aproximación espacial se dividió en dos etapas, la primera se realizó entre marzo y abril de 2010 para evaluar la relación distancia-talla, y la segunda se efectuó para determinar la relación entre la distancia y el potencial osmótico de las plantas tanto en la época seca (26 de mayo del 2010) como en la época de lluvias (6 de julio del 2010).

4.3.1. Relación Distancia – Talla

La relación distancia-talla se evaluó mediante el método del vecino más cercano (Krebs, 1999). Para esto se formaron grupos intra e interespecíficos (*I. dumortieri* vs *I. dumortieri*, *M. geometrizans* vs *M. geometrizans* y *M. geometrizans* vs *I. dumortieri*). En total fueron 60 pares de plantas por cada grupo. Todos los individuos fueron medidos en altura y cobertura.

Se realizaron análisis de regresión lineal simple para inferir competencia a nivel intra e interespecífico. La pendiente de la regresión (b) indica la intensidad de la competencia y el coeficiente de determinación (r^2) indica la importancia de la competencia (Briones *et al.*, 1996; Armas, 2004). Previo a los análisis se estandarizaron los valores, sacando la raíz cuadrada a cada

valor y dividiéndolo entre la media, con el objetivo de identificar y eliminar variaciones sistemáticas conservando la señal biológica. Esta estandarización es aplicable cuando el grupo de varianzas son proporcionales al medio o recursos (Zar, 1996; Wonnacott y Wonnacott, 1999).

4.3.2. Relación distancia - potencial osmótico

La relación distancia – potencial osmótico de las plantas fue evaluada solo a nivel inter-específico. Para esto se formaron 20 pares de plantas bajo el criterio del vecino. Todas las plantas fueron marcadas y se les midió su altura, con la finalidad de evaluar si la variación del potencial osmótico fuese debida a esta. El potencial osmótico de cada planta fue registrado tanto en la época seca, como en la de lluvia. Para esto en un día de cada época se tomó una muestra de tejido de cada planta (clorénquima y parénquima), usando un horador de aluminio (0.5 cm de diámetro x 8 cm de largo). La muestra de tejido se maceró y se obtuvo un extracto líquido, con el cual se humedecieron círculos de papel filtro de 0.5 cm de diámetro, que se colocaron dentro de una cámara de presión (“Sample Chamber C-52”) conectada a un microvoltímetro (“Dew-Point Microvoltmeter HR-33T”, WESCOR); se realizaron las lecturas de cada muestra en microvoltios y posteriormente fueron convertidos a Megapascals (Reigosa, 2001; Reigosa *et al.*, 2003). Previo a los análisis se estandarizaron los valores, sacando la raíz cuadrada a cada valor y dividiéndolo entre la media, para identificar y eliminar variaciones sistemáticas conservando la señal biológica (Zar, 1996; Wonnacott y Wonnacott, 1999).

4.3.3 Germinación

Previo a los experimentos se obtuvieron semillas de *I. dumortieri* y *M. geometrizans*. Se colectaron frutos de 30 individuos de cada especie durante los meses de mayo y junio de 2009 y mayo y junio de 2010. Los frutos se dejaron secar a temperatura ambiente, posteriormente se sacaron las semillas y se depositaron en bolsas de papel para su almacenamiento.

Se utilizaron semillas que no presentaran daños y que estuvieran desarrolladas en su totalidad. No se aplicó ningún tratamiento a las semillas para promover la germinación. Se colocaron 200 semillas de cada especie separadas en 8 cajas de Petri (50 semillas por caja), las cuales se colocaron con base de papel filtro dentro de una germinadora (SHEL LAB-2015, VWR International), con una temperatura de 30°C y con un fotoperiodo de 12 horas de luz (91 lm/m²) por 12 horas de oscuridad. La germinación se consideró cuando la radícula emergió con un largo de aproximadamente 1 mm. Debido a que estas especies no presentan latencia, no se realizaron tratamientos pregerminativos.

4.3.3.1. Talla de plántulas

A las plántulas del experimento de germinación se les calculó el índice raíz/vástago (longitud de raíz/longitud de vástago) de cada especie durante su desarrollo en 9 semanas dentro de la cámara de crecimiento. Para esto se midió semanalmente el largo del vástago y de la raíz de cada plántula (Guerra *et al.*, 2005).

4.3.4. Efecto de la densidad y la humedad del suelo a nivel intra e interespecífico en plántulas

Se evaluó el efecto de la variación en la densidad y la humedad del suelo en parámetros ecofisiológicos de plántulas de las dos especies de cactáceas columnares a nivel monoespecífico y ambas especies combinadas. Los parámetros que se registraron fueron la concentración de ácidos orgánicos, contenido de clorofila (a y b) y carotenoides. Para esto se realizaron experimentos de bloques completamente aleatorizados donde se establecieron los factores de densidad con dos niveles (alta y baja), humedad de suelo con dos niveles (húmedo y seco) y combinación de especies con dos niveles (monoespecífico y combinadas). Cada experimento tuvo una duración de ocho semanas.

Las semillas de las dos especies (± 17000 de cada una), se colocaron en 200 cajas Petri para cada especie con base de papel filtro dentro de una germinadora (SHEL LAB-2015, VWR International), con una temperatura de 30°C y con un fotoperiodo de 12 horas de luz (91 lm/m²) por 12 horas de oscuridad. Debido a que en ensayos previos se observó un desfase en el tiempo de germinación entre ambas especies, las semillas de *M. geometrizans* se colocaron cinco días previos que las de *I. dumortieri*.

En 12 almácigos de 30 cm x 45 cm fueron sembradas 1300 plántulas de dos semanas de edad de ambas especies en cada almacigo, tratando de que no sufrieran daños al trasplantarse, cada almacigo representó un bloque, los cuales fueron llenados con suelo del sitio de estudio. El suelo usado fue cernido.

El diseño experimental consistió en aplicar a cada almacigo la combinación de los niveles de cada factor, considerando que cada uno tuvo plántulas de una o de ambas especies (Fig. 1).

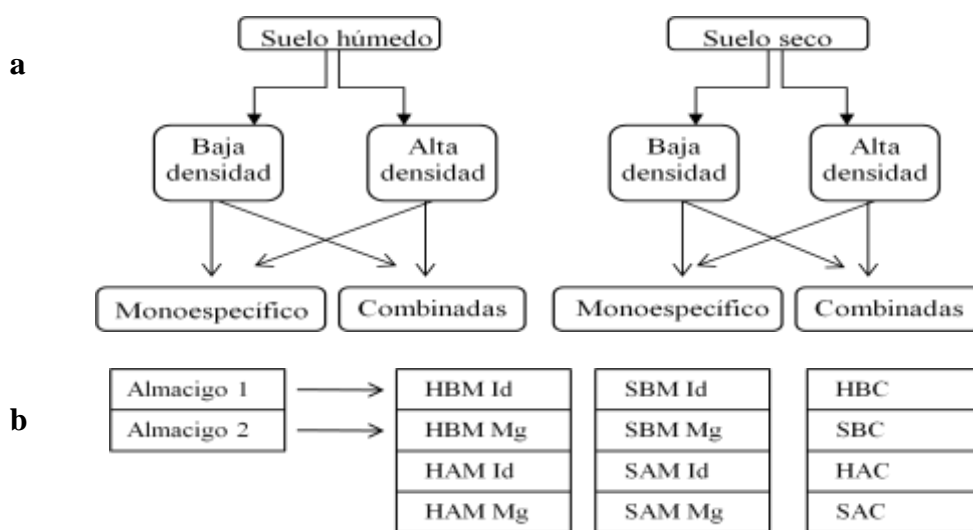


Figura. 1. (a) niveles de los factores humedad, densidad y combinación de especies. (b) combinaciones de los tres factores por almacigo donde, (H) es suelo húmedo, (S) suelo seco, (B) baja densidad, (A) alta densidad. (M) monoespecífico, (C) combinadas, (Id) *I. dumortieri* y (Mg) *M. geometrizans*.

Previo a la aplicación de los tratamientos, las plántulas permanecieron 15 días con riego para que se fijaran al sustrato, después de esos días los experimentos tuvieron una duración de 8

semanas desde la aplicación de los tratamientos bajo condiciones de laboratorio (temperatura entre 21 y 28°C, con una cantidad de luz de 323 lm/m² (E.E. 96.6).

Para el tratamiento con suelo húmedo, se efectuaron riegos cada tercer día. Mientras que para el tratamiento de suelo seco se interrumpieron los riegos hasta finalizar el experimento, el potencial hídrico del suelo fue de -0.09 Mpa (E.E. 0.01), en la primer semana a -7.3 Mpa (E.E. 0.06), en la última semana, teniendo una pérdida de peso promedio del 19.89% en la última semana.

Mientras que el factor densidad se estableció con dos niveles, donde baja densidad se considero cuando se sembró una plántula por cm² y como alta densidad cuando se sembraron cinco plántulas por cm². Para el caso de especies combinadas en baja densidad, se colocó una plántula de una especie junto a una plántula de la otra especie, separadas por 1 cm². En alta densidad, se colocaron cinco plántulas de una especie junto a cinco plántulas de la otra especie, separadas por un cm².

La medición de la concentración de ácidos orgánicos se efectuó semanalmente, en cada fecha de muestreo, se realizaron 4 lecturas cada 6 horas, mientras que para las clorofilas y carotenoides las mediciones fueron bisemanales realizando lecturas en dos muestras por cada tratamiento.

La medición de ácidos orgánicos se realizó a partir del 10 febrero de 2010 utilizando semillas del año 2009, además se hizo una repetición de este experimento, el cual empezó el día 26 de julio del 2010 donde se utilizaron semillas del 2010. La medición del contenido de clorofila (*a* y *b*) y carotenoides empezó el día 11 de octubre, utilizando semillas del año 2010.

4.3.4.1. Técnica para la medición de ácidos orgánicos

Para determinar la concentración de ácidos orgánicos o acidez titulable, en cada fecha de muestreo se tomaron al azar 40 plántulas procedentes de los diferentes tratamientos para realizar

dos repeticiones por hora, estas se maceran y se diluye en 20 mililitros de agua destilada, se coloca a hervir para romper las vacuolas para la extracción de los ácidos orgánicos, se mide el pH inicial de la muestra y se tituló con una solución valorada de NaOH 0.01N para estimar la concentración de ácidos orgánicos por unidad de peso fresco. Como el ácido málico tiene un PK_1 de 3.4 y un PK_2 de 5.1 a 25°C, la titulación se hizo a pH 7, ya que a esta medida se remueve el 99% del H^+ que puede disociarse (Nobel, 1988; Andrade *et al.*, 2007).

4.3.4 .2 Tipo de metabolismo fotosintético en plántulas

Se realizaron análisis de la concentración de ácidos orgánicos en plántulas de ambas especies que permanecieron durante 8 semanas bajo condiciones de cámara de crecimiento con una temperatura de 30°C y con un fotoperiodo de 12 horas de luz (11 lm/m^2) por 12 horas de oscuridad, donde se obtuvo una curva de acumulación de ácidos orgánicos, haciendo mediciones semanalmente durante 24 horas, 2 de cada especie cada 6 horas. Además con los datos de ácidos orgánicos o acidez titulable en los tratamientos del efecto de la humedad del suelo, la densidad y la combinación de plántulas, se generaron curvas semanales, en las cuales se mostraron los cambios de los ácidos orgánicos durante un lapso de 24 horas, obteniendo una curva de acumulación de ácidos orgánicos durante todo el tiempo de muestreo, donde se aprecia el tipo de metabolismo que tuvieron las plántulas.

4.3.4.3 Técnica para determinación de pigmentos fotosintéticos

La determinación de las clorofilas (*a* y *b*) y carotenoides se realizó usando el método de Arnon (Hernández, 2007). La extracción de las clorofilas se realizó para 1 g de tejido (aproximadamente 100 plántulas), el cual se maceró en un mortero con 2 ml de acetona al 80%, el contenido se vertió en un tubo de ensaye. Además se agregó 3 ml de acetona de un posterior enjuague del mortero. El homogeneizado se colocó en la oscuridad por cinco minutos y después

se centrifugó a 14000 r.p.m durante cinco minutos. Los sobrenadantes se colocaron en una cubeta de espectrofotómetro y se determinó la absorbancia de las muestras a 663, 645 y 450 nm (Guseinova *et al.*, 2005; Coca *et al.*, 2007).

Para determinar la concentración de clorofilas se utilizó la formula de MacKinney (1941), la cual se resume en lo siguiente:

$$Ca \text{ (mgL}^{-1}\text{)} = 12.7 (A_{663}) - 2.69 (A_{645})$$

$$Cb \text{ (mgL}^{-1}\text{)} = 22.9 (A_{645}) - 4.68 (A_{663})$$

$$C_{total} \text{ (mgL}^{-1}\text{)} = (20.2 A_{645}) + 8.02 (A_{663}) \text{ (Porra, 2005; Rodés y Collazo, 2006)}$$

En la determinación de carotenoides se utilizó la misma muestra de la concentración de clorofilas, sólo se cambió la longitud de onda en el espectrofotómetro a 450 nm.

Se utilizó la formula de Wettstein (1957) para determinar la concentración de carotenoides:

$$C_{car} \text{ (mgL}^{-1}\text{)} = 4.695 (A_{450}) - 0.268 (Ca+b) \text{ (Rodés y Collazo, 2006)}$$

Para la determinación de la concentración de clorofilas y carotenoides se consideró la ley de Lambert-Beer, la cual explica la relación exponencial entre la transmisión de luz a través de una sustancia y la concentración de la sustancia (Rodés y Collazo, 2006; Zamora, 2009).

4.4 Análisis estadísticos

Para realizar todos los análisis estadísticos se utilizaron los programas PAST (versión 2.02, Hammer y Harper, 2010) y MYSTAT (versión 12.02, Hewlett – Packard, una versión para estudiantes gratuita de SYSTAT). Para el análisis de las relaciones distancia – talla los datos de distancia, altura y cobertura se normalizaron usando la raíz cuadrada y por último para estandarizar los datos a cada valor de distancia, cobertura y altura se le dividió entre la media respectiva. Con los datos estandarizados se realizaron análisis de regresión lineal simple, donde

la pendiente de la regresión (b) indica la intensidad de la competencia y el valor del coeficiente de determinación (r^2) indica la importancia de la competencia.

Para el análisis de las relaciones distancia – potencial osmótico (Ψ_S) de la planta, se realizó el mismo procedimiento arriba descrito. Se determinaron las relaciones entre la distancia de los individuos, contra Ψ_S y contra la diferencia en el Ψ_S . Para esto último, se restó el mayor Ψ_S sobre el menor Ψ_S de cada planta del par de vecinos más cercanos. Además, se realizaron análisis de correlación entre la altura y potencial de los individuos, esto con la finalidad de determinar la influencia de la altura de los individuos en el potencial osmótico.

El porcentaje de germinación entre ambas especies fue analizado mediante una prueba de t . Previamente los porcentajes fueron transformados al arcoseno de la raíz cuadrada (Zar, 1996).

Mediante análisis de varianza se determinó el efecto de los siguientes factores: humedad del suelo con dos niveles (húmedo y seco), densidad de plántulas con dos niveles (alta y baja), y la combinación de plántulas intra e interespecifica (Zar, 1996). Se hizo un análisis individual para cada variable ecofisiológica (concentración de ácidos orgánicos, clorofilas a y b , y carotenoides). Además se consideró el tiempo de muestreo (mediciones semanales) como un factor, para saber si hubo cambios en las variables ecofisiológicas (concentración de ácidos orgánicos, clorofilas a y b , y carotenoides) ocurridos a lo largo del experimento y observar esos cambios semana a semana.

5. Resultados

5.1. Resultados de Distancia – Talla

La hipótesis que se tiene sobre esta relación de variables, es que a mayor distancia entre los individuos de ambas especies, la talla (cobertura y altura) de las plantas será mayor y a menor distancia la talla de las plantas será menor.

Considerando las relaciones distancia-cobertura, la competencia más importante se registró entre individuos de *Myrtillocactus geometrizans*, ya que a mayor distancia entre plantas la cobertura de los individuos aumento (Fig. 2). Sin embargo, se infiere que la competencia de mayor intensidad ocurre en la combinación inter-especifica, reflejándose en menores coberturas cuando las plantas están más cerca entre sí (Fig. 2). Entre individuos de *I. dumortieri* la competencia no es de gran importancia o intensidad, pero si muestra una pendiente significativa (Fig. 2).

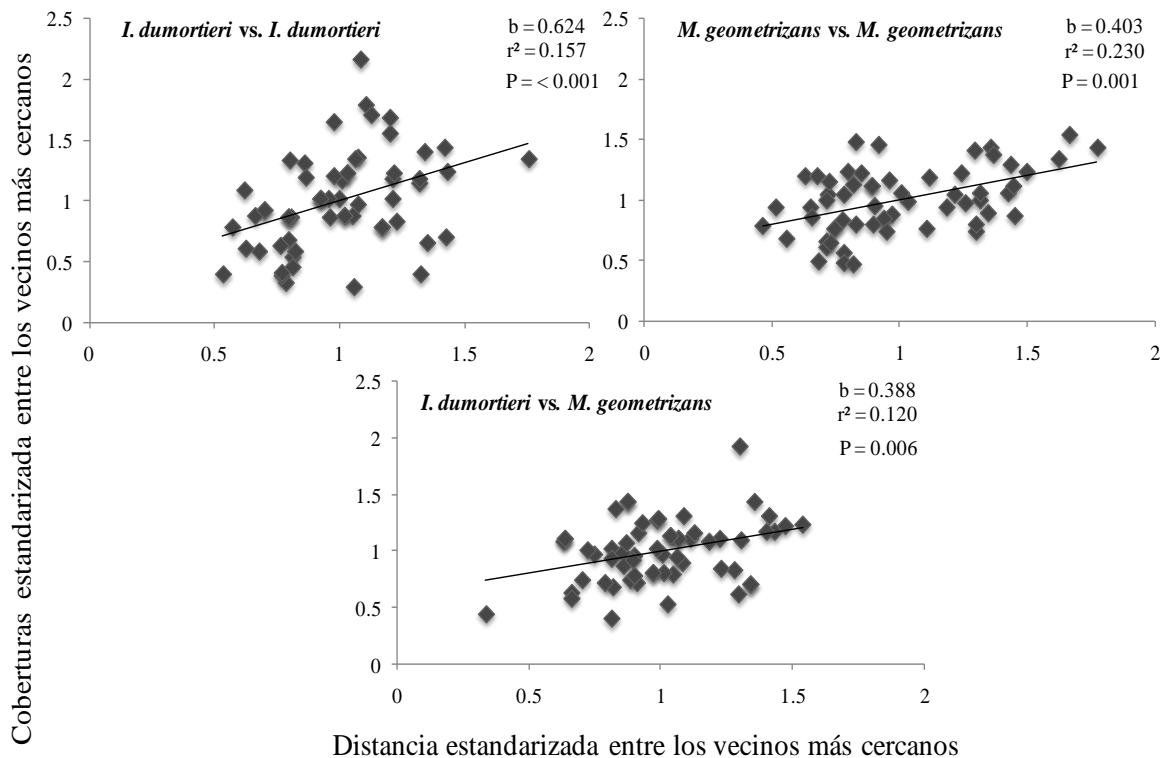


Figura 2. Medidas estandarizadas de distancia – cobertura de a nivel intraespecífico e interespecífico en las especies de *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*. (r^2) coeficiente de determinación y (b) la pendiente de la competencia.

Por otra parte, al considerar la relación distancia vs. altura de las plantas solo la combinación entre plantas de las dos especies (*I. dumortieri* vs. *M. geometrizans*) dio una pendiente significativa (Fig. 3). Sin embargo, comparada con la pendiente resultante de la relación distancia-cobertura, fue mucho menor. Los valores de r^2 fueron similares en los dos casos.

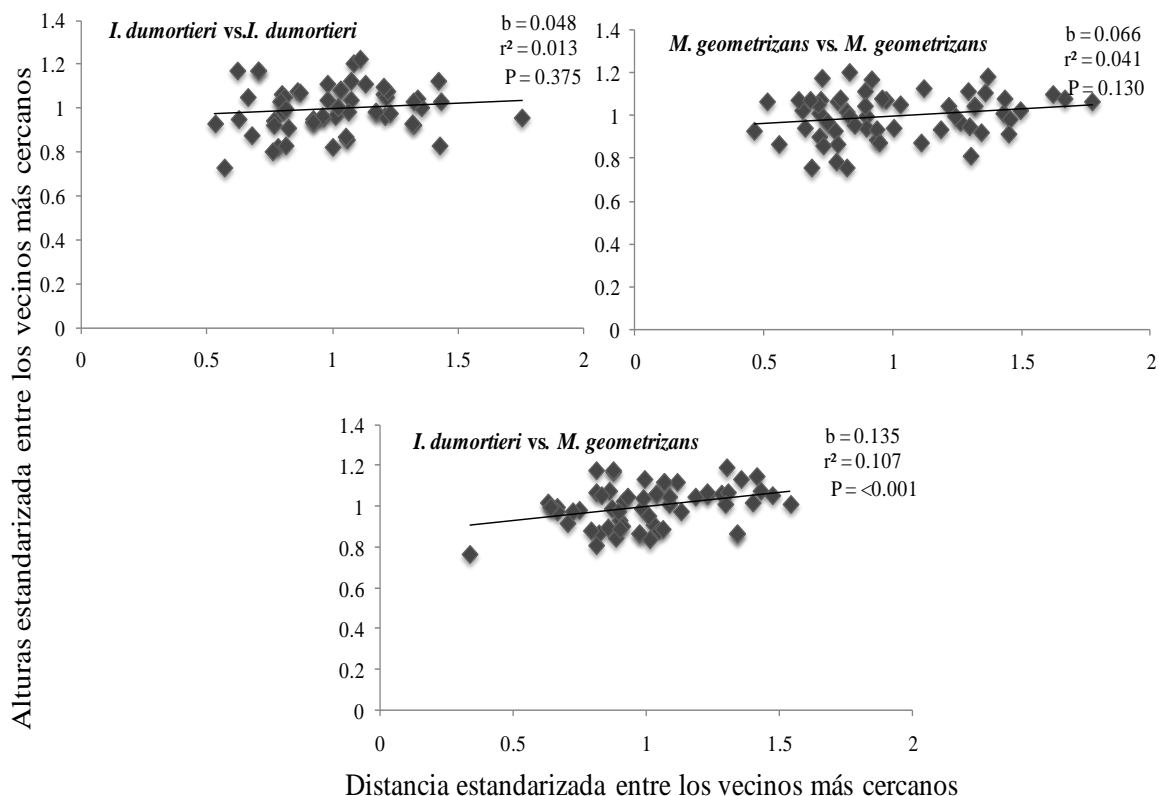


Figura 3. Medidas estandarizadas de distancia – altura a nivel intraespecífico e interespecífico, donde solo la combinación entre plantas de las dos especies (*Isolatocereus dumortieri* vs. *Myrtillocactus geometrizans*), dio una pendiente significativa. (r^2) coeficiente de determinación y (b) la pendiente de la competencia.

5.2. Relación Distancia – Potencial Osmótico

La hipótesis de esta relación entre variables es que a mayor distancia entre los individuos de ambas especies, el potencial osmótico de las plantas será mayor y la diferencia entre los potenciales osmóticos de los pares de plantas de ambas especies será menor. Cuando la distancia

entre los pares de individuos de ambas especies es corta, el potencial osmótico de las plantas será más negativo y la diferencia entre los potenciales osmóticos de los pares de plantas será mayor.

El potencial osmótico promedio de *I. dumortieri* durante la época seca fue de -0.469 (E.S. = 0.017) y para la de lluvias fue de -0.154 (E.S. = 0.015). Mientras que para *M. geometrizans* los valores fueron mayores con un promedio de -0.517 (E.S. = 0.031) en secas y de -0.162 (E.S. = 0.016) en lluvias. Durante la época seca las pendientes de la regresión, para ambas especies, no fueron significativas (Fig. 4). Sin embargo, en época de lluvias, la pendiente de la regresión entre la distancia de los individuos vs. la diferencia en potenciales entre pares de plantas de ambas especies (variable dependiente) sugiere una tendencia, que a mayor distancia entre los individuos de ambas especies, el potencial osmótico de las plantas aumenta (Fig. 5).

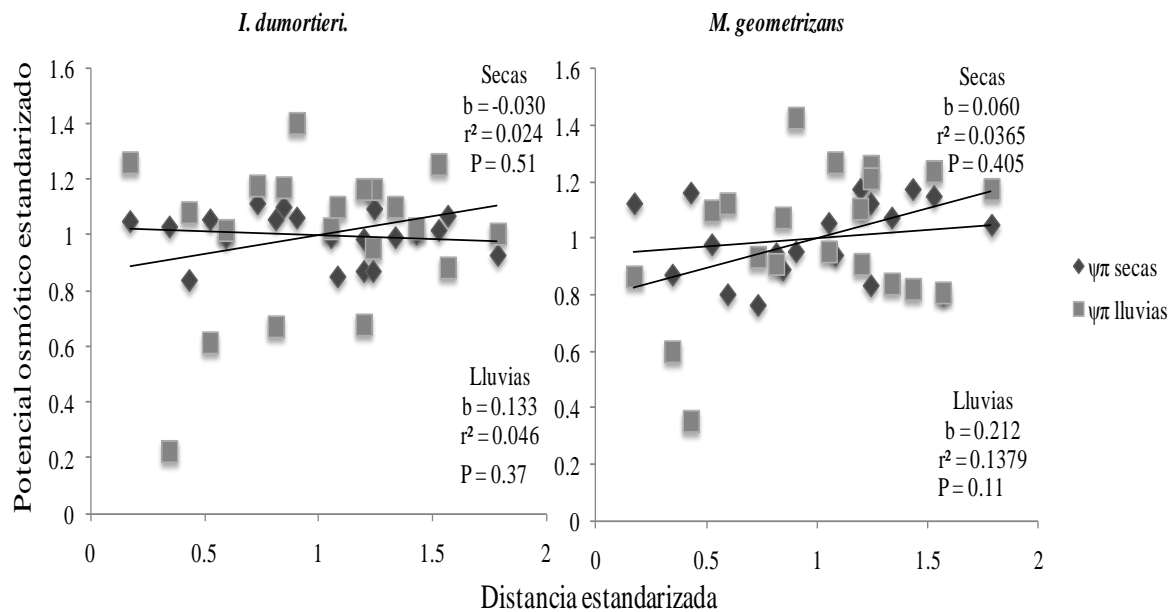


Figura 4. Diferencia en los parámetros de distancia entre los individuos más cercanos y el potencial osmótico en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* en las épocas de secas y lluvias. (r^2) coeficiente de determinación y (b) la pendiente de la competencia.

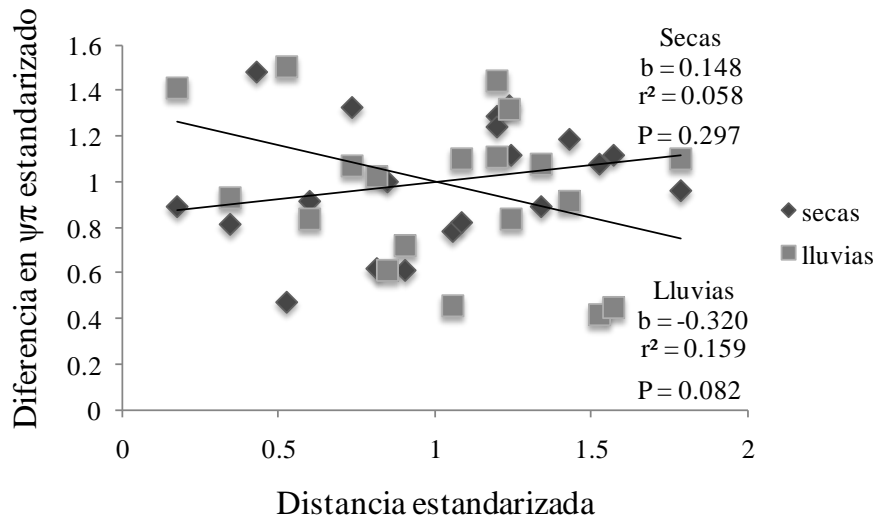


Figura 5. Distancia y la diferencia en el potencial osmótico las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* en las épocas de secas y lluvias. (r^2) coeficiente de determinación y (b) la pendiente de la competencia.

La altura de las plantas no tuvo una influencia significativa en el potencial osmótico, ya que la correlación entre estas variables no fue significativa para la época de lluvias y solo como excepción en el caso de *I. dumortieri* durante la época de secas la correlación fue significativa ($r = -0.49$, $P = 0.028$).

5.3. Germinación

Existe un desplazamiento en el tiempo de germinación de cinco a siete días aproximadamente entre las dos especies, la primera en germinar fue *Isolatocereus dumortieri*, esta especie empieza después del quinto día de sembrarse, en comparación con la especie *Myrtillocactus geometrizans*, la cual empieza la germinación al décimo día y esta tiene una mayor germinación después de la tercera semana (Fig. 6).

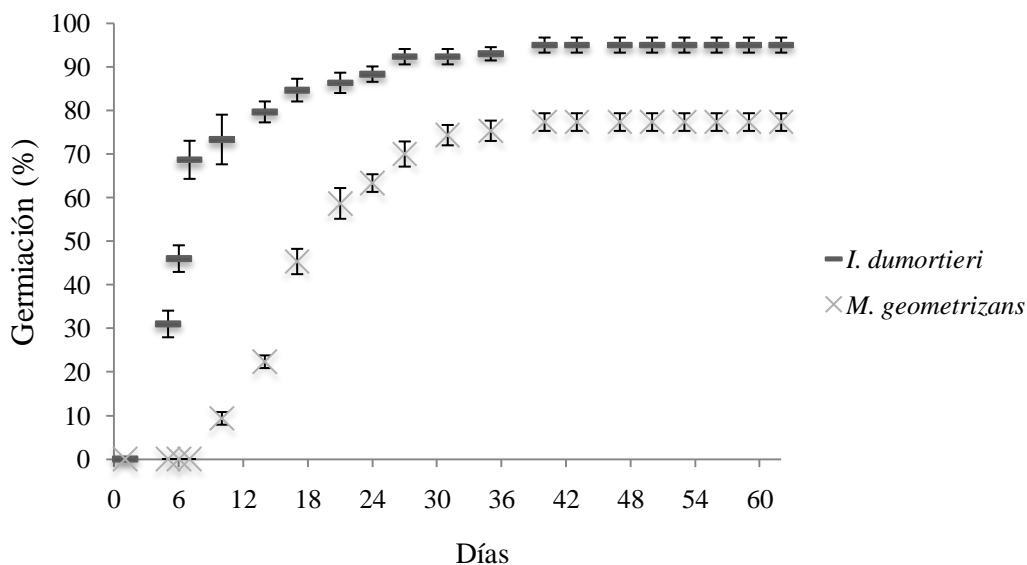


Figura 6. Diferencias en el porcentaje de germinación acumulado de las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*.

Ambas especies alcanzan el mayor porcentaje de germinación a los 40 días, *I. dumortieri* alcanzó el 95 % mientras que *M. geometrizans* el 77% esta diferencia fue significativa ($t = 3.083$, $P = 0.04$) (Fig. 6).

5.3.1 Talla de las plántulas

Los tamaños de las plántulas a lo largo de 9 semanas se mantuvieron relativamente homogéneos, el intervalo fue de 0.2 cm. La especie que alcanzó la mayor longitud del tallo y raíz fue *I. dumortieri*, durante todo el tiempo de muestreo. En la Figura 7 se muestra la variación del índice raíz/vástago de las plántulas a lo largo de 9 semanas. No hubo diferencias entre especies ($t = 0.35$, $P = 0.73$). Sin embargo, es notorio que las plántulas de *I. dumortieri* incrementaron el largo de su raíz en la novena semana.

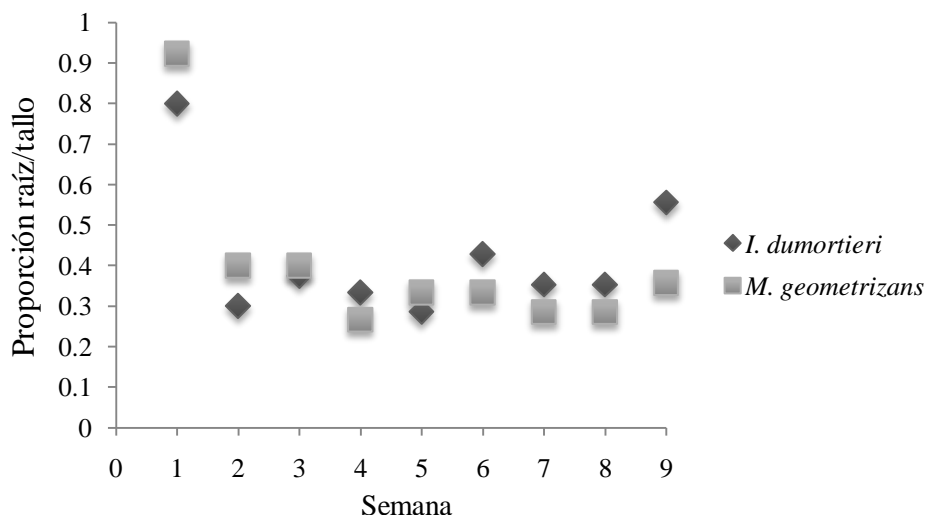


Figura 7. Índice raíz/vástago en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* durante 9 semanas de crecimiento.

5.4. Efecto de la densidad y humedad del suelo a nivel intra e interespecífico en plántulas.

5.4.1. Medición de ácidos orgánicos

La hipótesis que se consideró fue que en los tratamientos de suelo seco y alta densidad de plántulas, la concentración de ácidos orgánicos será mayor en comparación con los tratamientos de suelo húmedo y baja densidad de plántulas, esto debido a que estos últimos tratamientos se encuentran bajo condiciones favorables para las plántulas teniendo una mayor cantidad de recursos para cada una, por lo que la concentración de acidez será menor. Esto tanto a nivel intraespecífico como interespecífico.

Los cambios generados en la concentración de ácidos orgánicos (málico y cítrico, principalmente) entre los tratamientos, reflejaron que hay diferencias significativas entre ambas especies y los cuales están marcados por los niveles de factores de humedad del suelo y la densidad de plántulas. Estas diferencias se pueden apreciar a través de las ocho semanas de muestreo, el cual se representa en el análisis como el tiempo (Tabla 1, Fig. 8 - 10). Sólo el factor al que se le denominó Combinada, es decir, tratamientos intra o interespecíficos, no registraron diferencias (Tabla 1, Fig. 11). Además se encontraron diferencias significativas en las

interacciones entre los factores de tiempo-humedad, tiempo-combinada, especie-densidad, y densidad-combinada (Tabla 1).

Al evaluar las interacciones entre más de dos factores, no se encontraron diferencias significativas (Tabla1), por lo que sólo se presentan los resultados de interacción entre dos factores.

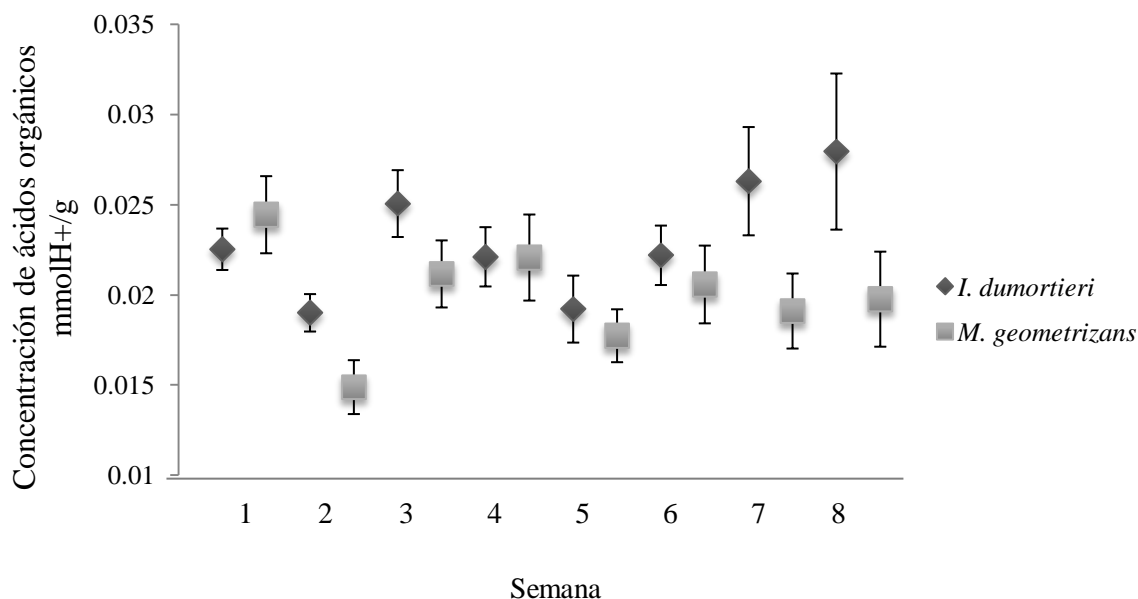


Figura 8. Valores promedio de la concentración de ácidos orgánicos en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* a lo largo de las 8 semanas que duraron los tratamientos.

La mayor concentración de ácidos orgánicos en ambas especies ocurrió en suelo seco, tanto en *I. dumortieri* (suelo seco, promedio= 0.025, E.E. \pm 0.001; suelo húmedo promedio= 0.020, E.E. \pm 0.001) como en *M. geometrizans* (suelo seco promedio= 0.021, E.E. \pm 0.001; suelo húmedo promedio= 0.018, E.E. \pm 0.001) (Tabla 1; Fig. 9). En el factor densidad la mayor concentración se registró en alta densidad, donde *I. dumortieri* tuvo mayores valores (alta densidad promedio= 0.026, E.E. \pm 0.001; baja densidad promedio= 0.019, E.E. \pm 0.001), mientras que en *M. geometrizans* la diferencia fue menor entre los niveles de este factor (alta densidad promedio= 0.020, E.E. \pm 0.001; baja densidad promedio= 0.019 E.E. \pm 0.001) (Tabla 1; Fig. 10). Como ya se mencionó el factor combinación de especies no generó diferencias

significativas entre los tratamientos intra e interespecífico por sí solo, sin embargo al unirse con los factores densidad y el tiempo de muestreo, las interacciones entre estos fueron significativas (Tabla 1; Fig. 11).

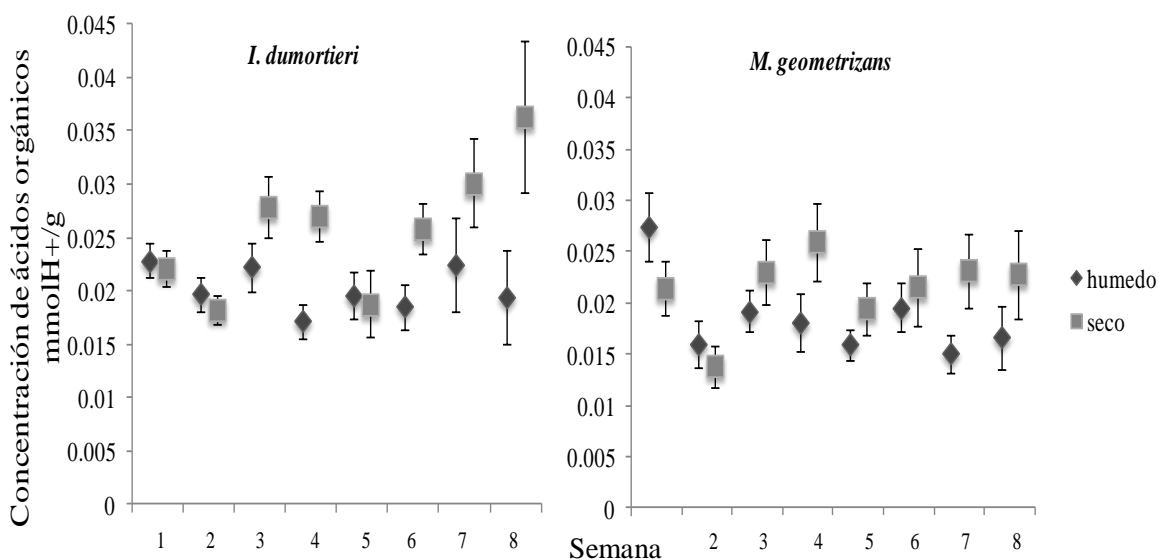


Figura 9. Diferencias en la concentración de ácidos orgánicos (malato) en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* en los tratamientos con suelo húmedo y suelo seco, durante las 8 semanas del tiempo de muestreo.

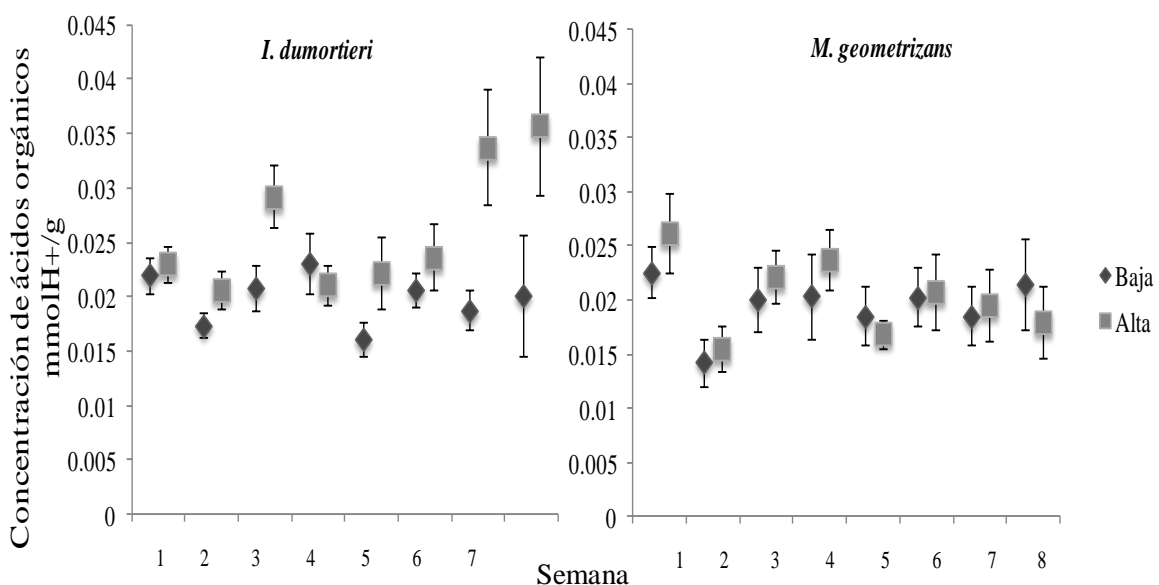


Figura 10. Diferencias en la concentración de ácidos orgánicos (malato) en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* en los tratamientos de diferentes densidades de plántulas por cm^2 (alta y baja), a lo largo de las 8 semanas que duraron los experimentos.

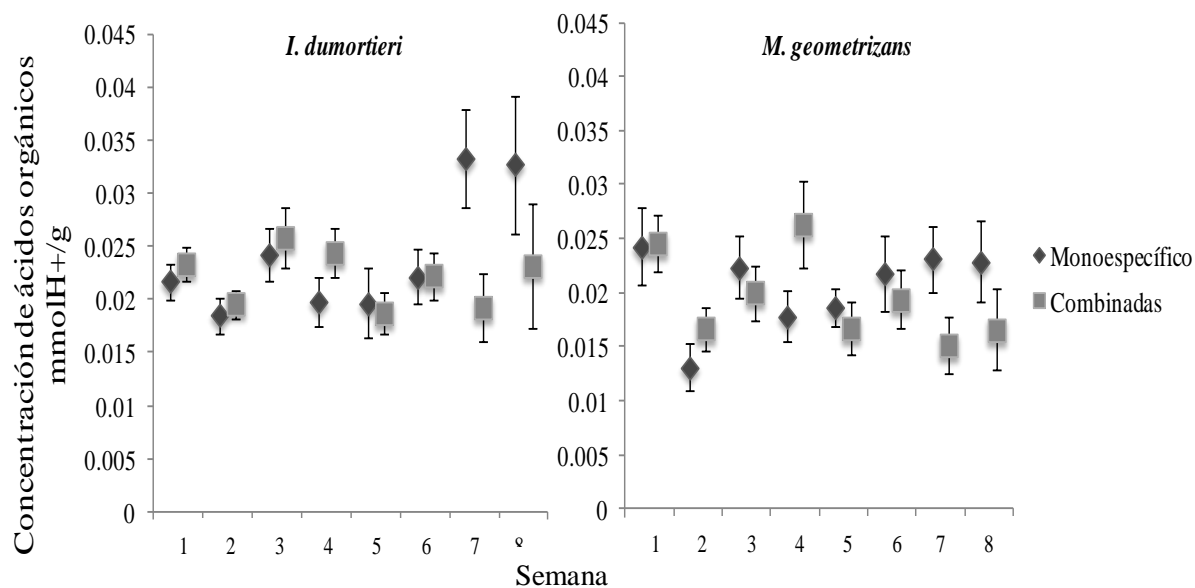


Figura 11. Diferencias en la concentración de ácidos orgánicos (malato) en ambas especies en los tratamientos donde tenemos a las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* a nivel mono-específico y combinado a lo largo de 8 semanas.

Tabla 1. Resultados de los análisis de varianza entre las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* para evaluar los efectos de los factores humedad del suelo, densidad de plántulas y especies combinadas, en la variación del contenido de ácidos orgánicos a través del tiempo de muestreo.

	gl	F	P
Tiempo	7	2.918	0.006
Especie	1	8.835	0.003
Humedad	1	16.923	0.001
Densidad	1	11.729	0.001
Combinación	1	2.125	0.146
Tiempo-Especie	7	1.394	0.206
Tiempo-Humedad	7	3.179	0.003
Tiempo-Densidad	7	0.752	0.628
Tiempo-Combinación	7	3.643	0.001
Especie-Humedad	1	1.627	0.203
Especie-Densidad	1	6.971	0.009
Especie-Combinación	1	0.161	0.689
Humedad-Densidad	1	0.005	0.942
Humedad-Combinación	1	0.005	0.944
Densidad-Combinación	1	7.51	0.006

5.4.2. Tipo de metabolismo fotosintético en plántulas en cámara de crecimiento y en los tratamientos de humedad del suelo, densidad de plántulas intra e interespecífico.

En el análisis de la vía fotosintética en ambas especies se plantea la hipótesis de que existen cambios en el tipo de metabolismo fotosintético dependiendo de las condiciones a las que se sometan las plántulas, teniendo una fotosíntesis MAC en plántulas que se encuentran bajo condiciones de suelo seco y alta densidad a nivel intra e interespecífico, en comparación con las plántulas que se encuentran bajo condiciones de suelo húmedo y baja densidad.

En plántulas de ambas especies, mantenidas en condiciones de la cámara de crecimiento durante 8 semanas, presentaron una curva de acumulación respectiva a la vía fotosintética MAC, aunque se aprecia una mayor concentración de ácidos orgánicos en *Myrtillocactus geometrizans* que en *Isolatocereus dumortieri* (Fig. 12), esta no fue significativa ($t = -1.29$, $P = 0.19$). Sin embargo las concentraciones de acidez fueron muy bajas.

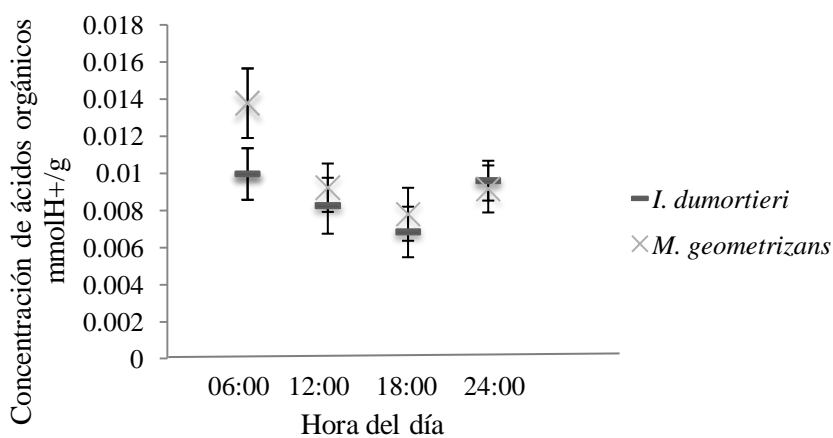


Figura 12. Valores promedio de acumulación de ácidos orgánicos en plántulas de las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* mantenidas en condiciones de la cámara de crecimiento con luz de 11 lm/m^2 , una temperatura de 30°C y regadas cada tercer día.

En los tratamientos de humedad del suelo y densidad de plántulas intra e interespecífico, los promedios de la concentración de ácidos orgánicos de las ocho semanas de muestreo, mostraron en ambas especies un comportamiento diferente al típico MAC (Fig. 13 y 14). El tipo de metabolismo que podrían estar presentándose en ambas especies es llamado MAC facultativo.

En el único caso donde ambas especies presentaron una curva de acumulación típica de MAC obligado, fue en el tratamientos suelo húmedo-baja densidad y especies combinadas “interespecífico” (HBC) (Fig. 13). Además la especie *M. geometrizans* presentó este metabolismo en el tratamiento de suelo seco- alta densidad, monoespecífico “intraespecífico” (SAM) (Fig. 14), teniendo la mayor concentración de ácidos orgánicos antes del amanecer, la cual disminuye durante el día y vuelve a elevarse durante la noche, sin alcanzar los valores encontrados cerca del amanecer. Sin embargo al igual que en plántulas que se mantuvieron en condiciones de la cámara de crecimiento, las concentraciones de acidez fueron muy bajas.

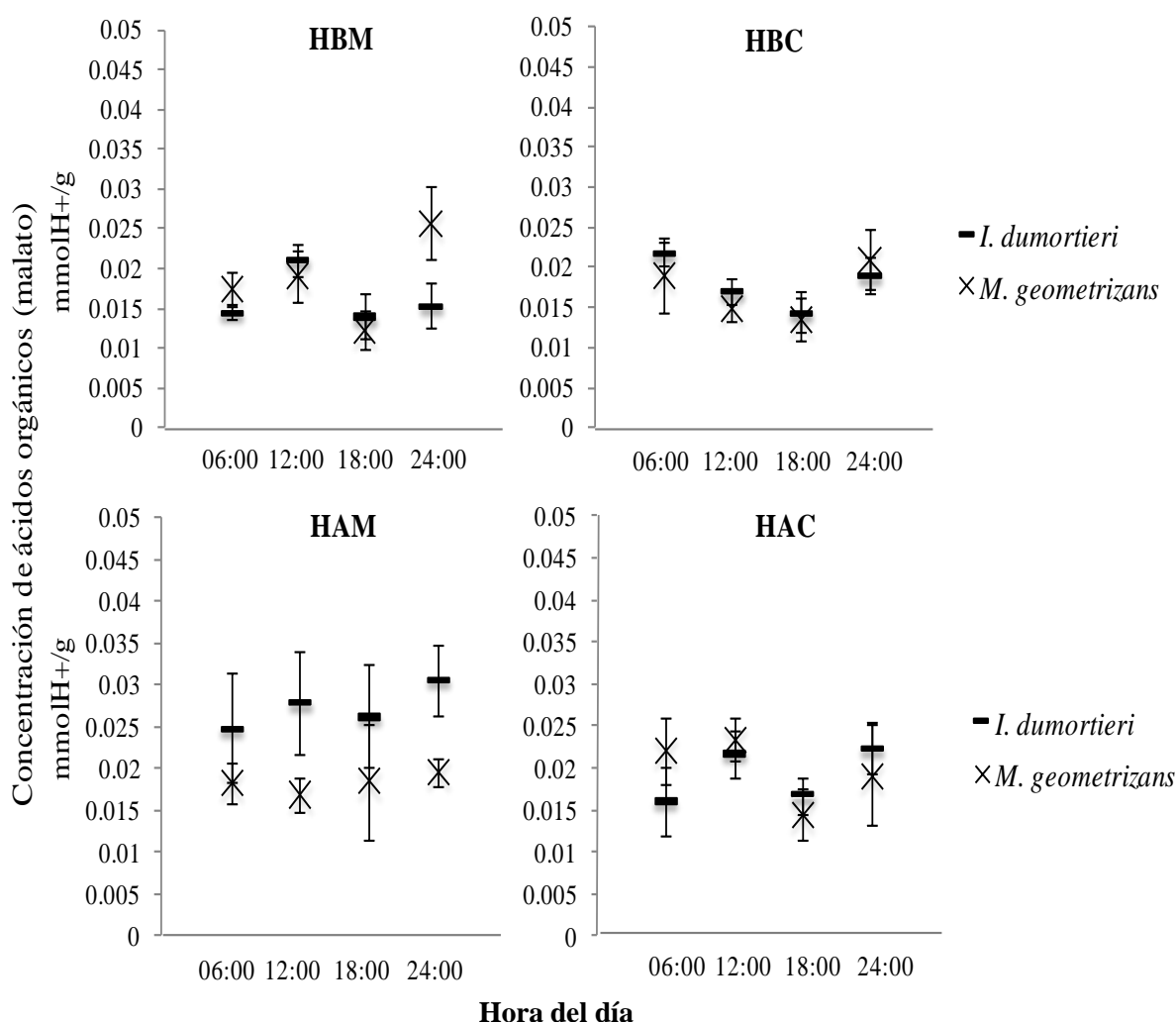


Figura 13. Valores promedio en la curva de acumulación de ácidos orgánicos durante las 8 semanas en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*, en tratamientos de riego. (H) suelo húmedo, (B) baja densidad, (A) alta densidad, (M) monoespecífico y (C) combinadas.

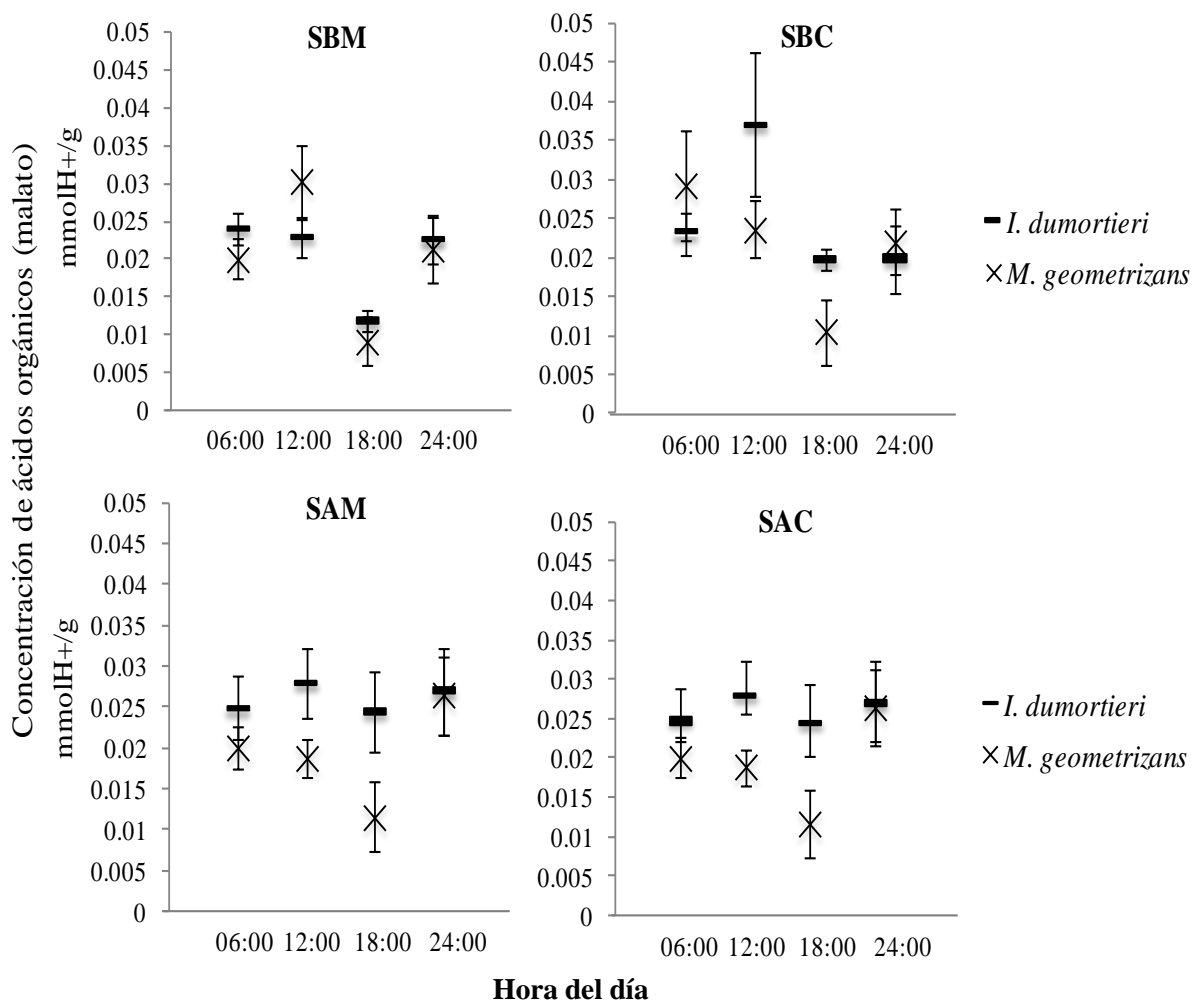


Figura 14. Valores promedio en la curva de acumulación de ácidos orgánicos durante las 8 semanas en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*, en tratamientos sin riego. (S) suelo seco, (A) alta densidad, (B) baja densidad, (M) mono-específico y (C) combinadas.

Las plántulas de todos los tratamientos tuvieron una vía fotosintética MAC facultativa en las semanas 1 y 3, así como de la semana 5 a la 8 (Tabla 2). Durante las semanas 2 y 4, ambas especies mostraron MAC principalmente en tratamientos de baja densidad (Tabla 2).

Tabla 2. Presencia de la vía fotosintética MAC en todos los tratamientos a lo largo de las 8 semanas de muestreo, donde se muestra la semana 0, en la cual fue el último riego en los tratamientos de suelo seco. Los tratamientos fueron realizados combinando los niveles de los factores humedad del suelo, densidad y combinación de especies, donde S = suelo seco, H = suelo húmedo, B= baja densidad, A = alta densidad, M = combinación intraespecifica y C = combinación interespecifica. √ indica MAC obligado, 0 indica MAC facultativo.

Tratamiento	Especie	Semana 0	1	2	3	4	5	6	7	8
HBM	<i>I. dumortieri</i>	0	0	√	0	√	0	0	0	0
	<i>M. geometrizans</i>	√	0	√	0	0	0	0	0	0
HAM	<i>I. dumortieri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>M. geometrizans</i>	√	0	0	0	√	0	0	0	0
HBC	<i>I. dumortieri</i>	0	0	√	0	√	0	0	0	0
	<i>M. geometrizans</i>	√	0	√	0	0	0	0	0	0
HAC	<i>I. dumortieri</i>	√	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>M. geometrizans</i>	√	0	0	0	0	0	0	0	0
SBM	<i>I. dumortieri</i>	0	0	√	0	0	0	0	0	0
	<i>M. geometrizans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SAM	<i>I. dumortieri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>M. geometrizans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SBC	<i>I. dumortieri</i>	√	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>M. geometrizans</i>	0	0	√	0	√	0	0	0	0
SAC	<i>I. dumortieri</i>	√	0	√	0	0	0	0	0	0
	<i>M. geometrizans</i>	0	0	√	0	0	0	0	0	0

5.4.3. Medición de pigmentos fotosintéticos

La hipótesis que se planteó es que habrá diferencias entre los pigmentos fotosintéticos, teniendo una mayor concentración en los tratamientos de suelo seco y alta densidad de plántulas en comparación con los tratamientos de suelo húmedo y baja densidad de plántulas, esto debido a que las plántulas necesitan una mayor cantidad de pigmentos para mantener el funcionamiento de su fotosistema bajo condiciones de estrés. Esto tanto a nivel intraespecífico como interespecífico.

En cuanto la concentración de clorofilas (*a* y *b*) se registraron diferencias en los niveles del factor densidad y la variación en el tiempo (Tabla 3 y 4; Fig. 15). Solo los valores de clorofila *b* mostraron diferencias significativas entre especies y en cuanto al factor humedad

(Tabla 4; Fig. 16). La combinación de las plántulas de forma interespecífica e intraespecífica no registró diferencias significativas pero estas si obtuvieron interacción con el tiempo y la densidad (Tabla 3 y 4).

La mayor concentración de clorofila *b* ocurrió en *M. geometrizans* (22.114 mgL^{-1} , EE= 1.315) en comparación con *I. dumortieri* (19.116 mgL^{-1} , EE = 1.414). A su vez, tanto en clorofila *a* como la *b* en el suelo seco obtuvieron los valores más altos (*I. dumortieri*, clorofila *a* = 16.018 mgL^{-1} , EE = 1.03, clorofila *b* = 21.488 mgL^{-1} , EE = 2.055; *M. geometrizans*, clorofila *a* = 16.379 mgL^{-1} , EE = 1.206, clorofila *b* = 24.161 mgL^{-1} , EE = 1.878,), en comparación con el suelo húmedo (*I. dumortieri*, clorofila *a* = 14.382 mgL^{-1} , EE = 0.888, clorofila *b* = 16.744 mgL^{-1} , EE = 1.813; *M. geometrizans*, clorofila *a* = 16.02 mgL^{-1} , EE = 1.039, clorofila *b* = 20.066 mgL^{-1} , EE = 1.751).

La concentración de carotenoides difirió significativamente entre especies. Además la humedad del suelo y la densidad de plántulas tuvieron diferencias significativas entre los niveles (Tabla 5; Fig. 16 y 17). Las interacciones de estos factores con el tiempo fueron significativas. Además, la densidad y la combinación de plántulas intra e interespecífica fue significativa (Tabla 5).

La mayoría de las interacciones entre los factores humedad del suelo, densidad de plántulas y la combinación de especies a través del tiempo de muestreo generaron diferencias en más de un pigmento fotosintético (concentración de clorofila *a*, *b* y carotenoides) (Fig. 15-17). Las interacciones entre los factores que no presentaron diferencias significativas en la concentración de clorofila *a*, *b*, y carotenoides fueron: especie - humedad, especie - combinación y humedad – combinación (Tabla 3-5).

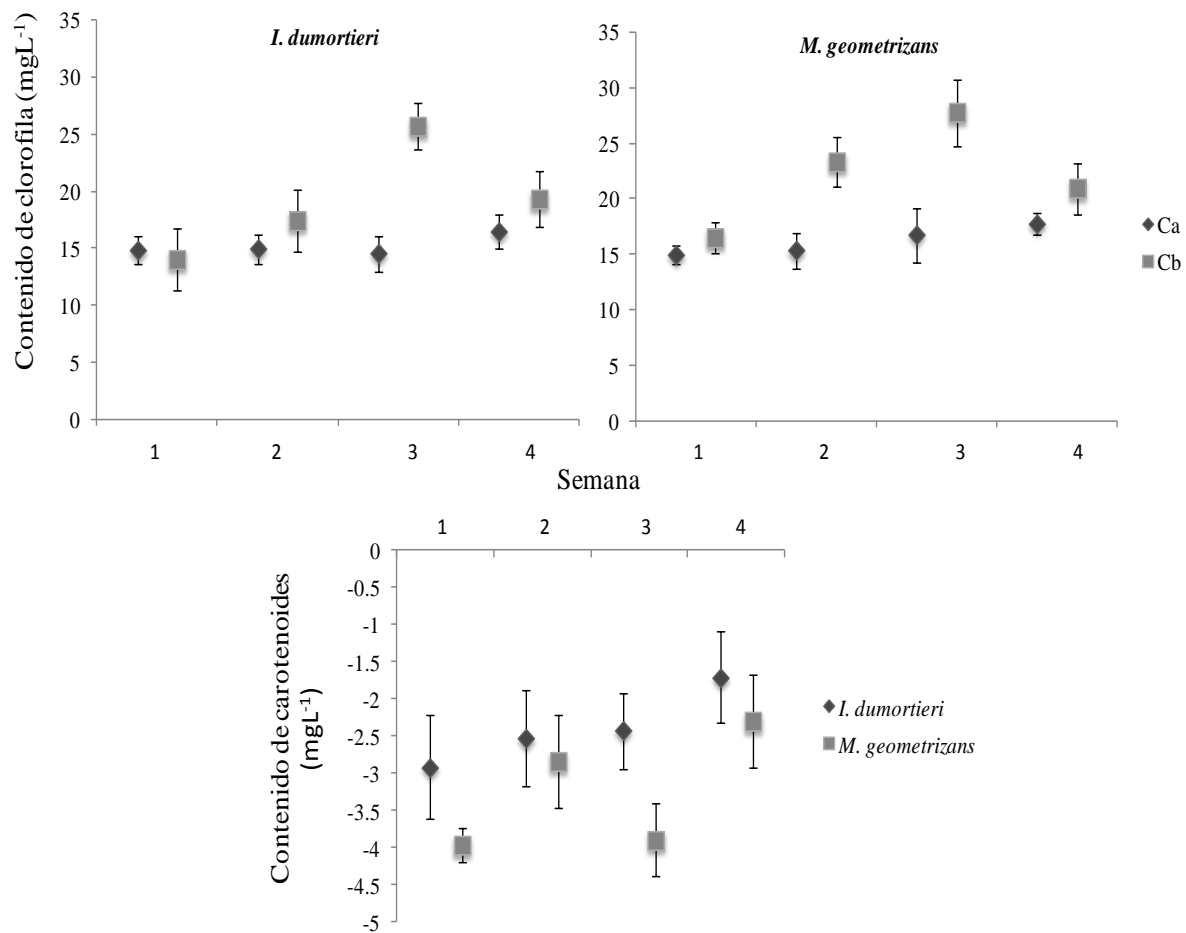


Figura 15. Contenido de clorofila *a*, *b* y carotenoides en plántulas de *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*, a través del tiempo de muestreo, registrando diferencias significativas.

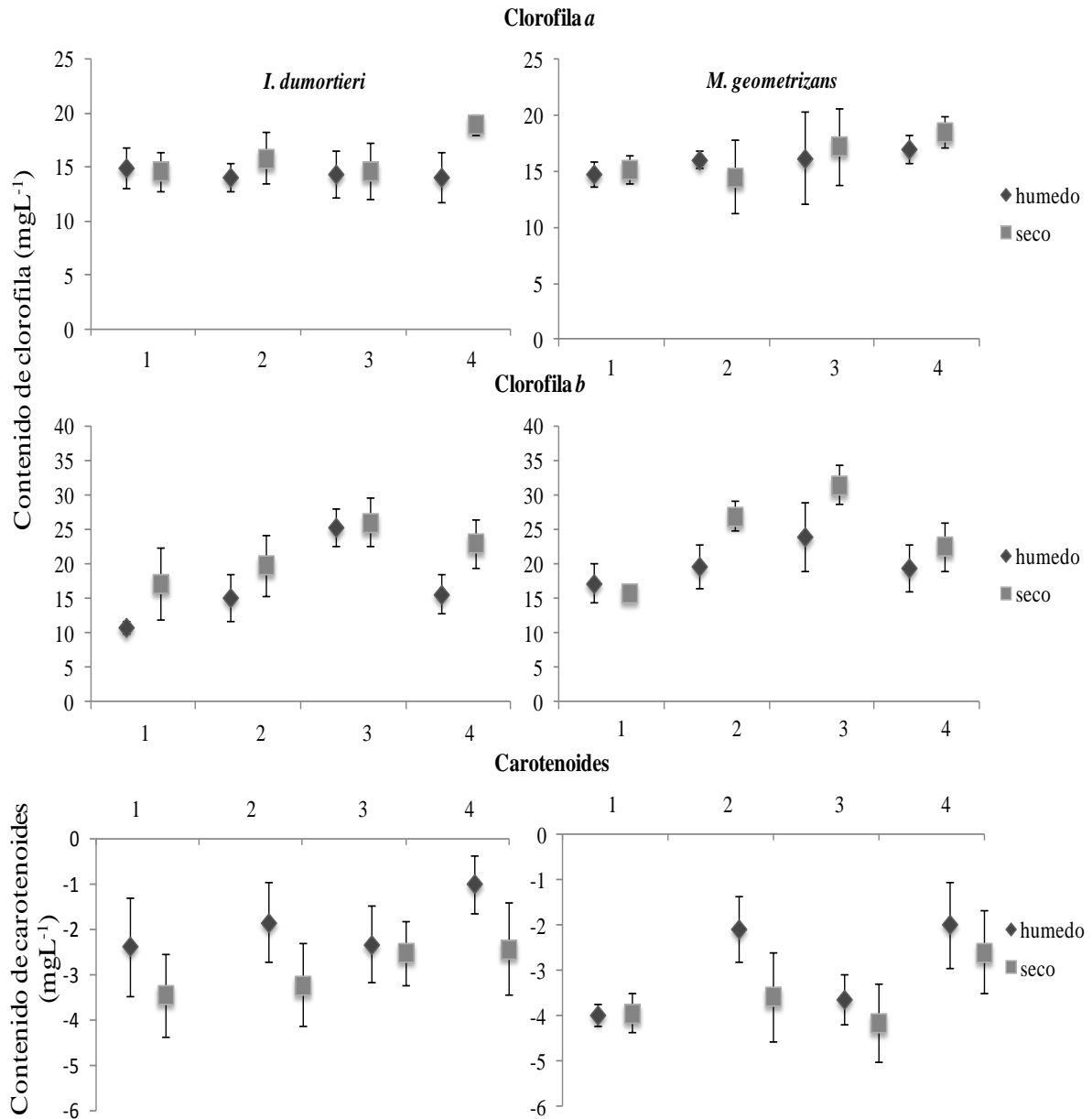


Figura 16. Contenido de clorofila *a*, *b* y carotenoides en plántulas de *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*, a través del tiempo de muestreo, en los tratamientos de humedad (húmedo y seco).

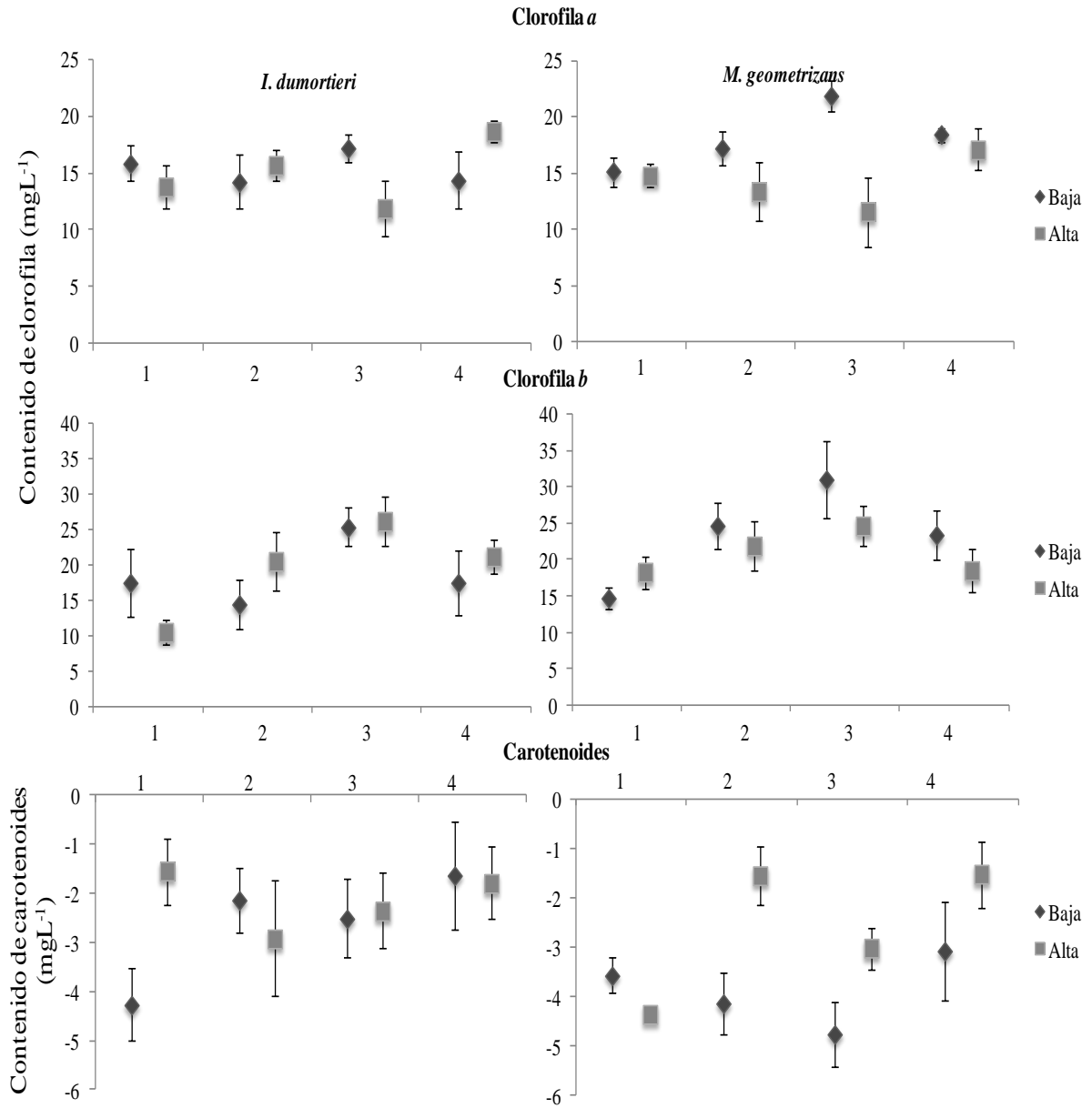


Figura 17. Contenido de clorofila *a*, *b* y carotenoides en plántulas de *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*, a través del tiempo de muestreo, en los tratamientos de densidad (alta y baja).

Tabla 3. Análisis de ANOVA para la interacción entre los factores humedad, densidad y especies combinadas, en la concentración clorofila *a* en el tiempo y dependiendo de la especie en un nivel interespecífico entre *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*.

	gl	F	P
Tiempo	3	13.659	0.001
Especie	1	1.087	0.301
Humedad	1	0.639	0.427
Densidad	1	41.089	0.001
Combinación	1	0.908	0.344
Tiempo - Especie	3	2.457	0.071
Tiempo - Humedad	3	0.153	0.927
Tiempo - Densidad	3	16.243	0.001
Tiempo - Combinación	3	14.724	0.001
Especie - Humedad	1	0.003	0.96
Especie - Densidad	1	8.738	0.004
Especie - Combinación	1	0.009	0.924
Humedad - Densidad	1	0.284	0.596
Humedad - Combinación	1	0.786	0.379
Densidad - Combinación	1	14.002	0.001

Tabla 4. Análisis de ANOVA para la interacción entre los factores humedad, densidad y especies combinadas, en la concentración clorofila *b* a través del tiempo y dependiendo de la especie en un nivel interespecífico entre *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*.

	gl	F	P
Tiempo	3	36.349	0.001
Especie	1	7.438	0.008
Humedad	1	19.253	0.001
Densidad	1	5.741	0.02
Combinación	1	0.917	0.342
Tiempo - Especie	3	3.908	0.013
Tiempo - Humedad	3	1.67	0.182
Tiempo - Densidad	3	2.747	0.05
Tiempo - Combinación	3	13.059	0.001
Especie - Humedad	1	0.68	0.412
Especie - Densidad	1	0.893	0.348
Especie - Combinación	1	0.005	0.944
Humedad - Densidad	1	12.738	0.001
Humedad - Combinación	1	0.835	0.364
Densidad - Combinación	1	4.345	0.041

Tabla 5. Análisis de ANOVA para la interacción entre los factores humedad, densidad y especies combinadas, en la concentración carotenoides a través del tiempo y dependiendo de la especie en un nivel interespecífico entre *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*.

	gl	F	P
Tiempo	3	10.193	0.001
Especie	1	20.413	0.001
Humedad	1	21.725	0.001
Densidad	1	59.292	0.001
Combinación	1	0.925	0.34
Tiempo - Especie	3	6.705	0.001
Tiempo - Humedad	3	3.185	0.03
Tiempo - Densidad	3	1.549	0.211
Tiempo - Combinación	3	18.713	0.001
Especie - Humedad	1	0.045	0.832
Especie - Densidad	1	1.109	0.296
Especie - Combinación	1	0.484	0.489
Humedad - Densidad	1	2.32	0.133
Humedad - Combinación	1	0.086	0.77
Densidad - Combinación	1	7.918	0.006

En general en los tratamientos tanto en suelo húmedo como suelo seco se encontró una mayor concentración de clorofila *b* sobre la clorofila *a*, solo en los tratamientos de suelo húmedo y baja densidad de plántulas en la especie *I. dumortieri* el porcentaje de clorofila *a* y *b* fue muy similar, pero en los otros tratamientos si se encontraron diferencias ($t = -5.512$, $P = 0.001$). Sin embargo en la especie *M. geometrizans* en todos los tratamientos el porcentaje de clorofila *b* fue mayor al de la clorofila *a* ($t = -6.428$, $P = 0.001$) (Fig. 18).

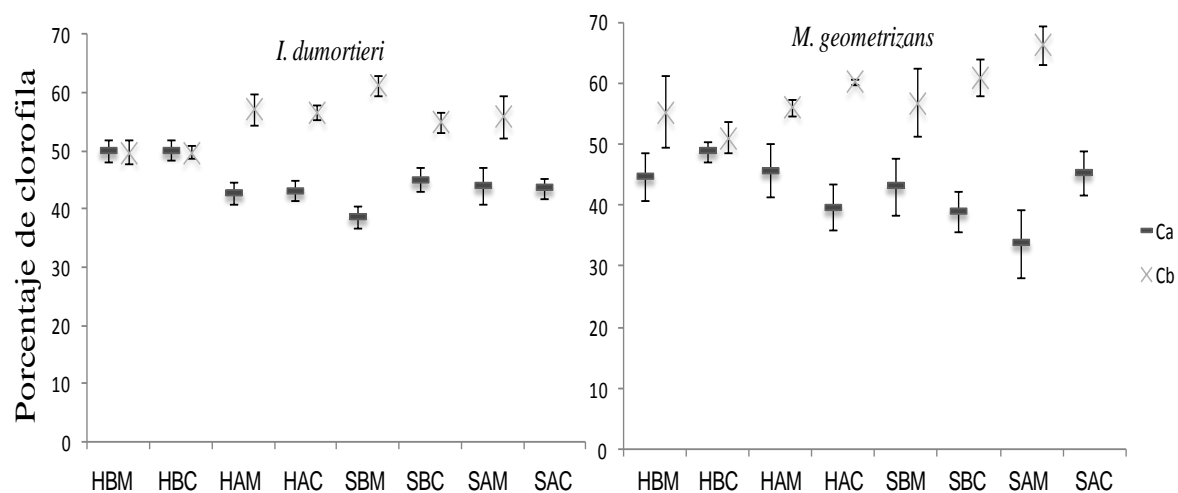


Figura 18. Porcentaje de la concentración de las clorofilas *a* y *b*, en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*, en tratamientos con riego y sin riego. (S) suelo seco, (H) húmedo, (A) alta densidad, (B) baja densidad, (M) monoespecífico y (C) combinadas.

6. Discusión

Relación distancia – talla

Uno de los principales debates en la ecología se centra en los mecanismos que permiten la interacción entre las plantas, la cual puede tener una representación en los vecinos positiva (facilitación), negativa (competencia) o neutral. La competencia ocurre cuando las plantas utilizan el mismo recurso. Por lo tanto la distribución actual de estos individuos se debe principalmente a la cantidad de recursos, la heterogeneidad abiótica y las interacciones de diferentes tallas con la densidad de individuos, la plasticidad morfológica y la mortalidad, dándonos la oportunidad de analizar los efectos de la competencia por medio de la relación entre la distancia, talla y densidad de las plantas vecinas (Pianka, 1982; Begon *et al.*, 1990; Flores-Flores y Yeaton, 2000; Herrera y Pellmyr, 2002; Armas, 2004). Sin embargo, diversos autores sugieren que no existe la competencia debido a que la capacidad de supervivencia se da principalmente por la diferenciación del nicho (Nobel, 1996).

El crecimiento dependiendo de la distancia entre las plantas está basado en el supuesto de que mientras más cerca estén los vecinos de la planta focal, el crecimiento de estas puede ser reducido o completamente suprimido, siendo más pequeñas y tendrán una menor sobrevivencia, es decir, la suma de las plantas vecinas debería estar inversamente correlacionadas a la distancia entre ellas, es decir, el grado de competencia entre tallas de plantas aumenta con la densidad, porque tienen menos recursos disponibles para cada una (Pielou, 1960; Pielou, 1962; Yeaton y Cody, 1976; Yeaton *et al.*, 1977; Gulmon *et al.*, 1979; Nobel, 1981; Briones *et al.*, 1996; Schwinning y Weiner, 1998; Bauer *et al.*, 2004; Armas, 2004; Weiner y Damgaard, 2006). Las plantas de mayor tamaño tienen una ventaja desproporcionada sobre individuos pequeños en la competencia, suprimiendo el crecimiento de estos, de tal modo que hay una diferencia en la talla entre los competidores. A este fenómeno se le conoce como competencia de talla asimétrica,

dominancia o supresión (Gulmon *et al.*, 1979; Nobel, 1981; Goldberg, 1990; Schwinning y Weiner, 1998; Armas, 2004; Weiner y Damgaard, 2006).

El análisis de regresión permite inferir las diferencias en tamaño causadas por su ubicación espacial, (talla de los vecinos y la distancia entre ellos), una pendiente positiva podría ser interpretada como el resultado de la competencia (Pielou, 1962; Yeaton y Cody 1976; Briones *et al.*, 1996, Bauer *et al.*, 2004; Larrea-Alcázar y Soriano, 2006). Una vez encontrando esta relación estadísticamente significativa, se pueden distinguir dos aspectos: la importancia y la intensidad (Briones *et al.*, 1996). En este estudio, la competencia más importante entre los factores distancia y cobertura se registró entre los individuos de *Myrtillocactus geometrizans*, lo cual indica una mayor competencia a nivel intraespecífico. Según Briones *et al* (1996), si la interacción entre las plantas está solamente afectada por la competencia esta será muy importante aunque sea de baja o alta intensidad, pero si en esta interacción intervienen otros factores como el estrés abiótico, disturbio, entre otros, la competencia no es importante aunque la intensidad sea alta o baja. La principal importancia de la competencia es básicamente el ocupar un espacio y esto da como resultado un crecimiento densodependiente y su mortalidad (Casper y Jackson, 1997; Weiner y Damgaard, 2006).

Al evaluar la intensidad de la competencia se encontró que la de mayor intensidad fue a nivel interespecífico entre los individuos de *M. geometrizans* e *I. dumortieri*, reflejando que la competencia no sólo se debe al tamaño entre los individuos sino que otros factores tanto abióticos como bióticos afectan el rendimiento de las plantas de estas especies, por ejemplo la tasa de crecimiento relativo, biomasa, densidad de raíces finas y área de superficie total, pero el factor principal que afecta la relación entre la intensidad de la competencia y las tallas asimétricas en grandes distancias es el nivel de recursos del suelo (Casper y Jackson, 1997; Schwinning y Weiner, 1998). Cuando las plantas ya están establecidas, la competencia por

nutrientes y luz aumenta, y esto se traduce en mayores coberturas en algunas plantas y un incremento en la densidad de individuos (Casper y Jackson, 1997).

En cuanto a la altura de las plantas solo se encontró relación significativa a nivel interespecífico, indicando que a mayor distancia entre los individuos la altura aumenta. Debido a lo anterior se puede apreciar que los caracteres de cobertura y altura de los individuos son una gran expresión de las diferencias entre especies, la estrategia incluye la capacidad de generar tallo y persistir en el tiempo (Goldberg, 1990; Weiner y Damgaard, 2006). Uno de los modelos mejor aceptados para explicar la competencia es el de la zona de influencia, este explica que las relaciones espaciales entre individuos pueden influir en las interacciones competitivas. Aunque los recursos dentro de un área sean repartidos uniformemente, los individuos que son más pequeños captan menos recursos potenciales en la zona de influencia que los individuos grandes (Schwinning y Weiner, 1998).

Para saber más a fondo el impacto de la competencia sobre las dinámicas en la población o comunidad es importante saber qué tipo se está llevando a cabo (simétrico o asimétrico). Al comparar las pendientes a nivel intraespecífico de ambas especies (*I. dumortieri* y *M. geometrizzans*), se encontró que existe una intensa competencia asimétrica, esto se puede apreciar debido a que ambas pendientes son significativas y diferentes de cero, explicando que la distancia que separa a los individuos de estas especies, les permite generar una mayor masa y cobertura aumentando la diferencia en tamaño, detectando una fuerte competencia asimétrica debido a que el aumento de vecinos en distancias cortas hace más intensa la competencia, la cual está influenciada principalmente por la cantidad de recursos a nivel local (Schwinning y Weiner, 1998; Bauer *et al.*, 2004; Weiner y Damgaard, 2006).

Relación distancia – potencial osmótico

El factor que favorece la competencia entre plantas vecinas es el estrés hídrico debido a la sequía sobre todo en zonas áridas y semiáridas, teniendo una disminución en el potencial osmótico ($\Psi\pi$), el cual influye en la morfología, crecimiento y reproducción de las cactáceas (Hanscom y Ting, 1978; Grigg *et al.*, 2010). Cuando un recurso disminuye significativamente debido a que éste se ha agotado por la captación de otras plantas, la velocidad de crecimiento de las plantas disminuye (Schwinning y Weiner, 1998). Lo que se espera es que mientras haya más distancia entre las plantas de diferentes especies, el potencial osmótico sea menos negativo, debido a que hay una mayor área en la cual se pueda obtener una mayor cantidad de recursos y a menor distancia entre los individuos el área para obtener sus recursos disminuye (Gulmon *et al.*, 1979; Polis, 1991; Rodríguez-Dorantes y García-Castañeda, 2003; Briones *et al.*, 1998; Tambusi, 2004). Lo anterior se debe a que una parte fundamental es el sistema de raíces, las cuales en individuos cercanos disminuyen los recursos de las zonas de alrededor de la planta y restringen la captación de recursos a otras (Schwinning y Weiner, 1998). Sin embargo en las especies *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* durante la época de secas no se encontró diferencias en el potencial osmótico de los individuos dependiendo de la distancia entre ellos, indicando que no existe competencia entre ellas durante la época seca del año. Se esperaba que durante la temporada de lluvias se encontrara competencia por la adquisición de agua reflejado en el potencial osmótico de las plantas, lo cual no ocurrió dado que no se registraron relaciones significativas entre ambas especies en el potencial osmótico de los individuos. Sin embargo; al obtener la diferencia entre los potenciales osmóticos de los pares de plantas de ambas especies en la época de lluvias, se encontró que a mayor distancia entre los individuos, es menor la diferencia entre sus potenciales osmóticos, debido a que hay una mayor cantidad de agua disponible. Los patrones encontrados en este estudio podrían estar explicados por adaptaciones en el uso desigual de la distribución de agua y la disponibilidad del recurso, lo cual es común en

estas zonas, debido a la textura y topografía del suelo (Gulmon *et al.*, 1979; Polis, 1991; Briones *et al.*, 1998; Rodríguez-Dorantes y García-Castañeda, 2003; Tambusi, 2004).

El no haber encontrado competencia entre ambas especies es el resultado de que las cactáceas y otras plantas suculentas evitan las sequías guardando una reserva de grandes volúmenes de agua en órganos frescos como tallo y raíces, desarrollado numerosas adaptaciones como cutículas gruesas y estomas hundidos, es decir, la escasez de agua puede ser tolerada sin ningún tipo de competencia, ya que cuando la disponibilidad de agua en las raíces disminuye, las plantas tienden a limitar la pérdida de ésta por evapotranspiración, cerrando los estomas y disminuyendo el flujo de agua través de la planta, lo cual también reduce el crecimiento (Polis, 1991; Rodríguez-Dorantes y García-Castañeda, 2003; Graham y Andrade, 2004; Tambusi, 2004; Lombardini, 2006; Le y McQueen-Mason, 2006).

Las diferencias entre las tallas de los individuos también son importantes ya que las plantas grandes pueden mantener la transpiración y su fotosíntesis por periodos más largos, además de un bajo potencial osmótico en sus tejidos, en comparación con plantas pequeñas durante pulsos de lluvias (Schwinning y Weiner, 1998; Lombardini, 2006). Sin embargo, en este estudio no se encontró que la altura de los individuos esté afectando el potencial osmótico de la planta. Sólo en el caso de *I. dumortieri* si hubo efecto de la altura de la planta sobre el potencial osmótico, pero este no fue significativo en la pendiente de la regresión entre la distancia y potencial osmótico.

El efecto inicial del estrés por déficit de agua es la pérdida de turgencia, con una reducción en el índice de expansión celular y una disminución en el tamaño de la célula. El agua puede ser direccionada hacia órganos de reserva como vacuolas y otros sitios donde se incrementa el número de solutos, por ejemplo, la hidrólisis de almidón u otros polisacáridos, esto con la finalidad de no interferir con la estructura y el funcionamiento de enzimas (Lombardini, 2006; Le y McQueen-Mason, 2006; Van-Gaalen *et al.*, 2007). La capacidad de regular el

comportamiento estomático es de vital importancia, especialmente para plantas que se desarrollan en ambientes áridos, ya que aunque la transpiración sirve para enfriar los tejidos, la excesiva pérdida de agua por ésta puede aumentar la deshidratación de los tejidos (Lombardini, 2006; Le y McQueen-Mason, 2006).

Germinación y Talla de las plántulas

La variación en la talla de las plantas de las especies puede empezar desde su desarrollo ontogénico, iniciando por diferente tiempo en la germinación, distancia al vecino más cercano durante su desarrollo, composición genética o de su microambiente (Linhart, 1988; Bergelson y Perry, 1989; Vázquez-Yañes y Orozco-Segovia, 1998; Schwinning y Weiner, 1998; Greiling y Kichanan, 2002).

El primer paso para el éxito del establecimiento de las plantas podría depender del tiempo de germinación, el cual es la velocidad en la que responden las semillas a las señales ambientales. En ecosistemas áridos y semiáridos, los factores más importantes que afectan la germinación y el establecimiento de las plántulas son la luz, la humedad, la temperatura y la densidad de semillas; los cuales explican la distribución espacial de las especies de plantas. Sin embargo, la limitación más común suele ser la disponibilidad de agua (Nobel, 1988; Bergelson y Perry, 1989; Flores y Briones, 2001; Sánchez-Soto *et al.*, 2010; Weiner y Damgaard, 2006).

En la competencia intra e interespecifica la mezcla de semillas y la rápida germinación puede permitir a las plántulas crecer más y mantener dominancia competitiva sobre semillas que germinan después (Linhart, 1988; Bergelson y Perry, 1989; Vázquez-Yañes y Orozco-Segovia, 1996; Schwinning y Weiner, 1998; Greiling y Kichanan, 2002). Esto se puede apreciar en este estudio donde *Isolatocereus dumortieri* germinó antes que *Myrtillocactus geometrizans* y tuvo un mayor porcentaje de germinación manteniendo su dominancia. Sin embargo la especie *I. dumortieri* disminuye su germinación con el aumento de la densidad de semillas (Flores y

Jurado, 2009). El beneficio de la rápida germinación es atribuible a la acumulación desproporcionada de recursos por las plántulas (Schwinning y Weiner, 1998), por lo que la finalidad de las plántulas es el ocupar un espacio antes que otros, garantizando el éxito competitivo, ya que el número de plántulas que se encuentran en un área está determinado por la cantidad de sitios disponibles, la disponibilidad de semilla y que se encuentren las condiciones precisas para el establecimiento (Schwinning y Weiner, 1998; Granados y López-Ríos, 2001).

Las especies que experimentan una alta competencia con sus vecinos a una escala de tiempo evolutivo pueden tener una acelerada germinación en respuesta a la densidad de semillas, debido principalmente a los organismos dispersores de semillas, los cuales contribuyen a la formación de grandes depósitos, donde se encuentra un alto nivel de competencia intraespecífica (Orrock y Christopher, 2010). La rápida germinación y la alta densidad de plántulas en un sitio es una ventaja contra la depredación, el cual reduce la sobrevivencia y crecimiento de plántulas, por lo que es importante tener una gran cantidad de plántulas para garantizar la sobrevivencia de algunas de ellas. Sin embargo en plántulas de cactáceas la depredación es baja, debido a que las plántulas son muy pequeñas (Schwinning y Weiner, 1998; Granados y López-Ríos, 2001).

En ambientes áridos y semiáridos la mayoría de las especies inician la germinación y crecimiento en la temporada de lluvias, aumentando la competencia por los recursos e incrementando el beneficio de la aceleración en la germinación. Sin embargo, la germinación acelerada también eleva el costo, ya que las semillas que germinan primero tienen menos tiempo para asimilar las señales del medio ambiente antes de emerger, por lo que la acelerada germinación puede exponer a las plántulas a condiciones que no son óptimas para su desarrollo. Por lo tanto esta aceleración tiene mucho que ver con el costo-beneficio (Dyer *et al.*, 2000; Turkington *et al.*, 2005; Orrock y Christopher, 2010). Otra estrategia en ambientes competitivos es retardar la germinación hasta una siguiente estación de crecimiento (Orrock y Christopher, 2010). Entonces los factores bióticos y abióticos, junto con la densidad de competidores

determinan la sincronización de la germinación (Schwinning y Weiner, 1998; Orrock y Christopher, 2010).

Una vez que ocurre la germinación, el establecimiento de plántulas es una etapa crítica en el ciclo de vida, estas deben tener características anatómicas, morfológicas y fisiológicas que ayuden a su supervivencia, por ejemplo, las plantas suculentas como las cactáceas, durante los primeros días de germinación desarrolla cotiledones suculentos como una forma de almacenar el agua que le permitirá sobrevivir a la sequía intermitente y tener un establecimiento exitoso (Madison, 1977; Benzing, 1990; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Flores y Briones, 2004). Otras adaptaciones para evitar la desecación bajo condiciones extremas son: pocos estomas, tallo globoso y desarrollo temprano de raíces laterales abundantes, como en el caso de las plántulas de *S. queretaroensis* (Loza-Cornejo *et al.*, 2003).

Como ya se ha mencionado, el desarrollo y crecimiento de las raíces de plántulas son indispensables para su establecimiento aumentando el desarrollo del tallo o vástago. De acuerdo a esto, la especie *Isolatocereus dumortieri* tuvo una mayor proporción raíz/vástago, es decir, tuvo un mayor tamaño de raíz en proporción al vástago de la plántula. Se necesita aumentar la cantidad de raíces para garantizar un continuo suministro de recursos, mientras que el tallo o vástago ayuda a regular el contenido de agua en ausencia de la cutícula gruesa (Linhart, 1988; Jordan y Nobel, 1981; Casper y Jackson, 1997; Schwinning y Weiner, 1998; Dubrovsky y North, 2002). Además, las plántulas necesitan un potencial hídrico alto del suelo para poder absorber una gran cantidad agua y así compensar la pérdida de esta por evapotranspiración (Flores y Briones, 2001). Se tiene la idea de que las especies que pueden adquirir más rápido sus recursos disminuyen los recursos a otras especies, ya que el rápido crecimiento de raíces y tallo les permite ocupar un espacio y aumentar la adquisición de recursos para su conservación dentro de la planta para producir una mayor biomasa (Goldberg, 1990). Esto se puede apreciar en experimentos a corto plazo, ya que los nutrientes se encuentran disponibles por un lapso de

tiempo corto, sobre todo en los ambientes áridos donde los recursos se encuentran disponibles durante la época de lluvia (Goldberg, 1990).

Existe una asociación que permite a las plántulas aumentar su sobrevivencia, esta es utilizar a otra planta como nodriza, ya que esta le aporta recursos y sombra evitando la radiación directa, disminuyendo la temperatura, además de modificaciones producidas por arbustos u otras plantas en el suelo, mejorando el microclima para cada plántula y como resultado disminuye la mortandad (Miriti *et al.*, 1998; Flores y jurado, 2003).

Efecto de la densidad y humedad del suelo a nivel intra e interespecífico en plántulas en la concentración de ácidos orgánicos y vía fotosintética en plántulas.

En las plántulas la superficie reducida limita la absorción y asimilación de CO₂, lo cual explicaría el lento proceso de madurez del aparato fotosintético, afectando principalmente el crecimiento y aumentando la mortalidad (Nobel *et al.*, 1991; Graham y Andrade, 2004).

Los factores adversos de humedad del suelo y densidad de plántulas a nivel intra e interespecífico generan una gran plasticidad cuando se encuentra disponible el agua, en particular en ambientes áridos y semiáridos. En las plántulas al igual que en el caso de las plantas adultas, la cantidad de agua para cada individuo se ve afectada cuando aumenta la densidad de plántulas, si hay poca humedad del suelo ésta se reparte en una mayor cantidad de plantas, aumentando el estrés por la falta de agua. Uno de los primeros pasos cuando se someten a estrés hídrico es el cierre estomático lo cual disminuye el índice de absorción de CO₂ y la pérdida de agua, con consecuencias fisiológicas y morfológicas en el desarrollo de la plántula (Malda *et al.*, 1999; Cushman, 2001; Lombardini, 2006; Andrade *et al.*, 2007; Hernández, 2007). Debido a esto las cactáceas presentan la vía fotosintética MAC como una adaptación fisiológica a los ambientes áridos. Sin embargo, con el riego regular en las plántulas se puede permitir la fijación de CO₂ durante el día en mayor proporción que en la noche, con la ayuda de la Rubisco. Esto

permite a los estomas mantenerse abiertos en el día comportándose las plantas principalmente como C_3 y aumentando el crecimiento. Sin embargo; una vez que se suspende el riego, las plantas pueden presentar la vía fotosintética MAC, suprimiendo la absorción de CO_2 diurno y se empieza fijar solo durante la noche vía PEPC (Hanscom y Ting, 1978; Nobel y Hartssock, 1983; Bastide *et al.*, 1993; Malda *et al.*, 1999; Cushman y Borland, 2002; Borlan y Taybi, 2004; Andrade *et al.*, 2007; Hernández-González y Briones, 2007; Sang, 2010). Es decir, cuando se disminuye la disponibilidad de agua para la planta se restringe el intercambio de CO_2 a la noche y O_2 en el día, reduciendo la tasa fotosintética, debido a la necesidad de agua para mantener un elevado potencial osmótico en el protoplasma, ya que la pérdida de agua inhibe directamente los procesos fotosintéticos como las reacciones primarias de transporte de electrones y los eventos bioquímicos (Cushman y Borland, 2002; Lira-Saldivar, 2007). Esta limitación de agua da como resultado la acumulación de ácidos orgánicos, el cual es un mecanismo para el ajuste osmótico, haciendo muy negativo el potencial osmótico de las células, permitiéndole absorber agua y almacenarla cuando la planta se encuentra en un suelo seco o salino (Salisbury y Ross, 1992; Cushman y Borland, 2002). Por lo tanto, la alta presión osmótica nocturna está acompañada por un incremento en la acidez titulable del clorénquima por unidad de área (Nobel *et al.*, 1991).

De acuerdo a lo anterior, las plántulas en ambas especies estudiadas (*I. dumortieri* y *M. geometrizzans*) tuvieron una mayor concentración de ácidos orgánicos en los tratamientos de suelo seco. Además, esta concentración también aumentó con el incremento de la densidad de plántulas, debido a que disminuye aún más el contenido de agua del suelo ya que el agua disponible se reparte en más individuos. Sin embargo, no se registró competencia interespecifica entre ambas especies, ya que en los tratamientos donde se encontraban combinadas las dos especies no tuvieron un efecto significativo.

En cuanto al tipo de metabolismo fotosintético ambas especies bajo riego continuó siguieron el patrón de la vía fotosintética C_3 en el contenido de ácidos orgánicos a través del día,

pero cuando este riego se detuvo no hubo un cambio de metabolismo hacia una vía MAC típico, reportando que para estas dos especies las diferencias en la humedad del suelo no generaron cambios en su metabolismo, ni cuando estaban en altas densidades a nivel intra e interespecífico. En diversos estudios de cactáceas se menciona que el cambio de metabolismo de C₃ a MAC puede ocurrir a partir de la décima semana y en particular en cactáceas columnares el cambio se observa alrededor de la semana 20 (Altesor *et al.*, 1992; Bastide *et al.*, 1993; Loza-Cornejo *et al.*, 2003). Los resultados de este estudio, indican que las plántulas de ambas especies no desarrollaron este cambio de metabolismo de C₃ a MAC durante el tiempo de muestreo que fue de ocho semanas, debido principalmente a una inmadurez del sistema fotosintético de las plántulas. Con el incremento de la edad hay una mayor actividad de las enzimas, como la fosfoenol piruvato carboxilasa y esto ayuda a definir el metabolismo MAC típico (Loza-Cornejo *et al.*, 2003). Otro ejemplo del lento cambio de metabolismo es lo encontrado en plántulas de *Opuntia (basilaris, erinacea y phaeacantha)*, donde no se observó un vía MAC en los primeros estados de desarrollo, hasta que los cotiledones maduraron y se desarrolló el cladodio, llegando la planta a una altura de 10 cm. Estas plántulas estuvieron bien hidratadas pero una vez que la disponibilidad de agua se redujo se presentó el cambio a MAC, sin embargo este cambio fue lento (Winter *et al.*, 2011). Los experimentos de este estudio se marcaron con una duración de sólo ocho semanas, ya que en un trabajo donde se estudio el metabolismo fotosintético de varias cactáceas, entre ellas *Myrtillocactus geometrizans*, se reportó una acumulación nocturna de ácidos orgánicos a uno y dos días después de la germinación, sin embargo estos resultados se obtuvieron de experimentos bajo diferentes condiciones de luz (Hernández-González y Briones, 2007). Entonces probablemente el tiempo de muestreo en este estudio fue corto y se esperaría que con el aumento de la edad de las plántulas se pudiera observar esta transición de la vía metabólica.

La ventaja en la flexibilidad fotosintética les permite a las plantas generar una mayor cantidad de biomasa, aumentando esta producción durante la estación húmeda y ampliando la posibilidad de obtención de CO₂ de un cierto tiempo de la época seca antes de que la planta reduzca su metabolismo (Brulfert *et al.*, 1996; Fortúbel, 2001; Cushman, 2001; Borland y Taybi, 2004; Hernández-González y Briones, 2007).

Cuando ocurre la inducción a MAC debido a la falta de agua se provoca una disminución en la actividad de la Rubisco, esto dependiendo de la especie. Sin embargo, en algunos casos se puede mantener la capacidad de esta durante la inducción a MAC para asegurar una rápida recuperación después de los periodos de sequía y contribuir al crecimiento de las especies en hábitats que experimentan cambios en la disponibilidad de agua (Cushman y Borland, 2002).

El mecanismo imprescindible para evitar la pérdida de agua es el cierre de los estomas y la pieza clave para el funcionamiento de éstos es el malato, esto se da ya que cuando el CO₂ se incorpora mediante la vía de la carboxilación del fosfoenol piruvato (PEP) a oxalacetato, este se reduce a malato, el cual se acumula y almacena en grandes vacuolas en las células de mesófilo. El ácido málico que se encuentra en la vacuola en las células protectoras tiene una relación directa con la presión de turgencia, incrementando o manteniendo la apertura estomática en las plantas MAC (Leegood *et al.*, 2000; Sang, 2010). Los anteriores son los pasos que comúnmente se hacen en las plantas MAC, no obstante, durante las primeras etapas del desarrollo ontogénico se piensa que el cambio de C₃ a MAC y la apertura de los estomas para la toma de CO₂ atmosférico depende del ritmo circadiano (Sang, 2010). Este último se regula a grandes rasgos de la siguiente manera, los ácidos orgánicos, carbohidratos y azúcares se integran al ciclo circadiano formando señales metabólicas que sincronizan y definen las fases de MAC, como resultado de las condiciones del ambiente. El ciclo del metabolismo durante el día es controlado por el tonoplasto y durante la noche está controlado por la formación y liberación de ácidos orgánicos al citosol originando el cambio de metabolismo de C₃ a MAC (Borlan y Taybi, 2004).

Además, se tienen registros de que el cambio de vía fotosintética coincide con el cambio de estaciones y la disponibilidad de agua a través del año, esto se puede tomar como un ejemplo del ritmo circadiano (Cushman y Borland, 2002). Aunque se sabe que la luz modula el ritmo de las plantas, bajo condiciones de laboratorio se piensa que persiste este ritmo circadiano, ya que los periodos de luz a los que se someten las plántulas pueden ser más prolongados y en la naturaleza estos periodos suelen ser más uniformes (Sang, 2010).

La baja concentración de ácidos orgánicos se debe a que las reacciones en la oscuridad en MAC, es decir, la formación de CO_2 a malato está a cargo de la fosfoenol piruvato carboxilasa (PEPC), la fuente de esta es el almidón, por lo tanto se necesitan altas tasas de degradación de almidón, el cual es importante sobre todo en etapas juveniles. Éste se forma durante el día, así que el contenido de almidón tiende a ser una función recíproca de la acidez en las plantas MAC, por lo que el bajo contenido de ácidos orgánicos se debe a el retraso y la baja regulación de la PEPC, lo que indica que esta baja concentración se da como resultado de una inmadurez en el metabolismo fotosintético de las plántulas (Cushman y Borland, 2002; Borlan y Taybi, 2004; Kelly y Matzko, 2006; Lira-Saldivar, 2007).

También se sabe que la concentración de ácidos orgánicos nocturna depende de la radiación solar total recibida por los tejidos en el día previo, si la concentración de luz fue baja, la concentración de acidez también será baja. Por lo que los resultados encontrados podrían deberse a que los tratamientos tuvieron una baja concentración de luz y pocos cambios en la temperatura, permitiendo también la apertura de los estomas durante el día y la actividad de la enzima Rubisco, debido a que las plántulas probablemente no tuvieron una alta pérdida de agua por evapotranspiración (De la Rosa, 2008). Por lo tanto es posible que el patrón encontrado en este trabajo se deba a que las enzimas RuBPC y PEPC están funcionando durante la mañana permitiendo una combinación de CO_2 , ácidos descarboxilados y de fijación externa de CO_2 (Borlan y Taybi, 2004).

Medición de pigmentos fotosintéticos

Como ya se ha explicado, las cactáceas tienen la capacidad de cerrar sus estomas durante el día para evitar la pérdida de agua por evapotranspiración. El agua es uno de los factores indispensable para la fotosíntesis debido a que por cada molécula de CO_2 que se fija, se usan dos de H_2O y se libera una molécula de O_2 , por lo que cuando disminuye la disponibilidad de agua, las plantas necesitan encontrar otra forma para que el aparato fotosintético siga funcionando, pudiendo obtener su energía por medio de la luz para fotofosforilar durante las horas del día (Salisbury y Ross, 1992).

El proceso fotosintético inicia básicamente con la absorción de la luz por los pigmentos fotosintéticos (clorofila *a*, *b* y carotenoides). La clorofila *a* tiene dos bandas de absorción en el espectro visible, con máximos a 664 nm y 430 nm, por su parte la clorofila *b* también tiene dos máximos de absorción más próximos entre sí, es decir, el contenido de energía del estado excitado superior es más pequeño y el inferior es más grande (647 nm y 470 nm) (Whittingham, 1976; Hall y Rao, 1999). En medio de las dos clorofilas se encuentran los carotenoides presentando el máximo de absorción de 540 a 450 nm. Esto hace que los pigmentos permitan a la planta absorber luz, en un intervalo de contenido energético más amplio que un solo tipo de molécula pigmentaria (Whittingham, 1976). Esta energía de excitación es atrapada por los centros de reacción, donde una porción se utiliza para la formación de energía que se necesita químicamente, otra parte se disipa en forma de calor y otra mínima parte es emitida como energía luminosa (fluorescencia).

El complejo central del fotosistema I es el sistema de longitud de onda más largo, y bajo condiciones normales recibe la energía luminosa proveniente de unas 100 moléculas de clorofila *a* y *b* (en proporción 4:1). El fotosistema II es el sistema de longitud de onda corta, tiene clorofila *a*, *b* y pigmentos accesorios como ficobilinas (Salisbury y Ross, 1992; Lira -Saldivar, 2007). Se necesita una gran cantidad de pigmentos debido a su capacidad de obtener energía y

transportarla para el funcionamiento del fotosistema. Para explicar la necesidad de estos pigmentos existen varios modelos, uno de ellos explica que cada molécula de H₂O aporta dos electrones y como se necesitan dos moléculas de estas para fijar una de CO₂, el modelo predice que podría necesitarse mínimo ocho fotones para oxidar dos moléculas de H₂O, liberar una de O₂ y proporcionar cuatro electrones que se necesitan para reducir dos NADPH⁺, las cuales reducen una molécula de CO₂. Por lo tanto, son necesarios ocho fotones para reducir una molécula de CO₂. Las clorofila *a* y *b* simplemente ceden electrones comportándose como un catalizador (Salisbury y Ross, 1992).

Se tienen registros que bajo condiciones de estrés por humedad, existe un incremento en las concentraciones de clorofila y carotenoides (pigmentos fotosintéticos), donde estos mecanismos fisiológicos ayudan a mejorar la fotosíntesis necesaria para el crecimiento de las plantas (Loggini *et al.*, 1999; Balaguer *et al.*, 2002; Bashan *et al.*, 2006; Van-Gaalen *et al.*, 2007; Trujillo *et al.*, 2010). Los resultados de este trabajo siguen este patrón indicando que existe una mayor concentración de pigmentos tanto de clorofila *a*, *b* y carotenoides bajo tratamientos de suelo seco en ambas especies, encontrando que la especie *Myrtillocactus geometrizans* tuvo una mayor concentración de estos pigmentos en comparación con *Isolatocereus dumortieri*. En los tratamientos de densidad de plántulas también se encontraron cambios en la concentración de estos pigmentos fotosintéticos, teniendo una mayor concentración en los tratamientos de baja densidad. Sin embargo, otros autores mencionan que el déficit hídrico disminuye el contenido de pigmentos, lo que causa una reducción en el número de centros de reacciones y por lo tanto disminuye el índice fotosintético, resultando en una disminución en la eficiencia fotosintética del PSII y el transporte de electrones, esto debido a la lenta síntesis de pigmentos o la rápida descomposición de estos como resultado de estrés oxidativo, aunque puede incrementar la relación de carotenoides y clorofilas totales en plantas que habitan en ambientes con periodos

prolongados de sequía (Graham y Andrade, 2004; Le y McQueen-Mason, 2006; Mohanty y Tripathy, 2010; Changcheng *et al.*, 2011).

Cuando las plantas se someten a varias condiciones de estrés al mismo tiempo (estrés hídrico, alta densidad de individuos, alta incidencia de luz, entre otras), disminuye la actividad del fotosistema II, el cual podría representar un mecanismo de protección de oxígeno tóxico para mantener la integridad de membrana y asegurar la supervivencia del protoplasto (Le y McQueen-Mason, 2006; Mohanty y Tripathy, 2010). Para evitar daños en el fotosistema II, del total de la energía utilizada por la densidad de flujo de fotones, una porción se usa en la fotoquímica y el resto se disipa en forma de calor dentro de una capa de pigmentos (Loik, 2008).

Como ya se mencionó anteriormente las diferencias en la concentración entre las clorofilas *a* y *b* en las plantas es marcada a veces en proporciones 4:1, habiendo más clorofila *a*, sin embargo en las plantas MAC las proporciones no son muy diferentes, algunas veces la clorofila *b* es mayor (Salisbury y Ross, 1992). En el caso de este estudio además de la alta concentración de pigmentos en suelo seco y en bajas densidad de plántulas, se registró una mayor concentración de clorofila *b* sobre la clorofila *a*, esto se puede deber a que la clorofila *b* se considera un intermediario entre el agua y la clorofila *a*, ya que esta es capaz de perder electrones fácilmente, es muy estable porque no reacciona con otro compuesto después de haber perdido sus electrones, es capaz de absorber energía de la fuente que esté disponible tanto de la luz como del agua, porque cuenta con un rango de potencial redox que va desde arriba del potencial del agua hasta debajo de la clorofila *a*. En comparación la clorofila *a* no puede ser reducida con el agua ni con la clorofila *b*, esto debido a su posición respecto a la del agua y a la clorofila *b* en la escala de potencial redox (Gold, 2007). Además, se ha encontrado que la clorofila *a* tiene un nivel de degradación más rápido que la clorofila *b*, explicando que bajo condiciones de estrés la clorofila *a* disminuye su concentración en comparación a la *b* debido a

su rápida degradación (Martínez-Martínez, 2003; Guseinova *et al.*, 2005, Coca-Soriano *et al.*, 2007; Bandurska *et al.*, 2009; Trujillo *et al.*, 2010).

Por otro lado, se ha observado que en plántulas o plantas bajo condiciones de sombra, se puede obtener una mayor cantidad de clorofila *b* sobre *a*, ya que cada cloroplasto posee más grana que las plantas que se encuentran al sol. Esto se debe principalmente a que los cloroplastos de plantas que se encuentran bajo sombra tienen menos capacidad para el transporte de electrones que los cloroplastos de plantas bajo el sol, por lo tanto estas plantas invierten más energía en la producción de pigmentos para absorber luz y usar toda la cantidad de luz que incide en ellas, con la finalidad de aumentar las posibilidades de fijación de CO₂, para mantener el aparato fotosintético con un costo mínimo energético (Salisbury y Ross, 1992). Aplicando lo anterior, en esta investigación las plántulas de ambas especies germinan y se desarrollan gracias a una interacción con otra planta, donde esta actúa como una planta nodriza, aportando sombra y recursos para las plántulas, por lo que puede explicar el hecho de encontrar una mayor concentración de clorofila *b* en plántulas que se desarrollan en estos sitios y probablemente la cantidad de luz en los tratamientos bajo condiciones de laboratorio también fue muy baja.

Al igual que la clorofila, los carotenoides actúan como moléculas recolectoras de luz dentro de la célula, permitiendo la utilización eficiente del espectro de luz. Además, los carotenoides protegen los complejos proteína-pigmento y los cloroplastos contra foto-oxidación y otros factores que provoquen un tipo de estrés para la plántula, incrementando su concentración (Porra *et al.*, 1997; Bashan *et al.*, 2006). Estos transfieren su energía a los mismos centros de reacción que las clorofilas (Salisbury y Ross, 1992). La producción de éstos es mayor bajo condiciones de estrés, lo que indica la necesidad de fotoprotección y se da como resultado de una posible compensación por la reducción general de la actividad fotosintética de las plantas, estabilizando los complejos fotosintéticos, mediante reacciones antioxidantes no enzimáticas (Bashan *et al.*, 2004; Changcheng *et al.*, 2011). Los resultados presentes en este trabajo

concuerdan con esto, ya que encontramos que ambas especies tienen una mayor concentración de carotenoides en los tratamientos de suelo seco y baja densidad. Sin embargo los carotenoides en las plántulas entran en acción cuando empiezan a crecer y tienen un contacto más directo con el sol, ya que los carotenoides absorben el exceso de energía luminosa y lo liberan en forma de calor, en lugar de transferírsele a las clorofilas y ocasionar la muerte de estas (Salisbury y Ross, 1992).

Entonces la clorofila *b* y carotenoides son llamados pigmentos secundarios, los cuales reciben radiación luminosa y absorben la parte del espectro de luz visible que la clorofila *a* no es capaz de absorber, sin embargo estos pigmentos transmiten la energía que absorben a la clorofila *a*, ya que para poder ser usada la energía en la reducción de NADP debe pasar por la clorofila *a* (Gold, 2007). Un fotón incide sobre moléculas de clorofila *a* transmitiendo su energía, pero los electrones cedidos no regresan a la clorofila *a* (flujo de electrones no cíclico), por lo que los pigmentos secundarios como la clorofila *b* y carotenoides aseguran el proveer más electrones para que estén disponibles para la clorofila *a* (Gold, 2007).

Lo que se pudo haber medido fue la fluorescencia de la clorofila, ya que se podría obtener información de la disipación térmica y la eficiencia fotoquímica. Los cambios en la emisión de la fluorescencia se pueden utilizar para medir los mecanismos de respuesta al estrés (González-Moreno et al., 2008).

En la naturaleza la época reproductiva de ambas especies no se lleva a cabo durante el mismo periodo, ya que *I. dumortieri* presenta la fructificación durante los meses de mayo a julio, donde la germinación de éstas empiezan durante las primeras lluvias, en comparación con *M. geometrizzans*, la cual tiene su fructificación durante los meses de mayo a septiembre, empezando su germinación ya dentro de la temporada de lluvia, donde el suelo ya se encuentra húmedo. Debido a esto la especie *M. geometrizzans* se enfrenta a menos diferencias en las condiciones ambientales que *I. dumortieri*, por lo tanto las plántulas de las dos especies no compiten por un sitio y recursos al mismo tiempo, ya que *I. dumortieri* ya germinó y se desarrollaron sus plántulas cuando apenas *M. geometrizzans* va a empezar sus germinación, evitando así la competencia interespecifica entre las dos especies e intensificando la competencia intraespecífica. Sin embargo, si las dos especies tuvieran los mismos periodos de fructificación y germinación, la especie *I. dumortieri* tendría una mayor ventaja sobre *M. geometrizzans* ya que tiene un tiempo de germinación menor, por lo que puede ocupar un espacio disponible y hacer uso de los recursos más rápido. Lo que podemos estar observando en este caso es la separación de los nichos de ambas especies, ya que según Hutchinson (1957), existe una exclusión competitiva de los nichos, donde estos no se interceptan (Vázquez, 2005). La variación en la fenología de estas dos especies se debe a que el ambiente en el que habitan tiene un corto periodo favorable para la obtención de recursos, por lo que ambas intentan evitar la competencia y asegurar su éxito reproductivo. Mientras *I. dumortieri* aprovecha las primeras lluvias, *M. geometrizzans* empieza cuando las condiciones son favorables para el crecimiento de las plantas, permitiendo la floración y producción de semillas continua, tratando de asegurar su reproducción. Cada especie presenta características fisiológicas que les permite enfrentar variaciones climáticas específicas, sugiriendo que la fenología reproductiva está relacionada con la forma de vida y la disponibilidad de recursos (Ramírez, 2009).

Una vez que ya están las plántulas se necesita tener un buen funcionamiento de aparato fotosintético para poder sobrevivir bajo las condiciones cambiantes del ambiente. Una ruta de las plantas con MAC es presentar una mayor acumulación de ácidos orgánicos, esto se debe a que las plántulas empiezan a tener un aparato fotosintético en maduración y con mayor capacidad que las plántulas que presenten una menor concentración, ya que a mayor acidez, indica que hay una mayor actividad de la PEP, mayor concentración de almidón y por lo tanto carbohidratos, lo que señala que empieza la maduración del aparato fotosintético, también indica que tienen mayores reservas en los cotiledones de la plántula o una mayor capacidad para adaptarse a las condiciones del ambiente.

En la naturaleza las especies *I. dumortieri* y *M. geometrizzans* se pueden encontrar con diferentes escenarios, los cuales pueden desarrollar cambios en la fisiología de las plántulas para poder sobrevivir a las condiciones de su ambiente y así explicar la dominancia de una especie sobre la otra.

Bajo buenas condiciones de humedad, es decir, con constante lluvia ambas especies podrían tener un alto porcentaje de supervivencia y un buen crecimiento, ya que pueden seguir la vía fotosintética C_3 y aumentar su biomasa fácilmente pudiendo enfocar todos los recursos a generar raíces.

Bajo condiciones de sequía, durante los primeros días y semanas ambas especies pueden sobrevivir, sin embargo al aumentar el tiempo de sequía, la especie *I. dumortieri* tendría una mayor probabilidad de sobrevivir ya que genera una mayor concentración de ácidos orgánicos en comparación con *M. geometrizzans*, lo cual le permite el cierre de los estomas para evitar la pérdida de agua por evapotranspiración. A pesar de que *M. geometrizzans* pueda generar una mayor concentración de pigmentos fotosintéticos, esto es sólo una ruta alterna para mantener en funcionamiento su sistema fotosintético, sin embargo, las plántulas tienen un área fotosintética muy pequeña, por lo que necesita seguir generando pigmentos fotosintéticos, agotando la energía

que tiene almacenada. Por otro lado, *I. dumortieri* puede seguir con sus estomas cerrados generando ácidos orgánicos, los cuales se pueden reciclar por un largo tiempo, manteniendo el funcionamiento de su sistema fotosintético. Sin embargo, la capacidad de reacción de las plántulas hacia la sequía es lenta, ya que no se encontraron cambios en la fisiología de ambas especies que indiquen que pueden responder rápido a las condiciones ambientales pero estas pueden obtener su energía de la que se encuentra almacenada en los cotiledones.

Si las plántulas se encuentran en una baja densidad, pueden obtener una mayor cantidad de los recursos que se encuentran disponibles para cada una. A pesar de que estas se encuentren bajo condiciones de sequía, la posibilidad de obtener su energía mediante la absorción de luz aumenta, debido a que pueden aumentar su cobertura para tener una mayor superficie en la cual obtener su energía mediante la luz (Le y McQueen-Mason, 2006; Mohanty y Tripathy, 2010). En este caso la especie *M. geometrizans* tiene una mayor probabilidad de supervivencia debido a que puede formar una mayor cantidad de pigmentos fotosintéticos (clorofila *a*, *b* y carotenoides), y obtener energía necesaria para el funcionamiento del aparato fotosintético.

Cuando las plántulas se encuentran en una alta densidad disminuye la superficie fotosintética, disminuyendo la probabilidad de obtener su energía mediante la luz, ya que se estorban unas con otras, además de que los recursos que pueden estar disponibles son repartidos en una mayor cantidad de plántulas, aumentando la competencia por estos recursos. En este caso la especie *I. dumortieri* tiene una mayor probabilidad de supervivencia, ya que como se cuenta con una menor área para la captación de la luz, los pigmentos fotosintéticos son menos útiles, de modo que al escoger la formación de ácidos orgánicos, se garantiza un poco más el funcionamiento del aparato fotosintético.

Si se encuentran plántulas de una misma especie juntas es más probable que los recursos se repartan homogéneamente, ya que tienen forma de obtenerlos muy similar, sin embargo, cuando se encuentran plántulas de diferentes especies, la forma de obtener los recursos cambia

en cada una, en donde alguna de las especies puede suprimir el desarrollo de otra. Sin embargo, en este estudio se encontró que no hay una modificación fisiológica dada por la mezcla de especies, ya que en cactáceas su fisiología y forma de obtener sus recursos es muy parecida.

A pesar de evaluar estas tres condiciones, en la naturaleza se combina una mayor cantidad de condiciones ambientales cambiantes, que afectan de una forma mayor el desarrollo de las plántulas. Por ejemplo, la luz es otro de los factores que más podrían influir en la distribución de las especies.

7. Conclusiones

A mayor distancia entre los individuos de las especies *I. dumortieri* y *M. geometrizans*, aumentan su cobertura, esto puede ser debido a que hay una mayor área donde obtener sus recursos y aumentar su biomasa, encontrando competencia de talla asimétrica.

La distancia entre las plantas de ambas especies no genera diferencias en su potencial osmótico tanto en la época seca y de lluvia, indicando que ambas especies tienen adaptaciones en el uso desigual de la distribución de agua y la disponibilidad del recurso. Sin embargo en la época de lluvias al aumentar la distancia entre los individuos de ambas especies, la diferencia entre sus potenciales osmóticos disminuye, debido a que hay una mayor cantidad de agua disponible.

La especie *I. dumortieri* tiene una mayor germinación y en un tiempo menor en comparación con *M. geometrizans*, lo que le permite a las plántulas desarrollarse más rápido y mantener dominancia competitiva sobre semillas que germinan después.

La especie *I. dumortieri* tiene una mayor relación raíz/vástago, indicando que genera más raíz necesaria para el establecimiento y obtención de recursos en comparación con *M. geometrizans*.

Ambas especies bajo condiciones de cámara de crecimiento presentan la vía fotosintética MAC, aunque las diferencias en las concentraciones de ácidos orgánicos a lo largo del día no son muy marcadas, debido a que las plántulas se mantienen bajo buenas condiciones para su establecimiento y desarrollo.

Los factores de humedad del suelo, densidad de plántulas a nivel intra e interespecífico no generaron un cambio de metabolismo de C₃ a MAC, debido principalmente a la inmadurez del aparato fotosintético en las plántulas.

El cambio en las condiciones de humedad genera cambio en la concentración de ácidos orgánicos, clorofilas y carotenoides en ambas especies, teniendo una mayor concentración en los tratamientos de suelo seco, debido a la necesidad de cerrar los estomas para evitar la pérdida de agua por evapotranspiración, además de que la mayor cantidad de pigmentos se utilizan como ruta alterna para la obtención de energía.

La alta densidad de plántulas aumenta la concentración de ácidos orgánicos en ambas especies, debido a que la cantidad de recursos se reparte entre más individuos. Sin embargo, la concentración de pigmentos fue mayor en tratamientos de baja densidad, ya que tienen una mayor área donde absorber luz, que en tratamientos donde se encuentran en alta densidad.

No hubo diferencias en la concentración de ácidos orgánicos y la concentración de pigmentos a nivel intra e interespecífico, indicando que no hay competencia, si no que los cambios encontrados se deben la fisiología y genética de cada especie.

En el matorral crasicaule de la zona centro del estado de Hidalgo está dominado por la cactácea columnar *Isolatocereus dumortieri* debido a que durante su desarrollo ontogénico presenta mayores ventajas adaptativas como la acumulación de ácidos orgánicos, permitiéndole cerrar sus estomas durante periodos de estrés, en comparación con la especie *Myrtillocactus geometrizans*, generando una mayor supervivencia y dominancia del ambiente, explicando en parte la estructura de la comunidad.

8. Bibliografía

- Altesor, A., Ezcurra, E. & Silva, C. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Oecologica* 13: 777-785.
- Andrade, J.L., de la Barrera, E., Reyes, C., Ricalde, M.F., Vargas, G. & Cervera, J.C. 2007. El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81: 37 – 50.
- Arias, S., Gamma, S. & Guzmán, L. 1997. Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán, Fascículo 14. Cactaceae A.L. Juss, Instituto de Biología.
- Armas, K.C. 2004. Balance de la interacción entre plantas superiores en ambientes semiáridos: mecanismos y procesos. *Ecosistemas* 13:118-122.
- Azcón-Bieto, J. & García, A. 2000. Fundamentos de fisiología vegetal. Mc Graw Hill Interamericana y Universidad de Barcelona, Madrid.
- Balaguer, L., Pugnaire, F., Martínez-Ferri, E., Armas, C., Valladares, F. & Manrique, E. 2002. Ecophysiological significance of chlorophyll loss and reduced photochemical efficiency under extreme aridity in *Stipa tenacissima* L. *Plant and Soil* 240: 343–352.
- Bandurska, H., Pietrowska-Borek, M. & Cieoelak, M. 2009. The effect of water deficit and UV-B radiation acting alone and in combination on biochemical response of roots and leaves in barley seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum* 31:53-74.
- Bashan, Y., Bustillos, J., Leyva, L., Hernandez, J. & Bacilio, M. 2006. Increase in auxiliary photoprotective photosynthetic pigments in wheat seedlings induced by *Azospirillum brasilense*. *Biology and Fertility of Soils* 42: 279–285.
- Bastide, B., Sipes, D., Hann, J. & Ting, I.P. 1993. Effect of severe water stress on aspect of Crassulacean acid metabolism in *Xerosicyos*. *Plant Physiology*. 103: 1089-1096.
- Bauer, S., Wyszomirski, T., Berger, U., Hildenbrandt, H. & Grimm, V. 2004. Asymmetric competition as a natural outcome of neighbour interactions among plants: results from the field-of-neighbourhood modelling approach. *Plant Ecology* 170: 135–145.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1990. Ecology: individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publications.
- Benzing, D. 1990. Vascular epiphytes. Cambridge University Press, New York, EUA.
- Bergelson, J. & Perry, R. 1989. Interspecific competition between seeds: relative planting date and density affect seedling emergence. *Ecology* 70:1639-1644.
- Borland, A.M. & Taybi, T. 2004. Synchronization of metabolic processes in plants with Crassulacean acid metabolism. *Journal of Experimental Botany* 55: 1255-1265.
- Bravo-Hollis, H. & Sánchez-Mejorada, H. 1991. Las cactáceas de México. Vol. II y III. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Briones, O., Montana, C. & Ezcurra, E. 1996. Competition between three Chihuahuan desert species: evidence from plant size-distance relations and root distribution. *Journal of Vegetation Science* 7: 453-460.
- Briones, O., Montana, C. & Ezcurra, E. 1998. Competition intensity as a function of resource availability in a semiarid ecosystem. *Oecología* 116: 365 – 372.
- Brulfert, J., Revelomanana, D., Güclü, S. & Kluge, M. 1996. Ecophysiological studies in *Kalanchoë porphyrocalyx* (Baker) and *K. miniata* (Hils et Bojer), two species performing highly flexible CAM. *Photosynthesis Research* 49:29-36.
- Casper, B.B. & Jackson, R.B. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:545-570.

- Cervera, J.C. & Parra-Tabla, V. 2009. Seed germination and seedling survival traits of invasive and non-invasive congeneric *Ruellia* species (Acanthaceae) in Yucatan, Mexico. *Plant Ecology* 205: 285-293.
- Céspedes, C.L., Salazar, J.R., Martínez, M. & Aranda, E. 2005. Insect growth regulatory effects of some extracts and sterols from *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) against *Spodoptera frugiperda* and *Tenebrio molitor*, *Phytochemistry* 66: 2481-2493.
- Changcheng, L., Yuguo, L., Ke, G., Dayong, F., Guoqing, L., Yuanrun, Z., Lifei, Y. & Yang, R. 2011. Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. *Environmental and Experimental Botany* 71:174-183.
- Coca-Soriano, E., Ortiz-Montiel, J.G., Sánchez-Correa, S. & Pérez-Crisanto, J. 2007. Efecto de la irradiación luminosa en la aclimatación de *Mammillaria carmenae* Castañeda (Cactaceae) proveniente de cultivo *in vitro*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 52: 100–108.
- CONANP-SEMARNAT. 2003. Programa de manejo de la Reserva de la biosfera Barranca de Metztitlán. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas – Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F. 202 pp.
- Corona, M.C., Mercado, S.E. & Ramírez, L.L. 2007. Efecto del 1-MCP sobre el comportamiento fisiológico postcosecha del Garambullo (*Myrtillocactus geometrizans*). Tesis de Licenciatura. Facultad de Química. Universidad Autónoma de Querétaro. Querétaro. México.
- Cushman, J.C. 2001. Crassulacean Acid Metabolism. A Plastic Photosynthetic Adaptation to Arid Environments. *Plant Physiology* 127: 1439-1448.
- Cushman, J.C. & Borland, A.M. 2002. Induction of Crassulacean acid metabolism by water limitation. *Plant, Cell & Environment* 25: 295-310.
- De la Rosa, M.E. 2008. Efecto de la luz y agua en la germinación y fotosíntesis del cacto epífito *Rhipsalis baccifera* (J.S. Miller) Stearn del bosque nublado. Tesis de maestría. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Dyer, A.R., Fenech, A. & Rice, K.J. 2000. Accelerated seedling emergence in inter-specific competitive neighbourhoods. *Ecology Letters* 3:523-529.
- Exner, E., Zabala, J.M. & Pensiero, J.F. 2010. Variación en la fenología de la floración y en el éxito reproductivo en *Setaria lachnea*. *Agrociencia* 44: 779-789.
- Fitter, A.H. 1994. Architecture and biomass allocation as components of the plastic response of root systems to soil heterogeneity. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by plants*. Academic Press, New York, NY
- Flores-Flores, J.L. & Yeaton, H.R. 2000. La importancia de la competencia en la organización de las comunidades vegetales en el altiplano mexicano. *Interciencia* 25: 365-371.
- Flores, J. & Briones, O. 2001. Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. *Journal of Arid Environments* 47:485-497.
- Flores, J. & Jurado, E. 2003. Are nurse-protégé interactions more among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14: 911-916.
- Flores, J. & Jurado, E. 2009. Efecto de la densidad de semillas en la germinación de *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*, cactáceas columnares endémicas de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 141-144.
- Fortúbel, R. F. 2001. Fotosíntesis CAM. *Revista Estudiantil de Biología*. Colombia 1: 28–33.
- Guerra, J., Gayoso, J., Schlater, V.J. & Nespolo R.R. 2005. Análisis de la biomasa de raíces en diferentes tipos de bosques, Avances en la evaluación de *Pinus radiata* en Chile. *Bosque* 26:5-21.
- Geydan, T.D. y Melgarejo, L.M. 2005. Metabolismo Ácido de las Crasuláceas. *Acta Biológica Colombiana*, . 10 : 3–15.

- Gibson, A.C. & P. S. Nobel. 1986. The cactus primer. Harvard University, Boston.
- Givinish, T.J. 1983. On the economy of plant form and function. Cambridge University Press. 717 pp.
- Glass, C.E. 1998. Guía para la identificación de cactáceas amenazadas de México. Vol. I. CONABIO. Fideicomiso Fondo para la Biodiversidad. México, D.F.
- Gold, M.M. 2007. Procesos energéticos de la vida Fotosíntesis. Trillas. México, D.F.
- Goldberg, D.E. 1990. Components of resource competition in plant communities. In: Perspectives on plant competition, Grace, J.B. & Tilman (eds). Academic Press, San Diego.
- González-Moreno, S., Perales, V.H. & Salcedo, A.M. 2008. Fluorescencia de la clorofila a como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. Revista de Educación Bioquímica 27:119-129.
- Graham, E.A. & Andrade, J.L. 2004. Drought tolerance associated with stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. American Journal of Botany 91:699-706.
- Grahame, J.K. 2006. Photosynthesis, carbon metabolism quantification and manipulation. Thirty years of photosynthesis. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Granados, S.D. & López-Ríos, G.F. 2001. Ecología de poblaciones vegetales. Universidad Autónoma Chapingo. México.
- Greiling, D.A. & Kichanan, N. 2002. Old-field seedling responses to insecticide, seed addition, and competition. Plant Ecology 159: 175–183.
- Grigg, A.M., Lambers, H. & Veneklaas, E.J. 2010. Changes in water relations for *Acacia ancistrocarpa* on natural and mine-rehabilitation sites in response to an experimental wetting pulse in the Great Sandy Desert. Plant & Soil 326:75–96.
- Gulmon, S.L. Rundel, P.W., Ehleringer, J.R. & Mooney, H.A. 1979. Spatial relationships and competition in a Chilean Desert Cactus. Oecología 44:40-43.
- Guseinova, I.M., Suleimanov, S.Y. & Aliyev J.A. 2005. The effect of norflurazon on protein composition and chlorophyll organization in pigment–protein complex of Photosystem II. Photosynthesis Research 84: 71–76.
- Guzmán, U., Arias, S. & Dávila, P. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad. D.F. México.
- Guzmán-Plazola, R., Gómez, P. R., García, E.R. & Gavi, R.F. 2004. Distribución espacial de la pudrición radical del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) por *Fusarium solani* (Mart.) SACC. F. SP. Phaseoli (Buek.) SNYD. Y HANS en la Vega de Metztitlán, Hidalgo, México. Revista Mexicana de Fitopatología 22: 246-258.
- Hall, D.O. & Rao, K.K. Photosynthesis. Cambridge University Press
- Hanscom, Z. & Ting, I. 1978. Responses of succulents to plant water stress. Plant Physiology 61: 327-330.
- Hernández, G.O. 2007. Estudio comparativo en la ecofisiología de Cactáceas columnares (Tribu: PACHYCERAE). Tesis doctoral. Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz. México.
- Hernández-González, O. & Briones, V.O. 2007. Crassulacean Acid Metabolism Photosynthesis in columnar cactus seedlings during ontogeny: the effect of light on nocturnal acidity accumulation and chlorophyll fluorescence. American Journal of Botany 94:1344-1351.
- Herrera, C.M. & Pellmyr, O. 2002. Plant-Animal Interactions. An evolutionary Approach. Blackwell Publishing.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22:415–427

- Jiménez-Sierra, C. & Reyes-Santiago, J. 2003. Las cactáceas de la Barranca de Metztitlán. En: Armella, M.A., Yañez, L. y Sandoval, E. (Coordinadores): Metztitlán: Lugar de la Luna y las Maravillas. UAM. México.
- Jordan P.W. & Nobel P.S. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 62: 901–906.
- Kelly, G.J. & Latzko, E. 2006. Thirty years of Photosynthesis. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*, 2nd ed., Menlo Park, California: Addison-Welsey Publishers.
- Larrea-Alcázar, D. & Soriano, P. 2006. Spatial associations, size–distance relationships and population structure of two dominant life forms in a semiarid enclave of the Venezuelan Andes. *Plant Ecology* 186: 137–149.
- Le, T.N. & McQueen-Mason, S.J. 2006. Desiccation-tolerant plants in dry environments. *Reviews in Environmental Science and Biotechnology* 5:269-279.
- Leegood, R.C., Sharkey, T.D. & Caemmerer, S.V. 2000. *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*, Academic Publishers. Netherlands.
- Linhart, Y.B. 1988. Intrapopulation differentiation in annual plants III. The contrasting effects of intra and interespecific competition. *Evolution* 42: 1047-1064.
- Lira-Saldivar, R.H. 2007. *Fisiología vegetal*. Editorial Trillas. México.
- Loik, M.E. 2008. The effect of cactus spines on light interception and Photosystem II for three sympatric species of *Opuntia* from the Mojave Desert. *Physiología Plantarum* 134:87-98.
- Lombardini, L. 2006. *Dryland Ecohydrology*. Odorico, P.D. & Porporato, A (eds). Springer. Netherlands.
- Loggini, B., Scartazza, A., Brugnoli, E. & Navari-Izzo, F. 1999. Antioxidant defense system, pigment composition and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought. *Plant Physiology* 119:1091-1099.
- Loza-Cornejo, S., Terrazas, T., López-Mata, L. & Trejo, C. 2003. Características morfo-anatómicas y metabolismo fotosintético en plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae): su significado adaptativo. *Interciencia* 28:83-89.
- Lüttge, U. 2002. CO₂-concentrating: consequences in crassulacean acid metabolism. *Journal of Experimental Botany* 53: 2131-2142.
- Mac Kinney, Y. G. 1941. Absorption of light of chlorophyll solutions. *Journal of Biological Chemistry* 140:315-322.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic and salient features. *Selbyana* 5:207-213.
- Malda, G., Backhaus, R.A. & Martin, C. 1999. Alterations in growth and crassulacean acid metabolism (CAM) activity of *in vitro* cultured cactus. *Plant Cell. Tissue and Organ Culture* 58: 1-9.
- Mandujano, R. R. 2006. Estudio preliminar de los pigmentos presentes en cáscara de pitaya (*Stenocereus stellatus*) de la región mixteca. Tesis de ingeniería. Universidad Tecnológica de la Mixteca. Oaxaca. México.
- Martínez-Martínez, A. 2003. Carotenoides. Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia.
- Miriti, M.N., Howe, H.F. & Wright, .S.J. 1998. Spatial patterns of mortality in a Colorado desert plant community. *Plant Ecology* 136: 41–51.
- Mohanty, S. & Tripathy, B.C. 2010. Early and late plastid development in response to chill stress and heat stress in wheat seedlings. *Protoplasma*. DOI 10.1007/s00709-010-0235-4.
- Neales, T.F., Patterson, A.A. & Hartney, V.J. 1968. Physiological adaptation to drought in the carbon assimilation and water loss of xerophytes. *Nature* 219: 469-472.
- Nobel, P. 1981. Spacing and transpiration of various sized clumps of a desert grass, *Hilaria rigida*. *Journal Ecology*. 69: 735-742.

- Nobel, P. 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University Press. USA.
- Nobel, P. & Hartsock, T. L. 1983. Relationships between photosynthetically active radiation nocturnal acid accumulation, and CO₂ uptake for a crassulacean acid metabolism plant, *Opuntia ficus-indica*. Plant Physiology 71: 71–75.
- Nobel, P.S., Lolk, R. & Meyer, R.W. 1991. Microhabitat and diel tissue acidity changes for Two Sympatric cactus species differing in growth habit. Journal of Ecology 79: 167-182.
- Noy Meir I (1985) Desert ecosystem structure and function. In: Evenari M, Noy-Meir I, Gooddall DW (eds) Hot deserts and arid shrublands. Ecosystems of the world—Part 12a. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Orrock, J.L. & Christopher, C.C. 2010. Density of intraspecific competitors determines the occurrence and benefits of accelerated germination. American Journal of Botany 97: 694 – 699.
- Pavón, N. P. 2005. Biomass and root production of two plant life forms in a semiarid Mexican scrub: responses to soil nitrogen availability. Canadian Journal Botany 83:1317-1321.
- Pavón, N.P. & Briones, O. 2001. Phenological patterns of nine perennial plants in an intertropical semiarid mexican scrub. Journal of Arid Environments 49: 265-277.
- Pavón, N.P. & Meza-Sánchez, M. 2009. Cambio climático en el estado de Hidalgo: clasificación y tendencias climáticas. Ciencia al día. Universidad Autónoma del estado de Hidalgo.
- Pérez-González, S. 1992. *Myrtillocactus geometrizans*: A potential fruit crop for the semiarid regions of Central Mexico. Hortscience 20: 80.
- Pianka, E. 1982. Evolutionary Ecology. Harper and Row. New York.
- Pielou, E.C. 1960. A single mechanism to account for regular, random and aggregated populations. Journal of Ecology 48:575-584.
- Pielou, E.C. 1962. The use of plant to neighbour distances for the detection of competition. Journal of Ecology 50:357-367.
- Polis, G.A. 1988. Exploitation competition and the evolution of interference, cannibalism and intraguild predation in age/size structured populations. In L. Perrson and B. Ebenmann (eds), Size Structured populations: Ecology and Evolution. New York: Springer-Verlag.
- Polis, G.A. 1991. The ecology of desert communities. University of Arizona Press. Tucson Arizona
- Porra, R.J., Pfundel, E. & Engels, N. 1997. Metabolism and fuction of photosynthetic pigments. In: Jeffrey SW, Mantoura RFC and Wright SW (eds) Phytoplankton Pigments in Oceanography. UNESCO Publishing, Paris.
- Porra, R.J. 2005. The chequered history of the development and use of simultaneous equations for the accurate determination of chlorophylls *a* and *b*. Discoveries in Photosynthesis. Springer. München, Germany.
- Puig, H. 1991. Vegetación de la Huasteca México: Estudio fitogeográfico y ecológico. Instituto de Ecología A.C. Centre D'études Mexicaines et Centraméricaines (CEMCA). México.
- Rajaniemi, T.K., Allison, V.J. & Goldberg, D.E. 2003. Root competition can cause a decline in diversity with increased productivity. Journal of Ecology 91: 407- 416.
- Ramírez, N. 2009. Correlaciones entre la fenología reproductiva de la vegetación y variables climáticas en los altos llanos centrales venezolanos. Acta Botánica Venezolana 32: 33-362.
- Reigosa, M.J. 2001. Handbook of plant ecophysiology techniques. American Society of Plant Physiologists. Kluwer academic publishers. Madrid. España.
- Reigosa, M.J. Pedrol, N. & Sánchez, A. 2003. La ecofisiología vegetal. Una ciencia de síntesis. Thomson. Madrid. España.
- Reynolds , J.F., . Kemp, P.R., Ogle, K & Fernández, R.J. 2004. Modifying the 'pulse-reserve' paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. Oecologia 141: 194–210.

- Robberecht, R., Mahall, B.E. & Nobel, P.S. 1983. Experimental removal of intraspecific competitors effects on water relations and productivity of a desert bunchgrass, *Hilaria rigida*. *Oecología* 60: 21-24.
- Robertson, T.R., Zak, J.C. & Tissue, D.T. 2010. Precipitation magnitude and timing differentially affect species richness and plant density in the sotol grassland of the Chihuahuan Desert. *Oecologia* 162:185–197
- Rodés, R. & Collazo, M. 2006. Manual de Prácticas de Fotosíntesis. 1ª edición. Las Prensas de Ciencias. UNAM. México.
- Rodríguez-Dorantes, A.M. & García-Castañeda, M.T. 2003. Análisis bioquímico y fisiológico de *Fouquieria splendens* ssp. *breviflora* bajo la acción de agentes de estrés hídrico. *Polibotánica* 16: 49-62
- Ryel, R.J., Ivans, C.Y., Peek, M.S. & Leffler, A.J. 2008. Functional Differences in Soil Water Pools: a New Perspective on Plant Water Use in Water-Limited Ecosystems. *Progress in Botany* 69. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. USA.
- Sánchez-Soto, B., Reyes-Olivas, A., García-Moya, E. & Terrazas, T. 2010. Germinación de tres cactáceas que habitan la región costera del noroeste de México. *Interciencia* 35: 229-305.
- Salisbury, F.B. & Ross, C.W. Fisiología vegetal. Grupo editorial Iberoamericana. México.
- Sang, L.J. 2010. Stomatal opening mechanism of CAM plants. *Journal Plant Biology* 53: 19-23.
- Schwinning, S. & Weiner, J. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecología* 113:447-455.
- Schwinning, S. & Ehleringer, J.R. 2001. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology* 89:464–480.
- Tambusi, E.A. 2004. Fotosíntesis, fotoprotección, productividad y estrés abiótico: algunos casos de estudio. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona, España.
- Trujillo, G., Méndez, N. J, Americo, J y Parra, D.F. 2010. Efecto de la humedad y compactación de un Utiliso de la sabana del estado Managas sobre la concentración de clorofila y carotenoides, lavado de electrolitos y contenido relativo de agua en plantas de soya. *Acta Universitario*20: 18-30.
- Turkington, R., Goldberg, D.E., Olsvig-Whittaker, L. & Dyer. A.R. 2005. Effects of density on timing of emergence and its consequences for survival and growth in two communities of annual plants. *Journal of Arid Environments* 61: 377–396.
- Valiente-Banuet, A. & Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* un the Tehuacan Valley, México. *Journal of Ecology* 79:961-971.
- Van-Galen, K.E., Flanagan, L.B. & Peddle, D.R. 2007. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence and spectral reflectance in *Sphagnum* moss at varying water contents. *Oecología* 153:19-28.
- Vázquez, D.P. 2005. El nicho: conceptos y aplicaciones. Reconsiderando el nicho hutchinsoniano. *Ecología Austral* 15: 149-158.
- Vázquez-Yanes C. & Orozco-Segovia, A. 1998. Physiological ecology of Mediterranean seeds: link with Ex Situ conservation of plants. En: Rundel PW, G Montenegro & FM Jaksic (eds) *Landscape degradation and biodiversity in Mediterranean-type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Vázquez-Cuevas, G. & Roldán, A.R. 2010. Evaluación de los cambios de cobertura del suelo en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México (1973-2006). *Papeles de Geografía* 51: 307-316.
- Walter, H. 1971. *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Weiner, J. & Damgaard, C. 2006. Size-asymmetric competition and size-asymmetric growth in a spatially explicit zone-of-influence model of plant competition. *Ecological Research* 21: 707-712.

- Welden, C.W. & Slauson, W.L. 1986. The intensity of competition versus its importance. An overlooked distinction and some implications. *Quarterly Review of Biology* 61: 23- 44.
- Whittingham, C.P. 1976. El mecanismo de la fotosíntesis. H. Blume ediciones. Reproducciones Offset Barcena. Madrid, España.
- Winter, K., García, M. & Holtum, A.M. 2011. Drought-stress-induced up-regulation of CAM in seedlings of a tropical cactus, *Opuntia elatior*, operating predominantly in the C₃ mode. *Journal of Experimental Botany* 62: 4037- 4042.
- Wonnacott, T.H. & Wonnacott, R.J. 1999. Introducción a la estadística. Limusa. Noriega Editores. México.
- Yeaton, R.I., Travis, J. & Gillinsky, E. 1977. Competition and spacing in plant communities: the Arizona upland association. *Journal Ecology* 65: 587-595.
- Yeaton, R.I. & Cody, M.L. 1976. Competition and spacing in plant communities: The northern Mohave desert. *Journal Ecology* 64: 689-696.
- Zamora, H.S. 2009. Evaluación fisiológica de brotes en proliferación *in vitro* de *Echinocactus grusonii* Hild., (Cactaceae) en etapas tempranas. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México.
- Zar, J.H. 1996. Biostatistical analysis. 3ed. Prentice-Hall. Englewood Cliffs. New Jersey.