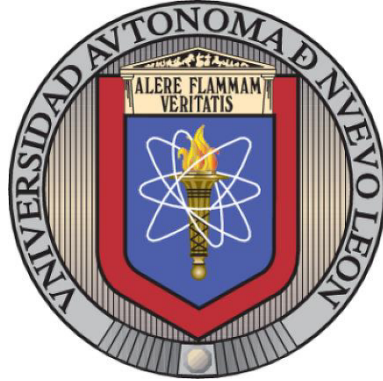


UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES



**ECOLOGÍA Y FISIOLOGÍA EN LAS PRIMERAS FASES DE CRECIMIENTO DE
PLANTAS SUCULENTAS EN EL SUR DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE EN MÉXICO Y LAS
MONTAÑAS DE CÓRDOBA EN ARGENTINA**

POR

M. EN C. REYES MANUEL PÉREZ SÁNCHEZ

**COMO REQUISITO PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES**

ENERO, 2018

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES
SUBDIRECCIÓN DE POSGRADO**



**ECOLOGÍA Y FISIOLOGÍA EN LAS PRIMERAS FASES DE
CRECIMIENTO DE PLANTAS SUCULENTAS EN EL SUR DEL DESIERTO
CHIHUAHUENSE EN MÉXICO Y LAS MONTAÑAS DE CÓRDOBA EN
ARGENTINA**

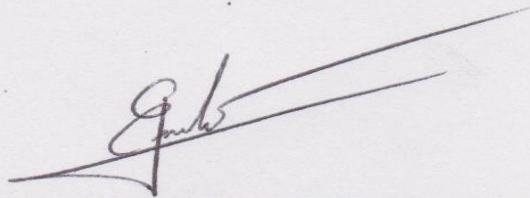
**POR
M.C. REYES MANUEL PÉREZ SÁNCHEZ**

**COMO REQUISITO PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS
NATURALES**

ENERO, 2018

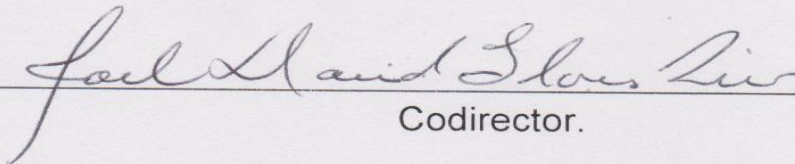
ECOLOGÍA Y FISIOLOGÍA EN LAS PRIMERAS FASES DE
CRECIMIENTO DE PLANTAS SUCULENTAS EN EL SUR DEL DESIERTO
CHIHUAHUENSE EN MÉXICO Y LAS MONTAÑAS DE CÓRDOBA EN
ARGENTINA.

Aprobación de Tesis



Director

Dr. Enrique Jurado Ybarra

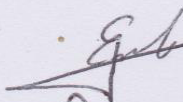


Codirector.

Dr. Joel D. Flores Rivas

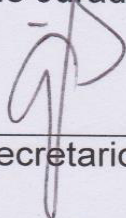
**ECOLOGÍA Y FISIOLOGÍA EN LAS PRIMERAS FASES DE
CRECIMIENTO DE PLANTAS SUCULENTAS EN EL SUR DEL DESIERTO
CHIHUAHUENSE EN MÉXICO Y LAS MONTAÑAS DE CÓRDOBA EN
ARGENTINA.**

Aprobación de Tesis



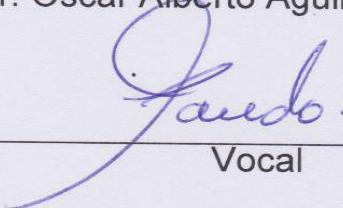
Presidente

Dr. Enrique Jurado Ybarra



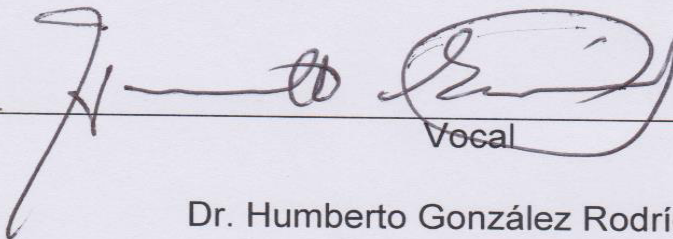
Secretario

Dr. Oscar Alberto Aguirre Calderón



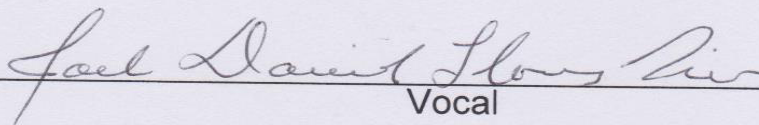
Vocal

Dra. Marisela Pando Moreno



Vocal

Dr. Humberto González Rodríguez



Vocal

Dr Joel D. Flores Rivas



**ECOLOGÍA Y FISIOLOGÍA EN LAS PRIMERAS FASES DE CRECIMIENTO
DE PLANTAS SUCULENTAS EN EL SUR DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE
EN MÉXICO Y LAS MONTAÑAS DE CÓRDOBA EN ARGENTINA.**

TESIS


Como requisito parcial para obtener el grado de

**DOCTOR EN CIENCIAS
CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES**

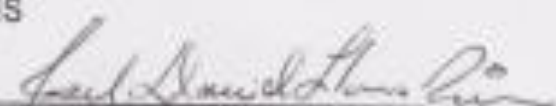
Presenta

M. en C. REYES MANUEL PÉREZ SÁNCHEZ

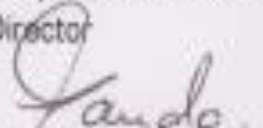
COMITÉ DE TESIS



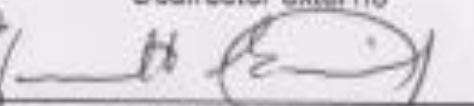
Dr. Enrique Jurado Ybarra
Director



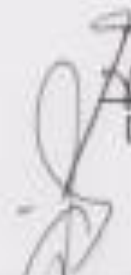
Dr. Joel David Flores Rivas
Codirector externo



Dra. Marisela Pando Moreno
Asesora



Dr. Humberto González Rodríguez
Asesor



Dr. Oscar Alberto Aguirre Calderón
Asesor

I. Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (**CONACyT**), por la beca otorgada para la realización de este proyecto

A la Secretaría de Educación Pública - Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CB-2010-156205 y CB2015-255453) (CB-2010-156205 y CB2015-255453).

A la Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Forestales (**UANL-FCF**) por permitirme ser parte de una generación de gente productiva para el país.

Al Programa de Apoyo a la Investigación Científica y Tecnológica (**PAICYT-UANL**) por su apoyo para que esta investigación se llevará a cabo.

Al Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica (**IPICYT**), en especial a la División de Ciencias Ambientales por prestarme sus instalaciones para llevar a cabo los análisis de esta tesis.

Al Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (**CONICET-Universidad Nacional de Córdoba**), Argentina; por permitirme realizar una estancia en su universidad y prestarme sus instalaciones.

Al **Dr. Enrique Jurado Ybarra**, por permitirme ser parte de sus asesorados, por dirigir esta tesis, por su paciencia y cordialidad, por su apoyo incondicional a pesar del tiempo, por su tenacidad para hacerme entender que nunca es tarde, por esa grandiosa labor de director de tesis. Mil gracias por todo.

Al **Dr. Joel D. Flores Rivas**, por ser parte importante de esta tesis, por co-dirigirla, por la confianza, paciencia, y por los consejos, la ayuda incondicional y por animarme a no rendirme, un ejemplo siempre a seguir. Gracias, siempre gracias.

A la **Dra. Marisela Pando Moreno**, por ser parte esencial de esta tesis, por la amabilidad siempre brindada, por el ejemplo de una excelente Doctora, por su sencillez. Gracias.

Al **Dr. Oscar Alberto Aguirre Calderón**, por la oportunidad brindada, por ayudarme a cumplir esta investigación, por siempre recibirme con una sonrisa. Gracias.

Al **Dr. Humberto González Rodríguez**, por revisar esta tesis, por la amabilidad y respeto siempre otorgado, por ser parte de este proyecto. Gracias.

Al **Dr. Diego Gurvich**, por permitirme trabajar en su laboratorio, por recibirme amablemente, por la hospitalidad y cordialidad, por compartir su conocimiento conmigo. Gracias.

A Dra. Laura Yáñez, por su tiempo, por el material de campo prestado y sus enseñanzas. Gracias.

A Claudia G. Salvatierra, Juan Pablo Rodas, Evelyn Rosas, Arizbe Ponce, Melissa Ávila por apoyarme en todo momento durante el trabajo de campo y en la realización de la tesis. Gracias a ustedes fue mucho más ameno y divertido ir a campo. Los quiero, gracias.

A Miguelito y a su familia por proporcionarnos amablemente el predio para poder realizar la parte experimental de campo. Gracias.

A Karen Bauk y Sebastián Zeballos, por su ayuda y apoyo durante la estancia en Argentina y por su amistad. Gracias.

A mis primos, primas, tías, tíos, sobrinos y sobrinas de Michoacán, por apoyarme y siempre estar presentes. Los quiero mucho.

A mis primos Valdo, Vicky, Sandra, Liliana, a mi tía Celia y tío Rodolfo, a mis sobrinas Rebeca, Raquel, Ingrid, Mildred, a mis sobrinos Jonathan y Terrence, a Alejandra H. y su familia. Por no abandonarme. Los quiero a morir.

A mis amigos por siempre compartir a mi lado cada momento de mi vida, por entenderme y apoyarme, Pibi, Astrid, Carlos, Susana, Miguel. A mis amigos de la secundaria (Cristina, Martha, Elizabeth, Moises, Rosella, Zulma, Magdalena, Israel e Israel), del bachillerato (Mary, Julieta, Carmen, Oscar, Dante), de la universidad (Andrea, Lorena, David, Mary, Erika) por siempre apoyarme y de la Maestría (Olga, Ofe, Gris, Marlín y Rebeca). Los quiero mucho.

A José Antonio por ser un ejemplo de tenacidad y perseverancia, quien me alentó a seguir adelante y a no dejar este proyecto. A su familia por aún sin ser parte de ella, se preocupan por que se concluya esta etapa. Los quiero, Gracias.

Gracias a Regina Pérez y Ángel López, por su apoyo en los tramites de la tesis. Por prestarme de su tiempo para lograr dar este paso. Les agradezco inmensamente.

A mis amigos de San Luis Potosí, Nancy, Erika, Víctor, Ivonne, Yahas, y a mis amigos de PAUTA, Maritza, Mariana, Esperanza, Remedios por compartir conmigo los nervios de cumplir esta meta. Gracias.

II. Dedicatoria.

A mis abuelitos (Mayita[†], Pashito[†], Papá Manuel[†], Mamá Angelita). A ellos, a quienes fueron el pilar de mi vida, el ejemplo a seguir, la fortaleza en persona, la sabiduría innata, la amabilidad, el amor sincero. Gracias por quererme tal cual soy, los amo eternamente.

A mis padres, Gloria y Alejandro, quienes en todo momento me han brindado su confianza, respeto, tolerancia y sobre todo su amor. Los amo.

A mis hermanos, Andrea y Alejandro, quienes a pesar de las pocas o muchas diferencias que tengamos siempre los llevo en mi corazón, gracias por no abandonarme. Los amo.

A mis sobrinos, Montserrat y Saúl, por quienes sin dudar son razón suficiente para siempre dar lo mejor de mí. Los amo con todo mí ser.

Al Dr. Enrique y al Dr. Joel, por no dejarme rendir, por siempre apoyarme, por su valiosa y grandiosa amistad. Los admiro, Gracias.

Contenido

I.	Agradecimientos	5
II.	Dedicatoria.....	8
III.	Índice de tablas.....	11
IV.	Índice de figuras.	13
V.	Resumen	15
VI.	Abstract	18
VII.	CAPÍTULO I: Crecimiento y ecofisiología de plántulas suculentas bajo la protección de plantas nodrizas en el Sur del desierto chihuahuense.	1
VII.1	Resumen	1
VII.2	Introducción.	2
VII.3	Hipótesis.....	5
VII.4	Objetivos.....	5
VII.4.1	Objetivos generales.....	5
VII.4.2	Objetivos particulares.	5
VII.5	Materiales y métodos.....	6
VII.5.1	Sitio de estudio:.....	6
VII.5.2	Especies estudiadas.....	7
VII.5.3	Colecta de semillas.....	11
VII.5.4	Crecimiento de plántulas.	11
VII.5.5	Diseño experimental.....	12
VII.5.6	Análisis estadísticos.	16
VII.6	Resultados.....	17
VII.7	Discusión.	32
VII.8	Bibliografía.....	35

VIII. CAPÍTULO II: Efecto combinado del potencial hídrico y la temperatura en la germinación de semillas y el desarrollo de plántulas de cactus de un ecosistema méxico argentino.....	41
VIII.1 Resumen.....	42
VIII.2 Introducción.....	42
VIII.3 Materiales y métodos.....	45
VIII.3.1 Especies estudiadas y área de estudio.....	45
VIII.3.2 Experimento de germinación:.....	46
VIII.3.3 Medidas de plántulas:.....	47
VIII.3.4 Análisis estadístico:.....	47
VIII.4 Resultados.....	48
VIII.5 Discusión.....	51
VIII.6 Conclusión.....	55
VIII.7 Agradecimientos.....	55
VIII.8 Referencias.....	56
VIII.9 Material complementario.....	62
VIII.9.1 Apéndice 1.....	62
VIII.9.2 Apéndice 2.....	63
IX. Anexo A.....	64
X. Anexo B.....	100
XI. Conclusiones generales.....	123
XII. Perspectivas.....	124

III. Índice de tablas. Capítulo I.

- TABLA 1.** EFECTO DEL MICROAMBIENTE, TIEMPO Y SU INTERACCIÓN EN EL RENDIMIENTO CUÁNTICO EFECTIVO DEL FOTOSISTEMA II (Φ_{PSII}) PARA LAS SIETE ESPECIES ESTUDIADAS. UN ASTERISCO (*) INDICA UN EFECTO SIGNIFICATIVO ($P < 0.05$). VALORES REPRESENTAN MEDIA (DESVIACIÓN ESTÁNDAR), LETRAS DISTINTAS INDICAN DIFERENCIA SIGNIFICATIVA DENTRO DE LA ESPECIE. 20
- TABLA 2.** EFECTO DEL MICROAMBIENTE, TIEMPO Y SU INTERACCIÓN EN LA TASA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES (ETR; $\mu\text{MOL M}^{-2} \text{S}^{-1}$) PARA LAS SIETE ESPECIES ESTUDIADAS. UN ASTERISCO (*) INDICA UN EFECTO SIGNIFICATIVO ($P < 0.05$). VALORES REPRESENTAN MEDIA (DESVIACIÓN ESTÁNDAR), LETRAS DISTINTAS INDICAN DIFERENCIA SIGNIFICATIVA DENTRO DE LA ESPECIE..... 22
- TABLA 3.** EFECTO DEL MICROAMBIENTE, TIEMPO Y SU INTERACCIÓN EN LA TASA DE CRECIMIENTO RELATIVO (RGR; $\text{MG DÍA}^{-1} \text{MG}^{-1}$) PARA LAS SIETE ESPECIES ESTUDIADAS. UN ASTERISCO (*) INDICA UN EFECTO SIGNIFICATIVO ($P < 0.05$). VALORES REPRESENTAN MEDIA (DESVIACIÓN ESTÁNDAR), LETRAS DISTINTAS INDICAN DIFERENCIA SIGNIFICATIVA DENTRO DE LA ESPECIE. 25
- TABLA 4.** EFECTO DEL MICROAMBIENTE, TIEMPO Y SU INTERACCIÓN EN LA TASA DE ASIMILACIÓN NETA (NAR; $\text{MG DÍA}^{-1} \text{CM}^{-2}$) PARA LAS SIETE ESPECIES ESTUDIADAS. UN ASTERISCO (*) INDICA UN EFECTO SIGNIFICATIVO ($P < 0.05$). VALORES REPRESENTAN MEDIA (DESVIACIÓN ESTÁNDAR), LETRAS DISTINTAS INDICAN DIFERENCIA SIGNIFICATIVA DENTRO DE LA ESPECIE. 26
- TABLA 5.** EFECTO DEL MICROAMBIENTE, TIEMPO Y SU INTERACCIÓN EN LA PROPORCIÓN DE ÁREA FOLIAR O FOTOSINTÉTICA (LAR; CM^2/MG) PARA LAS SIETE ESPECIES ESTUDIADAS. UN ASTERISCO (*) INDICA UN EFECTO SIGNIFICATIVO ($P < 0.05$). VALORES REPRESENTAN MEDIA (DESVIACIÓN ESTÁNDAR), LETRAS DISTINTAS INDICAN DIFERENCIA SIGNIFICATIVA DENTRO DE LA ESPECIE..... 28
- TABLA 6.** EFECTO DEL MICROAMBIENTE, TIEMPO Y SU INTERACCIÓN EN LA PROPORCIÓN RAÍZ/VÁSTAGO (R/S) PARA LAS SIETE ESPECIES ESTUDIADAS. UN ASTERISCO (*) INDICA UN EFECTO SIGNIFICATIVO ($P < 0.05$). VALORES REPRESENTAN MEDIA (DESVIACIÓN ESTÁNDAR), LETRAS DISTINTAS INDICAN DIFERENCIA SIGNIFICATIVA DENTRO DE LA ESPECIE. 29
- TABLA 7.** EFECTO DEL MICROAMBIENTE, TIEMPO Y SU INTERACCIÓN EN EL CONTENIDO RELATIVO DE AGUA (RWC; %) PARA LAS SIETE ESPECIES ESTUDIADAS. UN ASTERISCO (*) INDICA UN EFECTO SIGNIFICATIVO ($P < 0.05$). VALORES REPRESENTAN MEDIA (DESVIACIÓN ESTÁNDAR), LETRAS DISTINTAS INDICAN DIFERENCIA SIGNIFICATIVA DENTRO DE LA ESPECIE. 31

Capítulo II.

- APÉNDICE 1.** MODELO LINEAL GENERALIZADO QUE EVALÚA EL EFECTO DE LA TEMPERATURA, EL POTENCIAL HÍDRICO Y SU INTERACCIÓN (TEMPERATURA \times POTENCIAL HÍDRICO) SOBRE EL PORCENTAJE DE GERMINACIÓN DE CADA UNA DE LAS SEIS ESPECIES ESTUDIADAS. (DF) GRADOS DE

LIBERTAD; (RESID. DF) GRADOS DE LIBERTAD RESIDUAL; (RESID. DEV) DESVIACIÓN RESIDUAL. VALOR-P DE LA PRUEBA χ^2 UTILIZADA PARA EVALUAR LA SIGNIFICANCIA DE LAS VARIABLES EXPLICATIVAS. EN NEGRITA, VALORES-P UTILIZADOS PARA INTERPRETAR LOS RESULTADOS. 62

APÉNDICE 2. VALOR DE F Y P DE MODELOS LINEALES QUE EVALÚAN EL EFECTO DE LOS TRATAMIENTOS CONSISTENTES EN COMBINACIONES DE TEMPERATURA Y POTENCIAL HÍDRICO (DIFERENTES NIVELES PARA CADA ESPECIE, VER TEXTO) SOBRE EL TIEMPO MEDIO DE GERMINACIÓN (T_{50}) Y ALTURA Y ANCHO DE LA PLÁNTULA. EN NEGRITA, SIGNIFICATIVOS P-VALORES UTILIZADOS PARA INTERPRETAR LOS RESULTADOS..... 63

IV. Índice de figuras.

Capítulo I

FIGURA 1. LOCALIDAD SAN JUANICO CHICO, SAN LUIS POTOSÍ, S.L.P.	6
FIGURA 2. PLANTAS ADULTAS EN CAMPO DE: A) ECHINOCACTUS PLATYACANTHUS Y B) FEROCACTUS HISTRIX.....	8
FIGURA 3. PLANTAS ADULTAS EN CAMPO DE: A) MYRTILLOCACTUS GEOMETRIZANS Y B) STENOCACTUS COPTONOGONUS.	9
FIGURA 4. PLANTAS ADULTAS EN CAMPO DE: A) AGAVE LECHUGUILLA Y B) AGAVE SALMIANA.	10
FIGURA 5. PLANTAS ADULTAS EN CAMPO DE: A) YUCCA FILIFERA Y B) PROSOPIS LAEVIGATA.	11
FIGURA 6. SEMILLAS COLECTADAS, DE IZQUIERDA A DERECHA (ARRIBA) ECHINOCACTUS PLATYACANTHUS, FEROCACTUS HISTRIX, MYRTILLOCACTUS GEOMETRIZANS, STENOCACTUS COPTONOGONUS, (ABAJO) AGAVE LECHUGUILLA, AGAVE SALMIANA Y YUCCA FILIFERA.....	11
FIGURA 7. A) SEMILLAS GERMINADAS EN BANDEJAS POR ESPECIE; B) PLÁNTULAS TRASPLANTADAS EN VASOS BIODEGRADABLES.....	12
FIGURA 8. PARCELA EN ESPACIO BAJO LA LUZ SOLAR DIRECTA (A); PARCELA BAJO UNA PLANTA NODRIZA (B).	13
FIGURA 9. A) SENSOR SUJETADOR DE HOJA DEL FLUORÓMETRO, B) FLUORÓMETRO PORTÁTIL MODULADOR DE PULSO AMPLIO (MINI-PAM).....	15
FIGURA 10. VARIABLES AMBIENTALES (MEDIA \pm SE) A DIFERENTE TIEMPO DE COSECHA: A) TEMPERATURA DEL SUELO EN GRADOS CENTÍGRADOS, B) HUMEDAD DEL SUELO EN PORCENTAJE Y C) LUZ EN FLUJO DE FOTONES FOTOSINTÉTICOS (FFF). LOS DATOS FUERON COLECTADOS DE LAS 12:00 A LAS 14:00 HORAS.....	19
FIGURA 11. EFECTO DE LA INTERACCIÓN MICROAMBIENTE \times TIEMPO EN EL RENDIMIENTO CUÁNTICO EFECTIVO DEL FOTOSISTEMA II (Φ_{PSII}) PARA YUCCA FILIFERA (MEDIA \pm DESVIACIÓN ESTÁNDAR). LETRAS DIFERENTES INDICAN DIFERENCIAS ESTADÍSTICAS ($P < 0.05$).	19
FIGURA 12. EFECTO DE LA INTERACCIÓN MICROAMBIENTE \times TIEMPO EN EL RENDIMIENTO CUÁNTICO EFECTIVO DEL FOTOSISTEMA II (Φ_{PSII}) PARA MYRTILLOCACTUS GEOMETRIZANS (MEDIA \pm DESVIACIÓN ESTÁNDAR). LETRAS DIFERENTES INDICAN DIFERENCIAS ESTADÍSTICAS ($P < 0.05$).....	21
FIGURA 13. EFECTO DE LA INTERACCIÓN MICROAMBIENTE \times TIEMPO EN LA TASA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES (ETR) PARA YUCCA FILIFERA (MEDIA \pm DESVIACIÓN ESTÁNDAR). LETRAS DIFERENTES INDICAN DIFERENCIAS ESTADÍSTICAS ($P < 0.05$).	23
FIGURA 14. EFECTO DE LA INTERACCIÓN MICROAMBIENTE \times TIEMPO EN LA TASA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES (ETR) PARA MYRTILLOCACTUS GEOMETRIZANS (MEDIA \pm DESVIACIÓN ESTÁNDAR). LETRAS DIFERENTES INDICAN DIFERENCIAS ESTADÍSTICAS ($P < 0.05$).	23

FIGURA 15. EFECTO DE LA INTERACCIÓN MICROAMBIENTE × TIEMPO EN LA TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO (RGR) PARA YUCCA FILIFERA (MEDIA ± DESVIACIÓN ESTÁNDAR). LETRAS DIFERENTES INDICAN DIFERENCIAS ESTADÍSTICAS (P<0.05).	24
FIGURA 16. EFECTO DE LA INTERACCIÓN MICROAMBIENTE × TIEMPO EN LA TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO (RGR) PARA AGAVE SALMIANA (MEDIA ± DESVIACIÓN ESTÁNDAR). LETRAS DIFERENTES INDICAN DIFERENCIAS ESTADÍSTICAS (P<0.05).	26
FIGURA 17. EFECTO DE LA INTERACCIÓN MICROAMBIENTE × TIEMPO EN EL CONTENIDO RELATIVO DE AGUA (RWC) PARA AGAVE SALMIANA (MEDIA ± DESVIACIÓN ESTÁNDAR). LETRAS DIFERENTES INDICAN DIFERENCIAS ESTADÍSTICAS (P<0.05).	30

Capítulo II

.FIGURA 1 PORCENTAJE DE GERMINACIÓN (% Y ERROR ESTÁNDAR, N = 5) DE LAS ESPECIES ANALIZADAS: (A) ECHINOPSIS CANDICANS, (B) GYMNOCALYCIUM BRUCHII, (C) G. CAPILLENSE, (E) G. QUEHLIUM Y (F) PARODIA MAMMULOSA, BAJO CUATRO POTENCIAS HÍDRICAS (0 CONTROL, -0.2, -0.4 Y -0.6 MPA) Y DOS TEMPERATURAS (25 Y 32 °C). LETRAS DIFERENTES INDICAN DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS PARA EL EFECTO DE INTERACCIÓN DE FACTORES (PRUEBA POST HOC DGC, P <0.05). LA INTERACCIÓN NO FUE SIGNIFICATIVA PARA G. BRUCHII; SIN EMBARGO, FACTORES PRINCIPALES PRESENTAN UN EFECTO SIGNIFICATIVO SOBRE ESTA ESPECIE (VER TEXTO PRINCIPAL PARA RESULTADOS DETALLADOS). ...	49
.FIGURA 2 EL TIEMPO MEDIO DE GERMINACIÓN (T ₅₀ Y ERROR ESTÁNDAR) DE LAS ESPECIES ANALIZADAS: (A) ECHINOPSIS CANDICANS, (B) GYMNOCALYCIUM BRUCHII, (C) G. CAPILLENSE, (D) G. MOSTII, (E) G. QUEHLIUM Y (F) PARODIA MAMMULOSA, BAJO CUATRO POTENCIALES HÍDRICOS (0 CONTROL, -0.2, -0.4 Y -0.6 MPA) A 25 Y 32 °C. T ₅₀ NO SE CALCULÓ CUANDO LA GERMINACIÓN FUE INFERIOR AL 20%. LETRAS DIFERENTES INDICAN DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS ENTRE LOS TRATAMIENTOS (PRUEBA POST HOC DGC, P <0.05).	50
.FIGURA 3 EL TIEMPO MEDIO DE GERMINACIÓN (T ₅₀ Y ERROR ESTÁNDAR) DE LAS ESPECIES ANALIZADAS: (A) ECHINOPSIS CANDICANS, (B) GYMNOCALYCIUM BRUCHII, (C) G. CAPILLENSE, (D) G. MOSTII, (E) G. QUEHLIUM Y (F) PARODIA MAMMULOSA, BAJO CUATRO POTENCIALES HÍDRICOS (0 CONTROL, -0.2, -0.4 Y -0.6 MPA) A 25 Y 32 °C. T ₅₀ NO SE CALCULÓ CUANDO LA GERMINACIÓN FUE INFERIOR AL 20%. LETRAS DIFERENTES INDICAN DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS ENTRE LOS TRATAMIENTOS (PRUEBA POST HOC DGC, P <0.05).	50
.FIGURA 4 ALTURA Y ANCHO DE PLÁNTULAS (MM Y ERROR ESTÁNDAR) DE LAS ESPECIES ANALIZADAS: (A) ECHINOPSIS CANDICANS, (B) GYMNOCALYCIUM BRUCHII, (C) G. CAPILLENSE, (D) G. MOSTII, (E) G. QUEHLIUM Y (F) PARODIA MAMMULOSA. ESTAS MEDICIONES SE REALIZARON SÓLO EN TRES TRATAMIENTOS, 25 °C/0 MPA, 25 °C/-0.2 MPA Y 32 °C/0 MPA. LETRAS DIFERENTES INDICAN DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS ENTRE LOS TRATAMIENTOS (P ≤ 0,05).	52

V. Resumen

En esta tesis se presentan dos investigaciones realizadas sobre ecología y fisiología de las primeras etapas de vida de plantas suculentas, la primera en una zona árida mexicana y la segunda en las montañas argentinas.

En las zonas áridas, los altos niveles de radiación solar y la escasez de agua son dos factores importantes que limitan el desarrollo de las plántulas. En general, el establecimiento de plántulas suculentas es más exitoso bajo plantas nodriza debido a la sombra proporcionada, ayudando así a reducir el sobrecalentamiento, la transpiración excesiva y la fotoinhibición en plántulas protegidas. La diferencia que un microambiente de una planta nodriza puede proporcionar en el funcionamiento fisiológico de plántulas de suculentas desérticas, podría ser probada midiendo el crecimiento y la fotosíntesis de la planta. En este estudio se midieron las variables relacionadas con la fluorescencia de la clorofila: Rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}) y la tasa de transporte de electrones (ETR); así como, la tasa relativa de crecimiento (RGR) y sus componentes (tasa de asimilación neta, NAR, y proporción de área foliar o fotosintética, LAR), proporción raíz/vástago (R/S) y contenido relativo de agua (RWC), para plántulas trasplantadas bajo plantas nodriza y plántulas trasplantadas bajo la luz solar directa. Hemos probado que Φ_{PSII} , LAR, proporción R/S y RWC, fueron más bajos, y ETR, RGR y NAR fueron más altos para plántulas de siete especies suculentas comunes al Sur del Desierto Chihuahuense (*Agave lechuguilla*, *A. salmiana*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus histrix*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocactus coptonogonus* y *Yucca filifera*) creciendo bajo la luz directa del sol, en comparación con las trasplantadas bajo árboles nodriza de mezquite. Aunque las especies respondieron de manera diferente a los tratamientos; en general, se encontró que las plántulas creciendo bajo plantas nodrizas tenían alto Φ_{PSII} y baja ETR que las que crecían bajo la luz solar directa. RWC, proporción R/S y RGR y sus componentes, variaron en respuesta a

los microambientes para algunas especies, pero no de manera consistente. Las variables ecofisiológicas aquí evaluadas fueron más claramente afectadas por la radiación solar que las variables morfológicas. Estos resultados son el primer estudio de campo que incluyen los mecanismos ecofisiológicos y morfológicos de plántulas de especies suculentas bajo plantas nodriza.

Las sequías y altas temperaturas podrán aumentar como consecuencia del cambio climático. Esto afectaría la vida de las plantas de diversas maneras, en particular en sus fases iniciales como la germinación y el crecimiento de las plántulas. En especies de crecimiento lento, como los cactus, la germinación de semillas y su establecimiento son las fases más críticas de su ciclo de vida. Sin embargo, para que este proceso se pueda llevar a cabo con éxito, se necesita de condiciones favorables. Por ello es probable que las especies de cactus de los ecosistemas méxicos sean más afectadas por el cambio climático, que las especies de ecosistemas áridos. El objetivo en este segundo estudio fue evaluar el efecto combinado de potenciales hídricos y temperaturas sobre la germinación de semillas y las características de plántulas en seis especies de cactus globosos de las montañas de Córdoba: *Echinopsis candicans*, *Gymnocalycium bruchii*, *G. capillaense*, *G. mostii*, *G. quehlianum* y *Parodia mammulosa*. Se realizó un experimento factorial en el que se combinaron cuatro niveles de potenciales hídricos (0, -0.2, -0.4 y -0.6 MPa) con dos niveles de temperatura (25 y 32°C). Se registró la germinación (%) y el tiempo medio de germinación (T_{50}); y se midió la forma de la plántula (anchura y longitud). En general, una disminución del potencial hídrico y un aumento de la temperatura dieron como resultado una baja germinación, con diferentes comportamientos entre especies. A 32°C y bajos potenciales hídricos, la germinación fue baja o nula para casi todas las especies. No hubo una clara tendencia en la respuesta de la T_{50} a los tratamientos. El desarrollo de las plántulas fue altamente y negativamente afectado por la combinación de factores, particularmente en los bajos potenciales hídricos. Las respuestas de las especies de cactus

analizadas a bajo potencial hídrico fueron similares a las de especies de cactus de ecosistemas más áridos. Nuestros resultados sugieren que las especies estudiadas se verían gravemente afectadas por los cambios en la temperatura y la precipitación, como se predijo en un escenario de cambio climático.

VI. Abstract

This thesis shows two researches about ecology and physiology of the first stages of life succulent plants, the first research is in arid Mexican zone and the second is in Argentinean Mountains. In arid zones, the light and water are two important factors that limit the development of seedlings. The shade provided by nurse plants can increase the overheating, excessive transpiration and the photoinhibition in protected seedlings. The difference that a microenvironment of a nurse plant can provide in the physiological functioning of desert succulent seedlings could be tested by measuring the plant growth and photosynthesis. Specifically, in this study we measured the variables related to chlorophyll fluorescence: Effective quantum yield of photosystem II (Φ_{PSII}) and electron transport rate (ETR), as well as relative growth rate (RGR) and its components (net assimilation rate, NAR, and proportion of leaf or photosynthetic area, LAR), root to shoot ratio (R/S) and relative water content (RWC), for seedlings transplanted under nurse plants and seedlings transplanted under direct sunlight. It was proved that Φ_{PSII} , LAR, R/S ratio and RWC were low, and ETR, RGR and NAR were higher for seedlings of seven succulent species common to the Southern Chihuahuan Desert (*Agave lechuguilla*, *A. salmiana*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus histrix*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocactus coptonogonus* y *Yucca filifera*) grown under direct sunlight, in comparison with seedlings transplanted under nurse mezquite trees. Although species responded differently to treatments, in general, it was found that seedlings grown under nurse plants had higher Φ_{PSII} and lower ETR than those grown under direct sunlight. The RWC, R/S ratio and RGR and their components varied in response to microenvironments for some species, but not consistently. The ecophysiological variables evaluated here were more clearly affected by solar radiation than the morphological variables. These results are the first field study to include the ecophysiological and morphological mechanisms of succulent seedlings under nurse plants.

Droughts and high temperatures may increase as a result of climate change. This would affect the life of plants in various ways, particularly in their early stages such as germination and seedling growth. In slow-growing species such as cacti, seed germination and establishment are the most critical phases of their life cycle; However, for this process to be successful, favorable conditions are needed. Therefore, cacti species of mesic ecosystems are more likely to be affected by climate change than arid ecosystem species. The objective of this second study was to evaluate the combined effect of water potentials and temperatures on seed germination and seedling characteristics in six species of globular cactus in the Córdoba Mountains: *Echinopsis candicans*, *Gymnocalycium bruchii*, *G. capillaense*, *G. mostii*, *G. quehlianum* y *Parodia mammulosa*. A factorial experiment was performed in which four levels of water potential (0, -0.2, -0.4 and -0.6 MPa) were combined with two temperature levels (25 y 32°C). Germination (%) and mean germination time (T_{50}) were recorded, and the shape of the seedling (width and length). In general, a decrease in water potential and an increase in temperature resulted in low germination, with different behaviors between species. At 32°C and low water potential, germination was low or zero for almost all species. There was no clear trend in the response of T_{50} to treatments. Seedling development was highly and negatively affected by the combination of factors, particularly in low water potentials. The responses of cactus species analyzed at low water potential were similar to those of cactus species from more arid ecosystems. Our results suggest that the species studied would be severely affected by changes in temperature and precipitation, as predicted in a climate change scenario.

VII. **CAPÍTULO I: Crecimiento y ecofisiología de plántulas suculentas bajo la protección de plantas nodrizas en el Sur del desierto chihuahuense.**

VII.1 Resumen

En las zonas áridas, la luz y el agua son dos factores importantes que limitan el desarrollo de las plántulas. La sombra proporcionada por las plantas nodrizas puede reducir el sobrecalentamiento, la transpiración excesiva y la fotoinhibición en plántulas protegidas. La diferencia que puede proporcionar un microambiente de una planta nodriza en el rendimiento fisiológico de plántulas suculentas del desierto, puede ser probado mediante la medición del crecimiento y la fotosíntesis de la planta. Específicamente, en este estudio se midieron las variables relacionadas con la fluorescencia de la clorofila: Rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}) y tasa de transporte de electrones (ETR); así como, tasa de crecimiento relativa (RGR) y sus componentes (tasa de asimilación neta, NAR, y proporción de área foliar o fotosintética, LAR), proporción raíz/vástago (R/S) y contenido relativo de agua (RWC) para plántulas trasplantadas bajo plantas nodrizas y plántulas trasplantadas bajo la luz solar directa. Hemos probado que Φ_{PSII} , LAR, proporción R/S y RWC, fueron más bajos, y ETR, RGR y NAR fueron más altos para plántulas de siete especies suculentas comunes al Sur del Desierto Chihuahuense (*Agave lechuguilla*, *A. salmiana*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus histrix*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocactus coptonogonus* y *Yucca filifera*) creciendo bajo la luz directa del sol, en comparación con las trasplantadas bajo árboles nodriza de mezquite. Aunque las especies respondieron de manera diferente a los tratamientos, en general se encontró que las plántulas creciendo bajo plantas nodrizas tenían alto Φ_{PSII} y baja ETR que las que crecían bajo la luz solar directa. RWC, proporción R/S y RGR y sus componentes variaron en respuesta a los microambientes para algunas especies, pero no de manera consistente. Las variables ecofisiológicas aquí evaluadas fueron más claramente afectadas

por la radiación solar que las variables morfológicas. Estos resultados son el primer estudio de campo que incluyen los mecanismos ecofisiológicos y morfológicos de plántulas de especies suculentas bajo plantas nodriza.

VII.2 Introducción.

La fase de plántula suele ser de las más importantes y crucial en la dinámica de las poblaciones vegetales, ya que las plántulas recién emergidas no tienen la capacidad de resistencia de las semillas, pero tampoco tienen la robustez física de las plantas adultas (Kitajima y Fenner 2000). Durante esta fase vulnerable, las plantas jóvenes deben crecer lo más rápido posible, establecer rápidamente sus raíces para absorción de agua, competir por luz, nutrientes y espacio con otras plantas; así como, desarrollar defensas químicas y mecánicas para protección contra herbívoros (Kitajima y Fenner 2000; Fenner y Thompson 2005).

Las plantas principalmente de zonas áridas y semiáridas, pueden encontrar numerosos beneficios en su asociación con otras plantas, estas otras plantas actúan de “nodrizas” y facilitan el crecimiento de las “protegidas”. Los principales beneficios que las plantas nodrizas proporcionan a las plantas protegidas son: a) efecto amortiguador de las temperaturas, tanto altas como bajas, b) mayor disponibilidad de agua, por levantamiento hidráulico, mejor infiltración y menor evaporación del agua, c) mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo, d) protección contra herbívoros y daños mecánicos por vientos, caída de objetos, etc., e) soporte físico, principalmente en especies trepadoras, f) reducción de la compactación del suelo, g) menor erosión del suelo (Flores y Jurado 2003), h) protección contra la fotoinhibición.

Dentro de las zonas áridas y semiáridas, la luz y el agua son de los factores físicos más importantes que limitan el desarrollo de las plántulas (Flores y Jurado 2003). La sombra, en lugares donde la vegetación es muy abundante puede llegar a ser una forma de estrés que limita la correcta realización de la fotosíntesis y el crecimiento de las plantas (Kitajima y

Fenner 2000); sin embargo, puede ser beneficiosa principalmente en ecosistemas áridos al reducir el sobrecalentamiento, la transpiración excesiva y la fotoinhibición que las plantas perciben en las zonas abiertas (Valladares y Pearcy 1997; Flores y Jurado 2003; Valladares 2004; Yang *et al.* 2009).

La fotoinhibición se define como cualquier reducción del funcionamiento del aparato fotosintético en respuesta al exceso de luz, también es un tipo de estrés que al igual que la sombra afecta de modo importante al rendimiento de las plantas (Long *et al.* 1994; Adir *et al.* 2003). Otros factores que causan estrés, como la sequía o las temperaturas extremas, incrementan el riesgo y gravedad de la fotoinhibición (Cornic 1994; Flexas y Medrano 2002; Valladares 2004).

La mayoría de las investigaciones realizadas sobre establecimiento de plántulas de especies desérticas, se han enfocado en evaluar la supervivencia (Tuner *et al.* 1966; Ibáñez y Schupp 2001; Flores *et al.* 2004; Munguía-Rosas y Sosa 2008; García-Chávez *et al.* 2014); poca investigación se ha realizado sobre los mecanismos relacionados con el crecimiento de plántulas de especies desérticas ante el estrés hídrico y lumínico, y la mayor parte se ha hecho en condiciones de invernadero (Martínez-Berdeja y Valverde 2008; Miquelajáuregui y Valverde 2010; Delgado-Sánchez *et al.* 2013; Romo-Campos *et al.* 2013).

Aquí se argumenta que, al menos para especies suculentas protegidas, la fisiología a menudo no se toma en cuenta (Romo-Campos *et al.* 2013). Sin embargo, es posible que las plántulas estén respondiendo a la radiación elevada en formas diferentes a la morfología. Por ejemplo, los cambios fisiológicos pueden ocurrir al menos en las primeras etapas, sin cambios detectables en el crecimiento (Delgado-Sánchez *et al.* 2013).

Algunos estudios han reportado mayor supervivencia, pero similar o menor tasa de crecimiento relativa (RGR, por sus siglas en inglés “relative growth rate”) para plántulas creciendo bajo la sombra, que las que crecen

bajo la luz solar directa (Martínez-Berdeja y Valverde 2008; Romo-Campos *et al.* 2013). Esto ha sido interpretado como el resultado de una baja tasa fotosintética para plántulas en sombra (Franco y Nobel 1989; Martínez-Berdeja y Valverde 2008; Romo-Campos *et al.* 2013). En un estudio de invernadero, Romo-Campos *et al.* (2013) encontraron una mayor tasa de asimilación neta (NAR, por sus siglas en inglés “net assimilation rate”, componente fisiológico de RGR), y baja proporción de área foliar o fotosintética (LAR, por sus siglas en inglés “leaf área ratio”, componente morfológico de RGR), para plántulas de cactus (*Opuntia jaliscana* y *O. streptacantha*) establecidas en alta radiación solar, que para aquellas establecidas en sombra. NAR es un componente fisiológico debido a que es una medida de la tasa fotosintética neta diaria de toda la planta ponderada por la tasa de cambio en el contenido de carbono de la planta (Delgado-Sánchez *et al.* 2013). Debido a que la radiación solar afecta la temperatura y la temperatura afecta la humedad, mayor supervivencia de plántulas bajo plantas nodrizas podría resultar de mayor humedad en el suelo y no de poca luz.

Es posible que el microambiente bajo plantas nodriza mejoren el rendimiento fisiológico de plántulas desérticas suculentas, lo que podría ser probado mediante la medición de la fluorescencia de la clorofila en las hojas o estructuras fotosintéticas (Maxwell y Johnson 2000). Si el microambiente bajo plantas nodriza reducen el estrés, las plántulas bajo ellas mostrarían valores mayores del rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}), que las plántulas de la misma especie con mayor radiación solar.

Debido a que la tasa de transporte de electrones (ETR, por sus siglas en inglés “electron transport rate”) está relacionada con el flujo de electrones a través del PSII al PSI, eventualmente para formar $NADPH_2$ que se utiliza para fijar CO_2 , valores bajos en ETR indican un menor rendimiento fotosintético en las plantas (Ritchie y Bunthawin 2010a, 2010b; Aragón-Gastélum *et al.* 2014). Por lo tanto, si las condiciones ambientales de los

espacios abiertos afectan negativamente el desempeño de las plántulas, aquellas situadas bajo plantas nodriza deberán mostrar valores mayores en su tasa de transporte de electrones (ETR).

Específicamente, en este estudio fueron determinadas las variables relacionadas a la fluorescencia de la clorofila: Φ_{PSII} y ETR; así como, la RGR y sus componentes (NAR y LAR) para plántulas bajo plantas nodrizas y para aquellas bajo la luz solar directa.

VII.3 Hipótesis.

Se espera que las respuestas ecofisiológicas ETR, LAR, proporción R/S y RWC de plántulas de especies suculentas de zonas áridas, sean menos eficientes en aquellas expuestas a la luz solar directa, pero presenten mayor eficiencia en Φ_{PSII} , RGR y NAR; que en aquellas que se encuentran bajo una planta nodriza.

VII.4 Objetivos.

VII.4.1 Objetivos generales.

Determinar los mecanismos ecofisiológicos de respuesta de plántulas de especies desérticas ante condiciones ambientales en campo.

VII.4.2 Objetivos particulares.

Evaluar la asignación de recursos a raíz y tallo por parte de las plántulas de especies de zonas áridas y semiáridas, en condiciones ambientales bajo plantas nodriza y expuestas a la luz solar directa.

Determinar el efecto de las condiciones ambientales en campo, bajo plantas nodriza y expuestas a la luz solar directa, en la tasa de crecimiento relativa y sus componentes morfológico (proporción de área foliar o fotosintética) y fisiológico (tasa de asimilación neta) de plántulas de especies suculentas de zonas áridas y semiáridas.

Evaluar el contenido relativo de agua en plántulas de especies de zonas áridas y semiáridas, expuestas a condiciones ambientales, bajo plantas nodriza y expuestas a la luz solar directa.

Determinar el rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II y la tasa de transporte de electrones en plántulas de zonas áridas y semiáridas, en condiciones ambientales en campo, bajo plantas nodriza y expuestas a la luz solar directa.

VII.5 Materiales y métodos.

VII.5.1 Sitio de estudio:

Este experimento de campo se llevó a cabo en la localidad de San Juanico Chico, en el municipio de San Luis Potosí, S.L.P. México, a 1870 msnm, con coordenadas geográficas $22^{\circ}14'07.5''$ N, $100^{\circ}59'48.3''$ W (Figura 1). La vegetación incluye matorrales desérticos micrófilos, rosetófilos y crasicuales, el área tiene una precipitación media anual de 300 a 450 mm y temperaturas promedio de 18°C a 25°C (INEGI 2002).

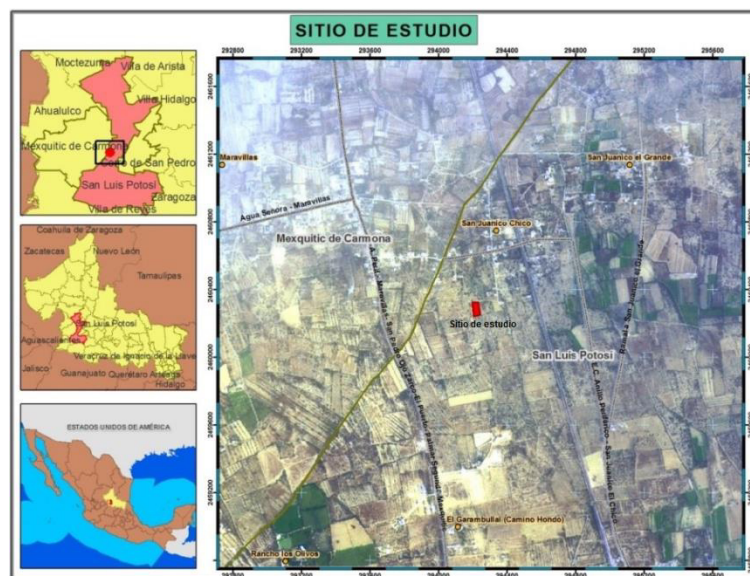


Figura 1. Localidad San Juanico Chico, San Luis Potosí, S.L.P.

VII.5.2 Especies estudiadas.

Se estudiaron siete especies de dos familias. Cuatro pertenecen a la familia Cactaceae (*Echinocactus platyacanthus* Link & Otto, *Ferocactus histrix* (DC) G.E. Linds, *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console. y *Stenocactus coptonogonus* (Lem.) A. Berger ex A.W. Hill) y tres a la familia Asparagaceae (*Agave lechuguilla* Torrey, *Agave salmiana* Otto ex Salm-Dick y *Yucca filifera* Chabaud). Estas especies son comunes en la zona y son utilizadas por la gente por sus fibras y frutos y/o en usos ornamentales (Pérez-Sánchez *et al.* 2011). La planta nodriza seleccionada fue el mezquite (*Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C.Johnst.; Mimosaceae).

Echinocactus platyacanthus Link & Otto: Nombre común biznaga burra. Cuando jóvenes siempre esféricas, después pueden ser cilíndricas. Las plantas muy jóvenes presentan bandas horizontales de color morado y las espinas son muy largas en relación al tamaño de la planta. Llega a presentar un diámetro de hasta 1 m y una altura de 2.5 m (Figura 2A). Presentan una amplia distribución en México. Habita en valles, planicies, abanicos aluviales, cerros y sierras, siempre en suelos calcáreos. Se utilizan para la fabricación del dulce de acitrón, como fuentes de agua y alimento para caprinos en épocas críticas, y como Ornato de grandes jardines. Enlistada en la NOM-059-SEMARNAT-2010, sujeta a protección especial (Pr) y en CITES Apéndice II (Arredondo y Sotomayor 2009). El peso promedio de sus semillas es de 2.66 ± 0.04 mg (n = 30).

Ferocactus histrix (DC) G.E. Linds. Nombre común biznaga de dulce, borrachitas. Presenta una forma globosa a cortamente cilíndrico. Puede llegar a medir un diámetro de hasta 80 cm y una altura de 1.60 m (Figura 2B). Habita en cerros con suelos ígneos del Centro de México. Es utilizado para la fabricación del dulce de acitrón, como ornato, y los frutos se consumen fermentados (borrachitos). Enlistada en la NOM-050-SEMARNAT-2010, sujeta a protección especial (Pr) y en CITES Apéndice II

(Arredondo y Sotomayor 2009). Las semillas de esta especie pesan en promedio 0.41 ± 0.01 mg ($n = 30$).

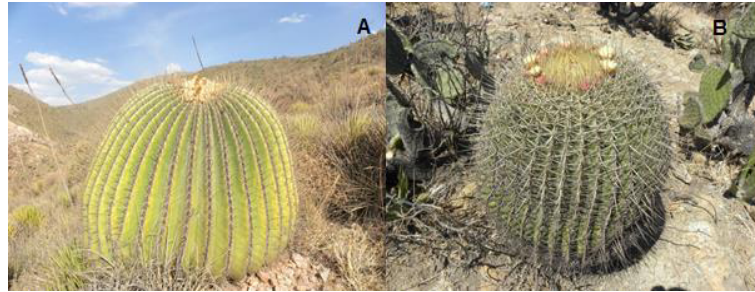


Figura 2. Plantas adultas en campo de: A) *Echinocactus platyacanthus* y B) *Ferocactus histrix*.

Myrtillocactus geometrizans (Mart. ex Pfeiff.) Console. Especie conocida como garambullo. Es una planta arborescente, candelabroforme, de 2 a 8 m de altura. Presenta de 6 a 7 costillas con areolas con pelos y lana escasa. Espinas radiales 3 a 5 y 1 central. La inflorescencia es corta y no presenta pseudocefalio. Las flores son laterales y sus frutos son rojo violeta, globoso a elipsoide, sin espinas ni cerdas. Las semillas son negras a castaño negruzcas, con testa verrucosa y taza del hilo basal (Figura 3A). Florece en los meses de mayo-julio y diciembre. Fructifica en muchos meses del año. Las flores las comen capeadas con huevo, mientras que los frutos de sabor muy dulce se consumen crudos, secos como uva pasa, o bien preparados como mermeladas, vinos, aguas y paletas. Los tallos son utilizados como medicina en forma de infusión para aliviar la tos. Esta especie es muy utilizada como base de injertos. Los troncos secos se utilizan para realizar lámparas (Scheinvar, 2004).

Stenocactus coptonogonus (Lem.) A. Berger ex A.W. Hill. Nombre común biznada costilla ondulada. Forma globosa, ligeramente aplanada, con espinas planas anchas, de color blanco a gris y de tamaño variable. Llega a medir de 8 a 11 cm de diámetro y de 5 a 10 cm de altura (Figura 3B). Se utiliza como ornato. Enlistada en la NOM-050-SEMARMAT-2010 como sujeta a protección especial (Pr) y en CITES Apéndice II (Arredondo y Sotomayor 2009).



Figura 3. Plantas adultas en campo de: A) *Myrtillocactus geometrizans* y B) *Stenocactus coptonogonus*.

Agave lechuguilla Torrey. Nombre común lechuguilla. La roseta mide 25 a 46 cm. de altura y 40 a 69 cm. de ancho. Las hojas son curvadas hacia el centro y miden 2.5 cm. de ancho y 25 a 49 cm. de largo, son de color verde o verdes-amarillentas. Usualmente la roseta está conformada por 20 hojas. La espina terminal es cónica y recta, y mide 1.3 a 3.8 cm. de largo (Figura 4A). La inflorescencia es una espiga y llegan a media de 2.4 a 5 m. sobre la planta. Las flores son de color amarillo con tonos rojos o purpura. La época de floración es de mayo a julio. Tiene usos como: textil, alimenticia, cerca viva, medicinal y ornamental (Irish e Irish 2000). Las semillas pesas en promedio 2.89 ± 0.09 mg ($n = 30$).

Agave salmiana Otto ex Salm-Dick. Comúnmente maguey mezcalero o maguey de pulque. Es una planta que llega a medir 1.5 a 1.8 m. de alto y de 3 a 4 m de ancho; la roseta está conformada de 20 a 30 hojas, las cuales llegan a medir de 25 a 36 cm. de ancho y de 1 a 2 m. de largo. Son de color verde oscuro a verde-grisáceos. La púa es aplanada y encorvada de color castaño marrón a gris y la espina terminal mide 2 a 4 cm (Figura 4B). La inflorescencia es una robusta panícula que llega a medir 7 a 8 m. de alto con 15 a 20 ramificaciones. Las flores son de color amarillo con tonos rojos (Irish e Irish 2000). Sus semillas en promedio pesan 6.33 ± 0.22 mg ($n = 30$). Utilizado para la producción de mezcal y pulque en México (Irish e Irish 2000).



Figura 4. Plantas adultas en campo de: A) *Agave lechuguilla* y B) *Agave salmiana*.

Yucca filifera Chabaud. Nombre común palma china o izote. Es un árbol muy ramificado que llega a medir hasta 9 m. de alto. Presenta hojas afiladas y puntiagudas que miden aproximadamente 50 cm. de largo y 3.8 cm. de ancho, son de color verde olivo, las cuales forman al final de las ramificaciones cabezas esféricas. Estas hojas terminan en con una espina afilada. La inflorescencia es una densa panícula de 1.5 cm. de largo y colgante, sus flores son de color blanco-cremoso (Figura 5A). Los usos, principalmente es ornamental y las flores se preparan en diversos platillos (Irish e Irish 2000).

Prosopis laevigata (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C.Johnst. Nombre común mezquite, es un árbol o arbusto leñoso, caducifolio, el tallo se ramifica a baja altura en ocasiones al nivel del suelo. Alcanza 12 a 14 m de altura. La madera es dura y pesada, en el centro es café o negra muy durable. Las ramas presentan espinas laterales. Las hojas son bipinnadas, las flores se encuentran agrupadas en inflorescencias en espigas, son sumamente pequeñas y producen un aroma y néctar agradable para la polinización y son de color blanco-verdoso. La raíz es profunda. El fruto es una vaina, con semillas de aproximadamente 1 cm de largo, en forma aplastadas o aplanadas (Figura 5B). La época de floración es de febrero a abril (Terrones *et al.* 2004). Las semillas de esta especie tienen un peso promedio de 46.04 ± 1.04 mg ($n = 30$). Se utiliza ampliamente para la elaboración de muebles; leña, sus frutos se consume frescos o hervidos, y sus hojas sirven como forraje para el ganado (Terrones *et al.* 2004).

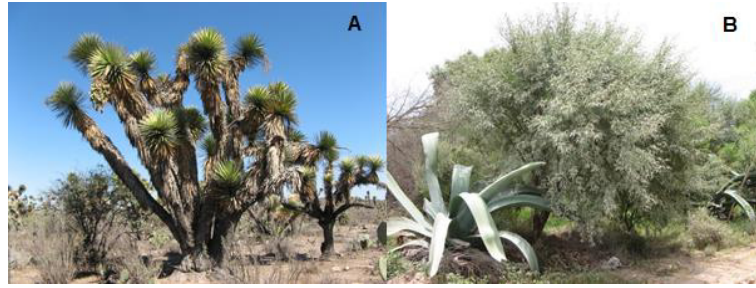


Figura 5. Plantas adultas en campo de: A) *Yucca filifera* y B) *Prosopis laevigata*.

VII.5.3 Colecta de semillas.

Las semillas de las especies en estudio (Figura 6) fueron colectadas en el Sur del Desierto Chihuahuense en San Luis Potosí, México. Se colectaron frutos maduros de al menos 10 individuos de cada especie. Las semillas fueron mezcladas y almacenadas en bolsas de papel a temperatura ambiente.



Figura 6. Semillas colectadas, de izquierda a derecha (arriba) *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus histrix*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocactus coptonogonus*, (abajo) *Agave lechuguilla*, *Agave salmiana* y *Yucca filifera*.

VII.5.4 Crecimiento de plántulas.

Las semillas de las siete especies se pusieron a germinar de tal manera que se tuvieran las suficientes semillas germinadas dentro del mismo periodo de 24 horas y limitar así la variación en el crecimiento de

plántulas debido a la velocidad de germinación (Jurado y Westoby 1992; Flores y Jurado 1998). Ensayos anteriores determinaron la velocidad de germinación (Pérez-Sánchez *et al.* 2011).

La germinación y el trasplante de plántulas se llevaron a cabo en el invernadero del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica (IPICYT). Las semillas fueron puestas a germinar en bandejas usando *peat moss* como sustrato (Figura 7A); las semillas fueron regadas diariamente hasta la emergencia de las plántulas. Las plántulas fueron trasplantadas individualmente en vasos biodegradables (295 ml) usando suelo de campo como sustrato (Figura 7B), con riegos semanales las primeras semanas, dejando hasta quince días sin riego en las últimas semanas antes del trasplante en campo. La edad de las plántulas trasplantadas a los vasos fue de 4-5 semanas.

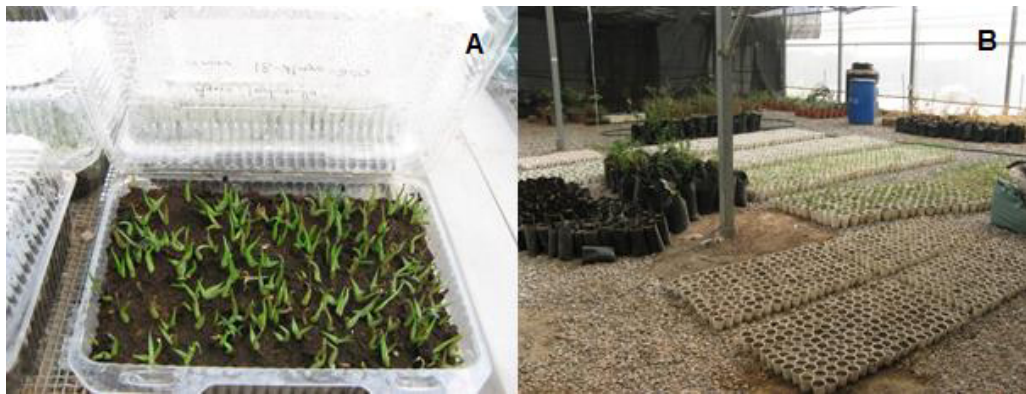


Figura 7. A) Semillas germinadas en bandejas por especie; B) Plántulas trasplantadas en vasos biodegradables.

VII.5.5 Diseño experimental.

Se establecieron parcelas permanentes en campo al inicio de la temporada de lluvias del 2012 (septiembre), cuando la germinación y el establecimiento de plántulas es más probable de ocurrir naturalmente. Árboles de *Prosopis laevigata* (mezquite) fueron utilizados como plantas nodrizas, ya que estos son de las plantas nodriza más comunes en el Desierto Chihuahuense (Muro-Pérez *et al.* 2012). Se seleccionaron árboles de 2.5 a 3 m de altura y un dosel de 2 a 2.5 m de diámetro.

Para cada una de las siete especies estudiadas, se realizaron cinco repeticiones para dos condiciones: (1) bajo la luz solar directa (espacios abiertos; Figura 8A) y (2) bajo la sombra de un árbol de mezquite (nodrizas; Figura 8B). Un total de 41 plántulas fueron usadas para cada repetición en cada tratamiento, de las cuales 30 plántulas fueron utilizadas para las mediciones morfológicas destructivas, usando cinco replicas en cada una de las seis cosechas (7, 21, 35, 49, 77 y 105 días); y cinco plántulas para evaluaciones de la fluorescencia de la clorofila, y seis para pérdidas incidentales. Fueron colocadas tres especies bajo cada mezquite, utilizando un total de 15 árboles para el experimento. Colocando siempre al lado Norte de los mezquites a todas las plántulas en tratamientos bajo una planta nodriza.

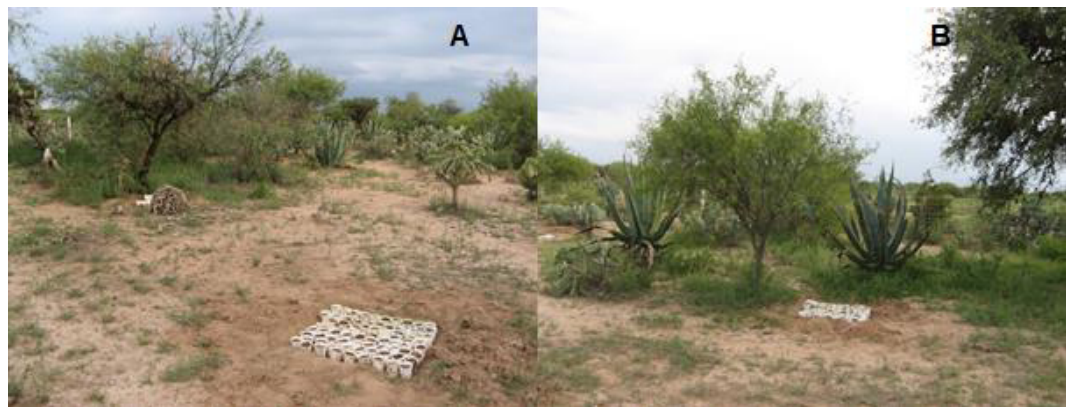


Figura 8. Parcela en espacio bajo la luz solar directa (A); parcela bajo una planta nodriza (B).

Variables ambientales: bajo la luz solar directa y bajo plantas nodriza (seis repeticiones por microambiente), se registró temperatura superficial del suelo y humedad del mismo; así como el flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF) a los 7, 21, 35, 49, 77 y 105 días después de la siembra. La temperatura del suelo fue medida con un termómetro de alta distancia de punto infrarojo (ST670, Sentry) y la humedad (a 1 cm de profundidad) con un higrómetro (Hydrosense, Campbell Scientific Australia). El FFF fue registrado con un sensor presente en un sujetador de hoja de un

fluorómetro portátil modulador de pulso amplio (Mini-PAM; H. Walz, Effeltrich, Germany; Figura 9A).

Variables fisiológicas: Se tomaron mediciones no destructivas de variables ecofisiológicas relacionadas con la fluorescencia de la clorofila: Rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}) y tasa de transporte de electrones (ETR), usando un fluorómetro portátil modulador de pulso amplio (Mini-PAM, Figura 9B). Las rondas de mediciones de fluorescencia de la clorofila se llevaron a cabo al medio día (12:00-14:00 h), cuando las plantas se enfrentan a las temperaturas máximas diarias, en los días 7, 21, 35, 49, 77 y 105 después del trasplante. La variable rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}) se calcula como $\Phi_{PSII} = (F'_m - F_t) / F'_m$, donde F_t es la fluorescencia de la clorofila emitida por las plantas bajo estado estable de iluminación (por ejemplo, bajo condición de luz en campo) y F'_m es la fluorescencia máxima emitida por la clorofila cuando un pulso saturado de luz actínica es superpuesto a los niveles ambientales de luz (Genty *et al.* 1989).

La tasa de transporte de electrones (ETR) se calcula a través de la cadena de electrones de los cloroplastos. Esta variable se estimó como $ETR = \Phi_{PSII} \times FFF \times 0.84 \times 0.5$, donde FFF es el flujo de fotones para la fotosíntesis registrado por el sensor que está en el sujetador de hoja del fluorómetro (Figura 9A); 0.84 es la proporción media estimada de la luz incidente absorbida por los fotosistemas (Ehleringer 1981) y 0.5 es el factor de reflexión requerido para que los fotosistemas I y II absorban fotones (Roberts *et al.* 1996). ETR representa una medida de la capacidad de actividad fotosintética y puede ser utilizado para comparar las especies de plantas o tratamientos en un arreglo experimental (Stemke y Santiago 2011).

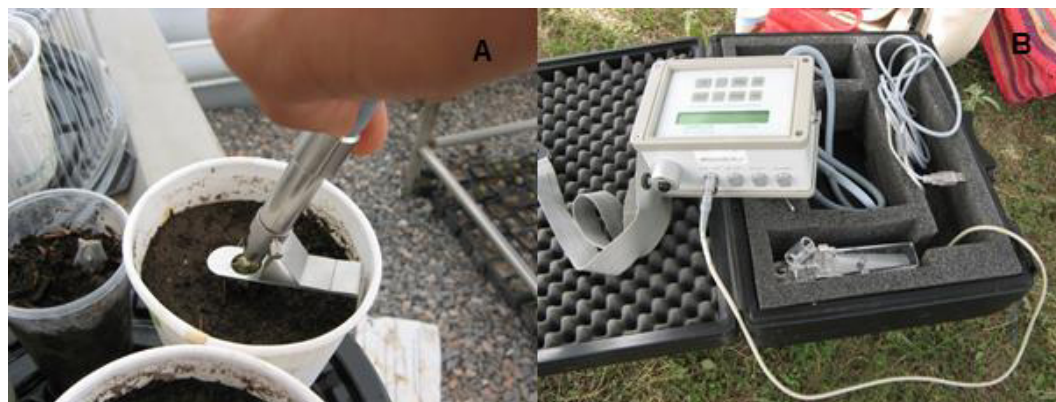


Figura 9. A) Sensor sujetador de hoja del fluorómetro, B) Fluorómetro portátil modulador de pulso amplio (Mini-PAM).

Variables morfológicas: Se analizó el crecimiento de las plántulas, determinando la tasa de crecimiento relativa (RGR) y sus componentes “proporción de área foliar o fotosintética” (LAR) y “tasa de asimilación neta” (NAR). LAR = área foliar o fotosintética total/biomasa total, (TLA/TB, cm^2/g); NAR representa un incremento en el peso total de la planta por hoja o unidad de área fotosintética y unidad de tiempo ($\text{NAR} = (\text{TB}_2 - \text{TB}_1)/(\text{T}_2 - \text{T}_1) \times 2/(\text{TLA}_1 + \text{TLA}_2)$; $\text{mg}/\text{día}/\text{cm}^2$). Aunque NAR es un componente fisiológico, se incluyó como una variable morfológica, ya que se estima a través del peso y el área. La tasa de crecimiento relativo (RGR) puede ser expresada como: $\text{RGR} = (\text{TB}_2 - \text{TB}_1)/(\text{T}_2 - \text{T}_1) \times 2/(\text{TB}_1 + \text{TB}_2)$, expresado en $\text{mg}/\text{día}/\text{g}$. T_1 y T_2 son el tiempo inicial y final; TB_1 y TB_2 corresponde a la biomasa total inicial y final, y TLA_1 y TLA_2 , al área foliar total inicial y final de dos muestras respectivamente. RGR también es equivalente al producto: $\text{LAR} \times \text{NAR}$ (Cardillo y Bernal 2006).

También se evaluó la asignación de recursos proporción raíz/vástago ($\text{R/S} = \text{peso seco raíz}/\text{peso seco vástago}$; Ruedas *et al.* 2000) y contenido relativo de agua (RWC). RWC es expresado como: $(\text{masa fresca} - \text{masa seca}/\text{masa saturada} - \text{masa seca}) \times 100$ (Reigosa-Roger 2001). Todas estas variables fueron medidas en el Laboratorio de Ecología del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica (IPICyT). Las plántulas

fueron cosechadas al mismo tiempo que las mediciones de la eficiencia fotosintética.

Las muestras colectadas fueron pesadas en fresco (masa fresca) en una balanza analítica inmediatamente después de su cosecha, seguido fueron sumergidas totalmente en agua durante 24 horas y pesadas, obteniendo así su masa saturada; posteriormente se introdujeron en una estufa a 70°C durante tres días para su secado y posteriormente pesadas (masa seca), todas las muestras desde el inicio fueron cortadas y separadas la parte radicular y la parte del vástago, siendo etiquetadas correctamente.

Las plántulas se trasplantaron al final del verano y la mayoría de las cosechas (7, 21, 35, 49 y 77 días) se realizaron en otoño, excepto la última a los 105 días que se hizo en invierno.

VII.5.6 Análisis estadísticos.

Se llevaron a cabo ANOVA's de dos vías para las variables ambientales (temperatura del suelo, humedad del suelo y el flujo de fotones fotosintéticos), con el microambiente (bajo plantas nodrizas y bajo la luz solar directa) y el tiempo como factores. Se realizaron ANOVA's factorial para la proporción raíz/vástago (R/S), tasa de crecimiento relativo (RGR), proporción de área foliar o fotosintética (LAR), tasa de asimilación neta (NAR) y contenido relativo de agua (RWC), teniendo al microambiente y al tiempo como factores. Hubo dos niveles microambientales (bajo plantas nodrizas y bajo la luz solar directa) y seis niveles de tiempo desde el inicio del trasplante en campo (7, 21, 35, 49, 77 y 105 días). Para las variables fisiológicas, rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}) y tasa de transporte de electrones (ETR), el tiempo de cosecha y el microambiente también fueron factores, utilizados en estos casos ANOVAs para medidas repetidas. Las especies se analizaron por separado. Se utilizaron pruebas de Tukey para detectar diferencias de medias. Los análisis se llevaron a cabo con Statistica (8) con $\alpha = 0.05$. Se transformaron los datos en los casos en

que fue necesario, con el fin de cumplir con el supuesto de distribución normal (Sokal y Rohlf 1995).

VII.6 Resultados.

Variables ambientales

La temperatura del suelo fue afectada por el factor tiempo ($F = 65$, $P < 0.001$), con bajas temperaturas del suelo a los días 77 ($26.55^\circ \pm 0.98^\circ\text{C}$), y 105 ($24.84^\circ \pm 0.68^\circ\text{C}$), mientras que las temperaturas del suelo más altas se registraron al día 21 ($37.19^\circ \pm 2.21^\circ\text{C}$). La temperatura del suelo también se vio afectada por el microambiente ($F = 1023$, $P < 0.001$), presentando valores altos bajo la luz solar directa ($37.42^\circ \pm 1.07^\circ\text{C}$) a diferencia de bajo arboles de mezquite ($24.62^\circ \pm 0.56^\circ\text{C}$). La interacción microambiente \times tiempo también fue significativa ($F = 48$, $P < 0.001$), mostrando las temperaturas del suelo más altas en sitios abiertos durante los días más cálidos y relativamente, constantes temperaturas mas bajas en las plantas nodrizas (Figura 10A).

La humedad del suelo fue afectada por el factor tiempo ($F = 47.43$, $P < 0.001$), con la mayor humedad al día 105, y la más baja al día 1, el resto de los días presentaron una humedad intermedia (Figura 10B). El factor microambiente y la interacción microambiente \times tiempo fueron no significativos.

El flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF) se vio afectada por el factor tiempo ($F = 40$, $P < 0.001$), siendo de mayor intensidad en los días 1, 7, 21 y 35 (735.47 ± 55.43 , 735.47 ± 55.43 , 694.34 ± 51.98 y 751.49 ± 57.25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente), no coincidiendo con el registro del FFF más alto para el día 105 (381.59 ± 17.04 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La FFF fue también afectada por el factor microambiente ($F = 1238$, $P < 0.001$), mostrando alta intensidad de luz en áreas bajo la luz solar directa (926.75 ± 21.21 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) que bajo plantas nodrizas (306.34 ± 11.45 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La interacción microambiente \times tiempo fue significativa ($F = 32$, $P < 0.001$), presentando

alto FFF en sitios abiertos durante los días cálidos, y constantes valores bajos de FFF bajo plantas nodrizas (Figura 10C).

Estos resultados son congruentes con la variación estacional, desde el inicio del experimento (26 de septiembre de 2012) iniciando a finales del verano y principios del otoño, cuando la precipitación fue baja y la intensidad de luz fue alta; los experimentos finalizaron en invierno (9 de enero de 2013) cuando ocurrieron algunas lluvias ligeras y la intensidad de luz fue menor.

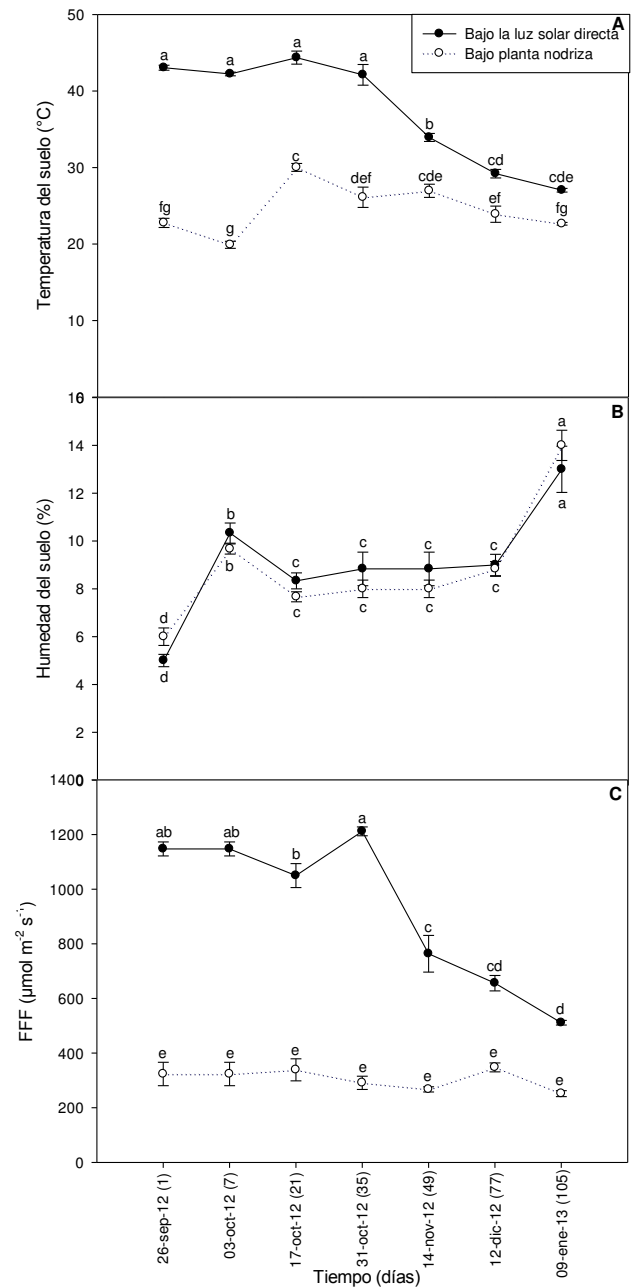


Figura 10. Variables ambientales (media \pm SE) a diferente tiempo de cosecha: A) temperatura del suelo en grados centígrados, B) humedad del suelo en porcentaje y C) luz en flujo de fotones fotosintéticos (FFF). Los datos fueron colectados de las 12:00 a las 14:00 horas.

Variabes fisiológicas

Rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}).- En general, el Φ_{PSII} de plántulas de todas las especies fue mayor bajo plantas nodrizas (Tabla 1). El factor tiempo tuvo un efecto sobre el Φ_{PSII} de *Agave lechuguilla*, *Ferocactus histrix*, *Stenocactus coptonogonus* y *Yucca filifera* (Tabla 1). La interacción microambiente \times tiempo fue significativa para plántulas de *Y. filifera* ($F = 5.09$, $P = 0.001$) presentando valores bajos de Φ_{PSII} bajo la luz solar directa para los días 21, 35 y 49 (Figura 11). Esta interacción también fue significativa para *Myrtillocactus geometrizans* ($F = 3.36$, $P = 0.013$) mostrando valores bajos de Φ_{PSII} bajo la luz solar directa, estas diferencias significativas sólo se encontraron para el día 21 (Figura 12).

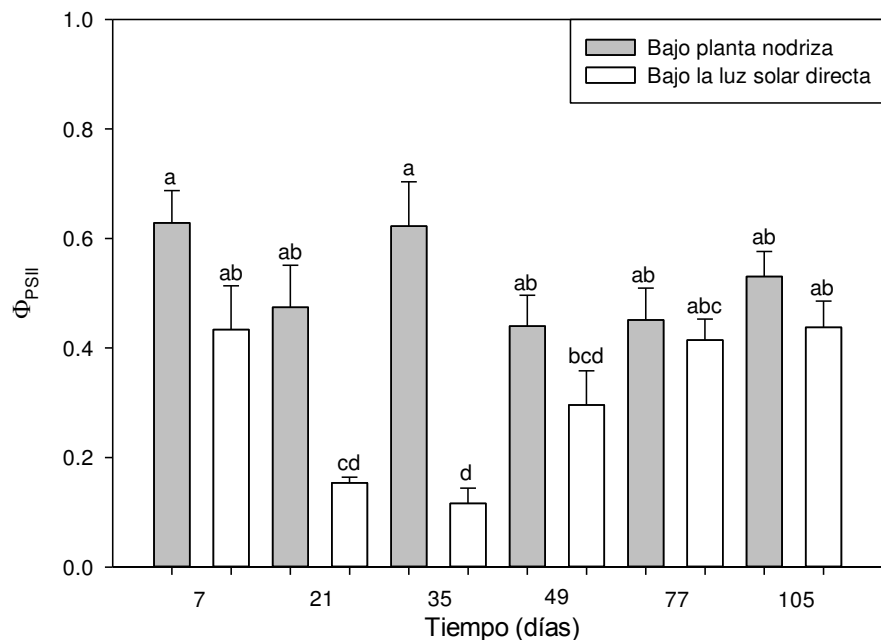


Figura 11. Efecto de la interacción microambiente \times tiempo en el rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}) para *Yucca filifera*

(media \pm desviación estándar). Letras diferentes indican diferencias estadísticas ($P < 0.05$).

Tabla 1. Efecto del microambiente, tiempo y su interacción en el rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}) para las siete especies estudiadas. Un asterisco (*) indica un efecto significativo ($P < 0.05$). Valores representan media (desviación estándar), letras distintas indican diferencia significativa dentro de la especie.

Categoría	<i>Agave lechuguilla</i>	<i>Agave salmiana</i>	<i>Echinocactus platyacanthus</i>	<i>Ferocactus histrix</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	<i>Stenocactus coptonogonus</i>	<i>Yucca filifera</i>
Microambiente	F=19.050; P=0.002*	F=7.919; P=0.023*	F=7.521; P=0.025*	F=31.100; P=0.001*	F=10.190; P=0.013*	F=35.320; P<0.001*	F=26.940; P=0.001*
Planta nodriza	0.613 (0.041) ^a	0.608 (0.020) ^a	0.664 (0.022) ^a	0.668 (0.031) ^a	0.606 (0.027) ^a	0.691 (0.025) ^a	0.525 (0.029) ^a
Luz solar directa	0.363 (0.041) ^b	0.528 (0.020) ^b	0.578 (0.022) ^b	0.425 (0.031) ^b	0.482 (0.027) ^b	0.500 (0.025) ^b	0.309 (0.029) ^b
Tiempo (días)	F=3.470; P=0.011*	F=1.535; P=0.201	F=2.377; P=0.056	F=2.710; P=0.034*	F=1.490; P=0.215	F=3.940; P=0.005*	F=4.540; P=0.002*
7	0.523 (0.045) ^a	0.594 (0.047)	0.604 (0.028)	0.607 (0.044) ^a	0.554 (0.040)	0.552 (0.028) ^c	0.531 (0.050) ^a
21	0.542 (0.030) ^a	0.571 (0.035)	0.635 (0.026)	0.567 (0.030) ^{ab}	0.527 (0.036)	0.529 (0.053) ^c	0.314 (0.039) ^c
35	0.510 (0.047) ^{ab}	0.530 (0.042)	0.606 (0.027)	0.484 (0.017) ^b	0.543 (0.027)	0.564 (0.027) ^c	0.369 (0.043) ^{bc}
49	0.446 (0.043) ^{ab}	0.591 (0.044)	0.626 (0.036)	0.506 (0.039) ^b	0.564 (0.027)	0.652 (0.024) ^{ab}	0.368 (0.042) ^{bc}
77	0.379 (0.042) ^b	0.491 (0.039)	0.567 (0.035)	0.525 (0.040) ^{ab}	0.491 (0.037)	0.606 (0.020) ^{bc}	0.433 (0.035) ^{abc}
105	0.526 (0.044) ^a	0.632 (0.029)	0.687 (0.009)	0.592 (0.034) ^a	0.585 (0.014)	0.671 (0.027) ^{ab}	0.484 (0.033) ^{ab}
Microambiente x Tiempo (días)	F=1.420; P=0.237	F=1.047; P=0.404	F=1.476; P=0.219	F=2.040; P=0.094	F=3.360; P=0.013*	F=0.300; P=0.908	F=5.090; P=0.001*
Sombra/7	0.641 (0.063)	0.663 (0.067)	0.659 (0.039)	0.679 (0.063)	0.586 (0.056) ^{abc}	0.646 (0.039)	0.628 (0.070) ^a
Sombra/21	0.707 (0.042)	0.624 (0.049)	0.717 (0.037)	0.681 (0.042)	0.680 (0.051) ^a	0.651 (0.075)	0.474 (0.055) ^{ab}
Sombra/35	0.680 (0.067)	0.626 (0.059)	0.670 (0.039)	0.676 (0.024)	0.626 (0.038) ^{ab}	0.677 (0.038)	0.623 (0.060) ^a
Sombra/49	0.586 (0.061)	0.626 (0.063)	0.619 (0.051)	0.648 (0.055)	0.594 (0.038) ^{ab}	0.730 (0.034)	0.440 (0.060) ^{ab}
Sombra/77	0.462 (0.059)	0.496 (0.055)	0.609 (0.049)	0.611 (0.056)	0.535 (0.052) ^{abc}	0.698 (0.028)	0.451 (0.049) ^{ab}
Sombra/105	0.602 (0.062)	0.615 (0.041)	0.710 (0.013)	0.710 (0.048)	0.615 (0.020) ^{ab}	0.742 (0.038)	0.530 (0.047) ^{ab}
Sol/7	0.406 (0.063)	0.524 (0.067)	0.549 (0.039)	0.534 (0.063)	0.522 (0.056) ^{abc}	0.457 (0.039)	0.434 (0.070) ^{ab}
Sol/21	0.377 (0.042)	0.518 (0.049)	0.554 (0.037)	0.453 (0.042)	0.374 (0.051) ^c	0.407 (0.075)	0.154 (0.055) ^{cd}
Sol/35	0.341 (0.067)	0.434 (0.059)	0.542 (0.039)	0.291 (0.024)	0.460 (0.038) ^{bc}	0.450 (0.038)	0.116 (0.060) ^d
Sol/49	0.306 (0.061)	0.556 (0.063)	0.633 (0.051)	0.363 (0.055)	0.533 (0.038) ^{abc}	0.574 (0.034)	0.296 (0.060) ^{bcd}
Sol/77	0.297 (0.059)	0.486 (0.055)	0.525 (0.049)	0.438 (0.056)	0.447 (0.052) ^{bc}	0.513 (0.028)	0.414 (0.049) ^{abc}
Sol/105	0.450 (0.062)	0.649 (0.041)	0.663 (0.013)	0.474 (0.048)	0.556 (0.020) ^{abc}	0.600 (0.038)	0.438 (0.047) ^{ab}

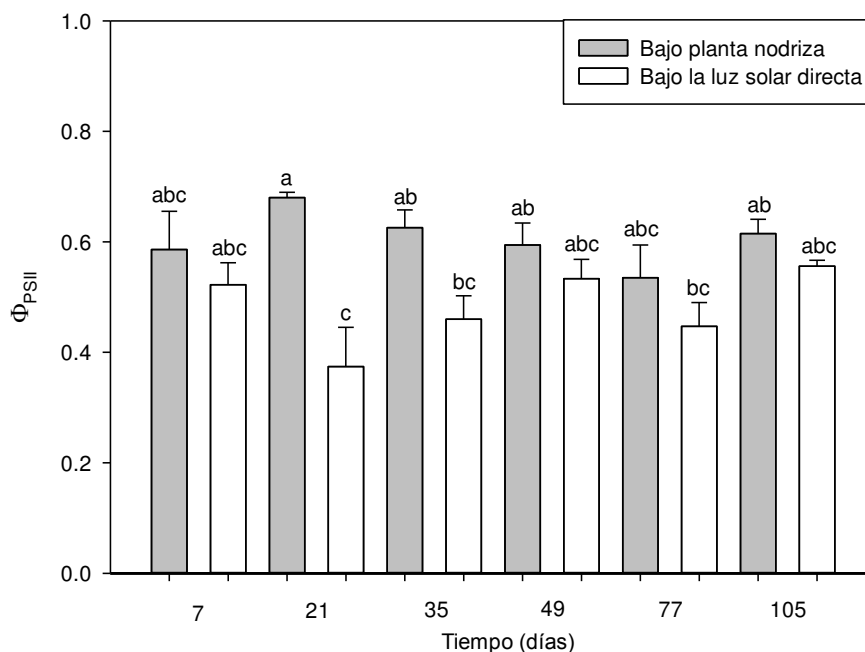


Figura 12. Efecto de la interacción microambiente × tiempo en el rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}) para *Myrtillocactus geometrizans* (media \pm desviación estándar). Letras diferentes indican diferencias estadísticas ($P < 0.05$).

Tasa de transporte de electrones (ETR).- Las ETR difirieron en microambientes entre especies (Tabla 2), siendo siempre mayor para plántulas creciendo bajo la luz solar directa. El factor tiempo presentó un efecto en la mayoría de las especies, excepto *A. salmiana* y *M. geometrizans* (Tabla 2); mientras la interacción microambiente × tiempo fue significativa solamente para *Y. filifera* ($F = 21.24$, $P < 0.001$) y *M. geometrizans* ($F = 3.53$, $P = 0.01$); plántulas de *Y. filifera* tuvieron una baja ETR bajo la sombra de árboles nodriza al día 7 (Figura 13); mientras que, plántulas de *M. geometrizans* presentaron todos los días (7, 21, 35, 49, 77 y 105 días) bajo la sombra de árboles nodriza una baja ETR; en plántulas al sol directo durante todos los días, se presentó un aumento en la ETR (Figura 14).

Tabla 2. Efecto del microambiente, tiempo y su interacción en la tasa de transporte de electrones (ETR; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para las siete especies estudiadas. Un asterisco (*) indica un efecto significativo ($P < 0.05$). Valores representan media (desviación estándar), letras distintas indican diferencia significativa dentro de la especie.

Categoría	<i>Agave lechuguilla</i>	<i>Agave salmiana</i>	<i>Echinocactus platyacanthus</i>	<i>Ferocactus histrix</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	<i>Stenocactus coptonogonus</i>	<i>Yucca filifera</i>
Microambiente	F=11.67; P=0.009*	F=51.04; P<0.001*	F=133.40; P<0.001*	F=34.91; P<0.001*	F=93.34; P<0.001*	F=40.31; P<0.001*	F=11.09; P=0.010*
Planta nodriza	78.503 (12.943) ^b	82.383 (8.510) ^b	77.161 (8.205) ^b	81.699 (8.920) ^b	75.677 (9.543) ^b	93.854 (9.012) ^b	58.410 (8.0812) ^b
Luz solar directa	136.477 (12.943) ^a	183.490 (8.510) ^a	211.190 (8.205) ^a	150.377 (8.920) ^a	174.177 (9.543) ^a	174.777 (9.012) ^a	103.643 (8.0812) ^a
Tiempo (días)	F=4.34; P=0.003*	F=0.93; P=0.475	F=6.50; P<0.001*	F=3.79; P=0.007*	F=0.83; P=0.538	F=2.51; P=0.045*	F=3.73; P=0.007*
7	118.930 (16.712) ^{abc}	160.630 (14.844)	195.530 (29.001) ^a	202.170 (27.672) ^a	155.920 (14.102)	172.100 (24.702) ^a	121.960 (19.674) ^b
21	153.340 (25.984) ^a	154.240 (23.455)	168.190 (23.698) ^{ab}	109.370 (11.856) ^b	128.590 (27.330)	133.410 (18.162) ^{ab}	73.440 (9.779) ^{ab}
35	134.290 (23.304) ^{ab}	143.740 (18.967)	193.390 (14.233) ^a	106.010 (8.677) ^b	152.280 (15.327)	151.210 (14.576) ^{ab}	68.440 (11.074) ^{ab}
49	93.190 (19.513) ^{abc}	125.110 (25.548)	102.243 (14.349) ^b	98.698 (12.059) ^b	116.270 (17.750)	113.323 (7.842) ^{ab}	60.900 (5.164) ^{ab}
77	67.120 (7.514) ^c	102.540 (7.592)	104.710 (6.424) ^b	96.490 (9.544) ^b	104.050 (8.514)	129.360 (11.823) ^{ab}	86.750 (9.390) ^a
105	78.070 (7.993) ^{bc}	111.360 (8.968)	100.990 (4.286) ^b	83.490 (7.449) ^b	92.450 (3.130)	106.490 (8.111) ^b	74.670 (5.096) ^a
Microambiente x Tiempo (días)	F=2.20; P=0.073	F=1.57; P=0.192	F=2.20; P=0.0.78	F=2.13; P=0.082	F=3.53; P=0.010*	F=1.82; P=0.130	F=21.24; P<0.001*
Sombra/7	54.860 (23.635)	73.760 (20.993)	113.400 (41.013)	131.120 (39.134)	79.540 (19.943) ^{bcd}	133.500 (34.934)	23.540 (27.823) ^c
Sombra/21	127.460 (36.747)	125.520 (33.170)	75.040 (33.515)	58.620 (16.768)	99.820 (38.651) ^{bcd}	62.800 (25.685)	77.600 (13.829) ^{ab}
Sombra/35	100.300 (32.956)	66.180 (26.795)	96.060 (20.128)	66.580 (12.272)	55.360 (21.675) ^d	90.740 (20.613)	79.540 (15.660) ^{ab}
Sombra/49	57.600 (27.595)	80.420 (36.130)	52.325 (20.292)	79.375 (17.053)	66.440 (25.103) ^{cd}	91.625 (11.090)	45.280 (7.303) ^b
Sombra/77	65.980 (10.627)	73.540 (10.736)	64.360 (9.085)	85.140 (13.497)	82.420 (12.040) ^{bcd}	108.240 (16.721)	68.920 (13.279) ^{ab}
Sombra/105	64.820 (11.303)	74.880 (12.682)	61.780 (6.061)	69.360 (10.535)	70.480 (4.427) ^{bcd}	76.220 (11.471)	55.580 (7.207) ^b
Sol/7	183.000 (23.635)	247.500 (20.993)	277.660 (41.013)	273.220 (39.134)	232.300 (19.943) ^a	210.700 (34.934)	220.380 (27.823) ^a
Sol/21	179.220 (36.747)	182.960 (33.170)	261.340 (33.515)	160.120 (16.768)	157.360 (38.651) ^{abc}	204.020 (25.685)	69.280 (13.829) ^b
Sol/35	168.280 (32.956)	221.300 (26.795)	290.720 (20.128)	145.440 (12.272)	249.200 (21.675) ^a	211.680 (20.613)	57.340 (15.660) ^b
Sol/49	128.780 (27.595)	169.800 (36.130)	152.160 (20.292)	118.020 (17.053)	166.100 (25.103) ^{ab}	135.020 (11.090)	76.520 (7.303) ^b
Sol/77	68.260 (10.627)	131.540 (10.736)	145.060 (9.085)	107.840 (13.497)	125.680 (12.040) ^{abc}	150.480 (16.721)	104.580 (13.279) ^{ab}
Sol/105	91.320 (11.303)	147.840 (12.682)	140.200 (6.061)	97.620 (10.535)	114.420 (4.427) ^{abcd}	136.760 (11.471)	93.760 (7.207) ^{ab}

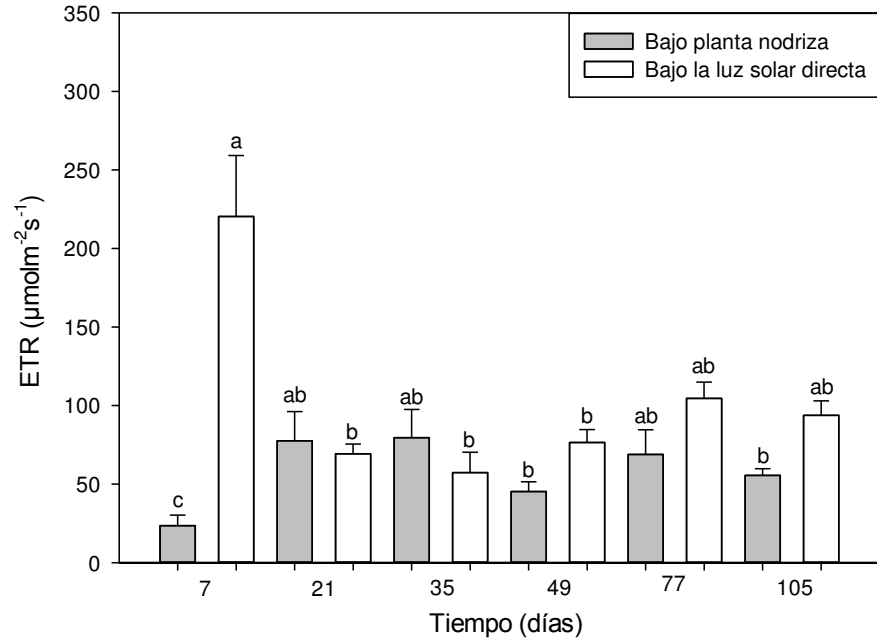


Figura 13. Efecto de la interacción microambiente × tiempo en la tasa de transporte de electrones (ETR) para *Yucca filifera* (media ± desviación estándar). Letras diferentes indican diferencias estadísticas (P<0.05).

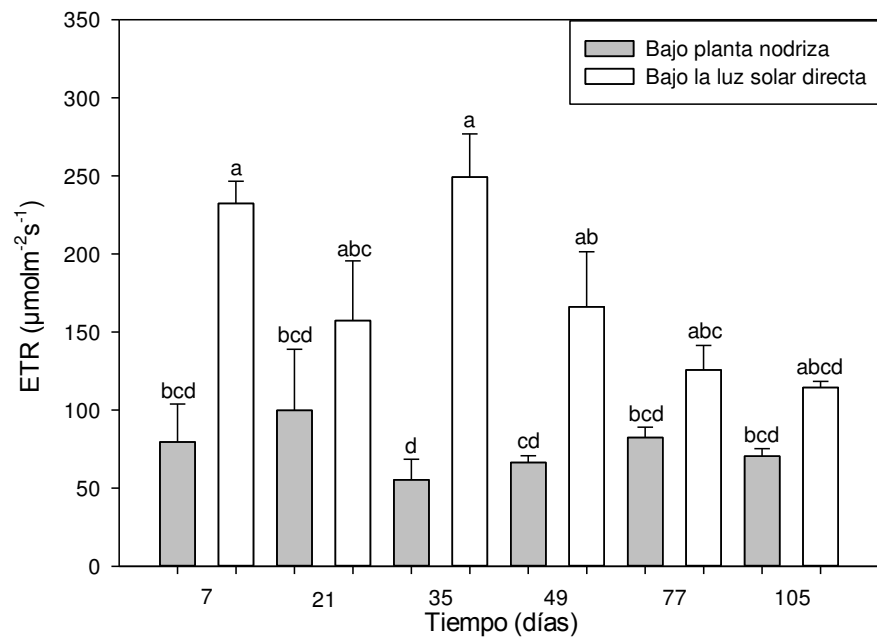


Figura 14. Efecto de la interacción microambiente × tiempo en la tasa de transporte de electrones (ETR) para *Myrtillocactus geometrizans* (media ± desviación estándar). Letras diferentes indican diferencias estadísticas (P<0.05).

VARIABLES MORFOLÓGICAS

Tasa de crecimiento relativo (RGR).- El microambiente afectó la RGR de tres especies: *Yucca filifera* ($F = 6.298$, $P = 0.016$), *Agave salmiana* ($F = 7.142$, $P = 0.01$) y *Myrtillocactus geometrizans* ($F = 4.894$, $P = 0.032$). Plántulas de *A. salmiana* y *M. geometrizans* mostraron altas RGR bajo la luz solar directa, contrario a plántulas de *Y. filifera* que mostró altos valores de RGR bajo plantas nodriza. La RGR para plántulas de *Agave lechuguilla* difirieron en el tiempo ($F = 5.614$, $P < 0.001$; Tabla 3).

La interacción microambiente \times tiempo fue significativa para *Agave salmiana* ($F = 3.421$, $P = 0.01$) y *Yucca dilifera* ($F = 2.868$, $P = 0.02$; Tabla 3). En el día 7, plántulas de *Yucca filifera* bajo sombra mostraron alta RGR a diferencia de las desarrolladas bajo la luz solar directa (Figura 15). Plántulas de *Agave salmiana* creciendo bajo la luz solar directa presentaron alta RGR al día 7 en comparación con las crecidas bajo árboles nodriza a los 7, 21, 77 y 105 días (Figura 16).

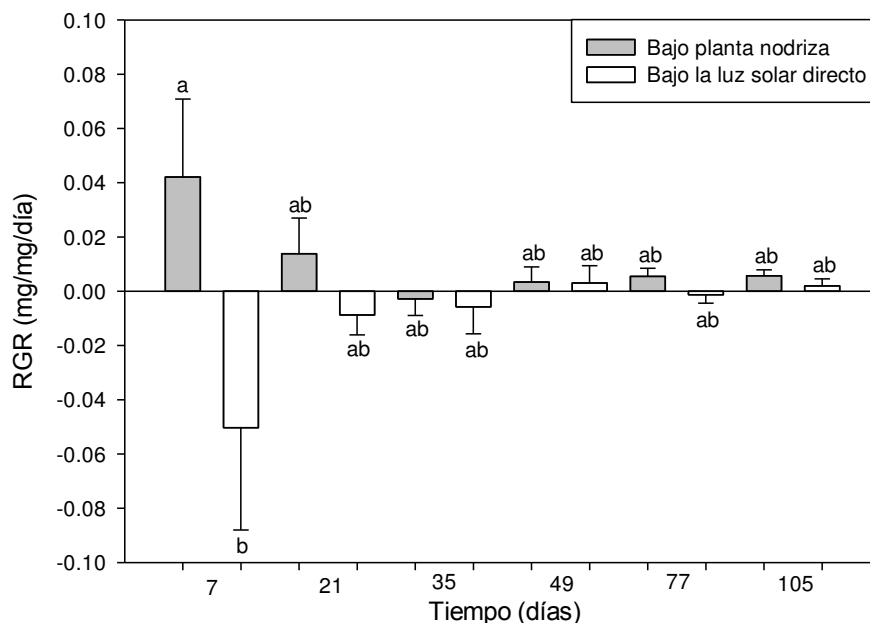


Figura 15. Efecto de la interacción microambiente \times tiempo en la tasa relativa de crecimiento (RGR) para *Yucca filifera* (media \pm desviación estándar). Letras diferentes indican diferencias estadísticas ($P < 0.05$).

Tabla 3. Efecto del microambiente, tiempo y su interacción en la tasa de crecimiento relativo (RGR; $\text{mg día}^{-1} \text{mg}^{-1}$) para las siete especies estudiadas. Un asterisco (*) indica un efecto significativo ($P < 0.05$). Valores representan media (desviación estándar), letras distintas indican diferencia significativa dentro de la especie.

Categoría	<i>Agave lechuguilla</i>	<i>Agave salmiana</i>	<i>Echinocactus platyacanthus</i>	<i>Ferocactus histrix</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	<i>Stenocactus coptonogonus</i>	<i>Yucca filifera</i>
Microambiente	F=2.788; P=0.101	F=7.142; P=0.010*	F=0.031; P=0.860	F=2.072; P=0.156	F=4.894; P=0.032*	F=0.958; P=0.333	F=6.298; P=0.016*
Planta nodriza	0.006 (0.004)	0.005 (0.003) ^b	0.012 (0.004)	-0.011 (0.006)	-0.002 (0.007) ^b	0.000 (0.005)	0.011 (0.006) ^a
Luz solar directa	0.013 (0.004)	0.016 (0.003) ^a	0.011 (0.003)	0.001 (0.006)	0.006 (0.006) ^a	0.006 (0.004)	-0.010 (0.007) ^b
Tiempo (días)	F=5.614; P<0.001*	F=0.632; P=0.677	F=1.540; P=0.195	F=0.754; P=0.587	F=0.366; P=0.870	F=1.955; P=0.103	F=0.098; P=0.992
7	0.036 (0.010) ^a	0.018 (0.013)	0.026 (0.012)	-0.022 (0.024)	-0.004 (0.023)	0.025 (0.016)	-0.004 (0.027)
21	-0.003 (0.006) ^b	0.009 (0.005)	0.006 (0.008)	-0.002 (0.007)	-0.002 (0.011)	-0.004 (0.006)	0.003 (0.008)
35	0.006 (0.004) ^b	0.010 (0.002)	0.014 (0.014)	0.003 (0.006)	-0.002 (0.007)	-0.004 (0.003)	-0.004 (0.005)
49	0.009 (0.003) ^b	0.010 (0.002)	0.008 (0.008)	-0.010 (0.002)	0.005 (0.003)	0.003 (0.004)	0.003 (0.004)
77	0.005 (0.002) ^b	0.008 (0.001)	0.006 (0.006)	-0.000 (0.002)	0.007 (0.002)	-0.001 (0.002)	0.002 (0.002)
105	0.004 (0.002) ^b	0.006 (0.001)	0.006 (0.005)	0.001 (0.002)	0.009 (0.002)	0.002 (0.002)	0.004 (0.002)
Microambiente × Tiempo (días)	F=0.203; P=0.960	F=3.421; P=0.010*	F=0.120; P=0.987	F=1.229; P=0.310	F=1.651; P=0.165	F=0.115; P=0.989	F=2.868; P=0.024*
Sombra/7	0.031 (0.018)	-0.007 (0.020) ^b	0.030 (0.017)	-0.050 (0.033)	-0.030 (0.037)	0.022 (0.028)	0.042 (0.029) ^a
Sombra/21	-0.009 (0.007)	0.006 (0.006) ^b	0.003 (0.015)	-0.007 (0.013)	0.011 (0.005)	-0.011 (0.008)	0.014 (0.013) ^{ab}
Sombra/35	0.001 (0.006)	0.008 (0.004) ^{ab}	0.015 (0.008)	-0.006 (0.010)	-0.012 (0.007)	-0.006 (0.004)	-0.003 (0.006) ^{ab}
Sombra/49	0.009 (0.004)	0.009 (0.002) ^{ab}	0.008 (0.003)	-0.007 (0.004)	0.003 (0.003)	0.003 (0.005)	0.003 (0.006) ^{ab}
Sombra/77	0.001 (0.002)	0.006 (0.001) ^b	0.007 (0.003)	0.000 (0.002)	0.008 (0.005)	-0.005 (0.003)	0.006 (0.003) ^{ab}
Sombra/105	0.002 (0.002)	0.006 (0.001) ^b	0.006 (0.001)	0.002 (0.003)	0.010 (0.004)	0.000 (0.002)	0.006 (0.002) ^{ab}
Sol/7	0.042 (0.013)	0.042 (0.009) ^a	0.023 (0.017)	0.007 (0.035)	0.021 (0.027)	0.028 (0.019)	-0.050 (0.038) ^b
Sol/21	0.003 (0.009)	0.012 (0.008) ^{ab}	0.010 (0.009)	0.004 (0.008)	-0.014 (0.021)	0.002 (0.009)	-0.009 (0.007) ^{ab}
Sol/35	0.011 (0.005)	0.013 (0.003) ^{ab}	0.012 (0.005)	0.011 (0.007)	0.009 (0.011)	-0.003 (0.004)	-0.006 (0.010) ^{ab}
Sol/49	0.008 (0.005)	0.012 (0.002) ^{ab}	0.008 (0.004)	-0.013 (0.003)	0.007 (0.005)	0.002 (0.008)	0.003 (0.006) ^{ab}
Sol/77	0.010 (0.003)	0.010 (0.002) ^{ab}	0.006 (0.001)	-0.001 (0.003)	0.005 (0.002)	0.004 (0.003)	-0.001 (0.003) ^{ab}
Sol/105	0.006 (0.002)	0.006 (0.001) ^b	0.005 (0.001)	-0.001 (0.002)	0.008 (0.002)	0.004 (0.002)	0.002 (0.003) ^{ab}

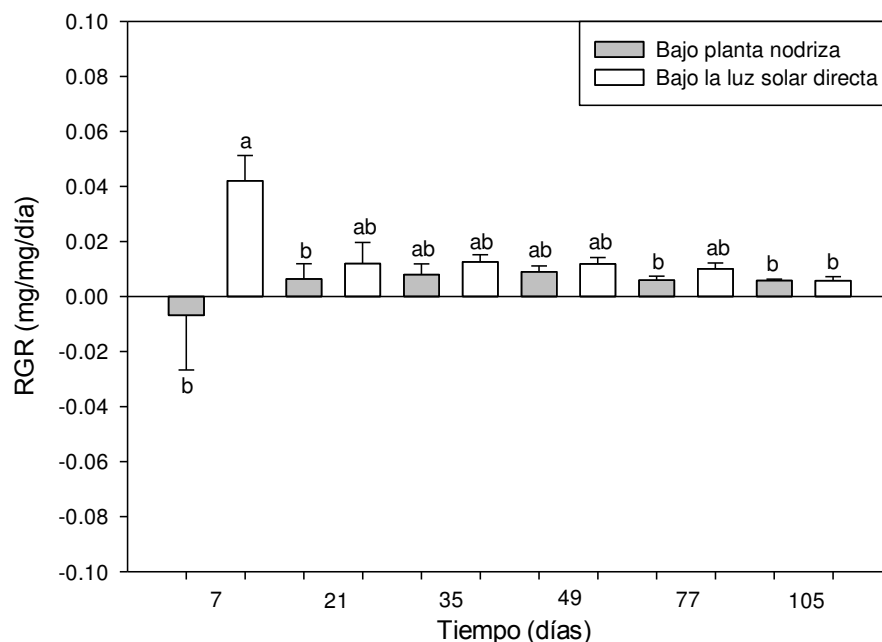


Figura 16. Efecto de la interacción microambiente × tiempo en la tasa relativa de crecimiento (RGR) para *Agave salmiana* (media ± desviación estándar). Letras diferentes indican diferencias estadísticas ($P < 0.05$).

Tasa de asimilación neta (NAR).- Para plántulas de *Yucca filifera*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus histrix*, *Myrtillocactus geometrizans* y *Stenocactus coptonogonus*, NAR no se vio afectada por el tiempo, el microambiente o su interacción (Tabla 4). Para plántulas de *A. lechuguilla* ($F = 3.524$, $P = 0.009$) y *A. salmiana* ($F = 40.930$, $P < 0.001$) NAR difería en el tiempo.

Tabla 4. Efecto del microambiente, tiempo y su interacción en la tasa de asimilación neta (NAR; $\text{mg día}^{-1} \text{cm}^{-2}$) para las siete especies estudiadas. Un asterisco (*) indica un efecto significativo ($P < 0.05$). Valores representan media (desviación estándar), letras distintas indican diferencia significativa dentro de la especie.

Categoría	<i>Agave lechuguilla</i>	<i>Agave salmiana</i>	<i>Echinocactus platyacanthus</i>	<i>Ferocactus histrix</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	<i>Stenocactus coptonogonus</i>	<i>Yucca filifera</i>
Microambiente	$F=1.887$; $P=0.176$	$F=0.001$; $P=0.929$	$F=0.243$; $P=0.624$	$F=2.059$; $P=0.158$	$F=1.164$; $P=0.286$	$F=1.610$; $P=0.211$	$F=2.736$; $P=0.105$
Planta nodriza	0.158 (0.100)	0.145 (0.072)	0.068 (0.019)	-0.032 (0.025)	-0.007 (0.037)	-0.012 (0.031)	0.421 (0.178)
Luz solar directa	0.250 (0.062)	0.405 (0.069)	0.055 (0.015)	0.017 (0.022)	0.047 (0.031)	0.037 (0.022)	-0.344 (0.278)
Tiempo (días)	$F=3.524$; $P=0.009^*$	$F=40.930$; $P<0.001^*$	$F=0.997$; $P=0.430$	$F=0.401$; $P=0.846$	$F=0.183$; $P=0.968$	$F=1.361$; $P=0.256$	$F=0.496$; $P=0.778$
7	0.719 (0.239) ^a	0.392 (0.285) ^a	0.109 (0.048)	-0.043 (0.093)	-0.029 (0.129)	0.115 (0.094)	-0.089 (0.971)
21	-0.074 (0.126) ^d	0.221 (0.114) ^b	0.047 (0.042)	0.000 (0.032)	0.002 (0.056)	-0.038 (0.043)	0.035 (0.289)
35	0.130	0.279	0.091	0.023	0.008	-0.029	-0.203

Tabla 4. Efecto del microambiente, tiempo y su interacción en la tasa de asimilación neta (NAR; $\text{mg día}^{-1} \text{cm}^{-2}$) para las siete especies estudiadas. Un asterisco (*) indica un efecto significativo ($P < 0.05$). Valores representan media (desviación estándar), letras distintas indican diferencia significativa dentro de la especie.

Categoría	<i>Agave lechuguilla</i>	<i>Agave salmiana</i>	<i>Echinocactus platyacanthus</i>	<i>Ferocactus histrix</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	<i>Stenocactus coptonogonus</i>	<i>Yucca filifera</i>
	(0.102) ^{bc}	(0.062) ^{bc}	(0.029)	(0.029)	(0.043)	(0.020)	(0.250)
49	0.238 (0.080) ^b	0.311 (0.046) ^{cd}	0.047 (0.015)	-0.037 (0.010)	0.028 (0.020)	0.018 (0.030)	0.225 (0.161)
77	0.118 (0.053) ^{bc}	0.272 (0.056) ^d	0.042 (0.013)	0.002 (0.006)	0.048 (0.018)	-0.010 (0.020)	0.096 (0.116)
105	0.094 (0.038) ^c	0.175 (0.023) ^{cd}	0.032 (0.007)	0.009 (0.009)	0.065 (0.016)	0.017 (0.014)	0.167 (0.080)
Microambiente × Tiempo (días)	F=0.363; P=0.871	F=1.860; P=0.119	F=0.287; P=0.918	F=1.187; P=0.330	F=1.484; P=0.213	F=0.131; P=0.985	F=0.729; P=0.605
Sombra/7	0.736 (0.449)	-0.164 (0.397)	0.140 (0.073)	-0.151 (0.129)	-0.177 (0.208)	0.086 (0.172)	1.522 (0.821)
Sombra/21	-0.218 (0.207)	0.176 (0.131)	0.026 (0.070)	-0.017 (0.058)	0.057 (0.026)	-0.086 (0.060)	0.507 (0.390)
Sombra/35	0.052 (0.182)	0.211 (0.103)	0.103 (0.051)	-0.018 (0.041)	-0.072 (0.048)	-0.045 (0.032)	-0.156 (0.231)
Sombra/49	0.294 (0.124)	0.271 (0.071)	0.051 (0.023)	-0.024 (0.015)	0.012 (0.020)	0.017 (0.037)	0.141 (0.228)
Sombra/77	0.025 (0.064)	0.195 (0.051)	0.047 (0.026)	0.003 (0.006)	0.061 (0.034)	-0.048 (0.025)	0.266 (0.131)
Sombra/105	0.061 (0.050)	0.184 (0.020)	0.040 (0.012)	0.014 (0.014)	0.079 (0.029)	0.002 (0.019)	0.246 (0.099)
Sol/7	0.701 (0.234)	0.949 (0.231)	0.079 (0.067)	0.065 (0.129)	0.119 (0.143)	0.144 (0.099)	-1.700 (1.507)
Sol/21	0.070 (0.137)	0.266 (0.200)	0.068 (0.054)	0.017 (0.034)	-0.054 (0.110)	0.010 (0.060)	-0.438 (0.337)
Sol/35	0.209 (0.103)	0.347 (0.066)	0.079 (0.032)	0.065 (0.036)	0.087 (0.054)	-0.013 (0.026)	-0.251 (0.476)
Sol/49	0.183 (0.108)	0.350 (0.060)	0.043 (0.022)	-0.050 (0.011)	0.044 (0.035)	0.019 (0.050)	0.308 (0.247)
Sol/77	0.212 (0.066)	0.3488 (0.092)	0.037 (0.007)	0.000 (0.011)	0.036 (0.016)	0.029 (0.022)	-0.074 (0.170)
Sol/105	0.127 (0.058)	0.167 (0.044)	0.024 (0.007)	0.003 (0.012)	0.052 (0.013)	0.032 (0.020)	0.089 (0.126)

Proporción de área foliar o fotosintética (LAR).- Bajo plantas nodriza para plántulas de dos especies, se encontraron diferencias en su LAR, *Echinocactus platyacanthus* ($F = 4.295$, $P = 0.044$) y *Stenocactus coptonogonus* ($F = 15.510$, $P < 0.001$), con baja LAR bajo árboles nodriza (0.147 ± 0.009 para *E. platyacanthus*; y 0.114 ± 0.005 para *S. coptonogonus*), contrario a las de bajo la luz solar directa (0.173 ± 0.012 para *E. platyacanthus* y 0.149 ± 0.009 para *S. coptonogonus*). LAR difirió en el tiempo para todas las especies, pero no fue afectada por la interacción condición de luz × tiempo (Tabla 5).

Tabla 5. Efecto del microambiente, tiempo y su interacción en la proporción de área foliar o fotosintética (LAR; cm²/mg) para las siete especies estudiadas. Un asterisco (*) indica un efecto significativo (P < 0.05). Valores representan media (desviación estándar), letras distintas indican diferencia significativa dentro de la especie.

Categoría	<i>Agave lechuguilla</i>	<i>Agave salmiana</i>	<i>Echinocactus platyacanthus</i>	<i>Ferocactus histrix</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	<i>Stenocactus coptonogonus</i>	<i>Yucca filifera</i>
Microambiente	F=2.483; P=0.122	F=0.160; P=0.688	F=4.295; P=0.044*	F=1.978; P=0.166	F=0.788; P=0.379	F=15.510; P<0.001*	F=0.002; P=0.967
Planta nodriza	0.038 (0.002)	0.032 (0.002)	0.147 (0.009) ^b	0.185 (0.010)	0.146 (0.010)	0.114 (0.005) ^b	0.023 (0.001)
Luz solar directa	0.041 (0.002)	0.032 (0.002)	0.173 (0.012) ^a	0.206 (0.012)	0.155 (0.012)	0.149 (0.009) ^a	0.024 (0.002)
Tiempo (días)	F=7.118; P<0.001*	F=38.67; P<0.001*	F=8.370; P<0.001*	F=4.488; P=0.002*	F=8.162; P<0.001*	F=5.22; P=0.001*	F=9.480; P<0.001*
7	0.046 (0.003) ^{ab}	0.050 (0.003) ^a	0.236 (0.014) ^a	0.267 (0.020) ^a	0.216 (0.014) ^a	0.159 (0.013) ^a	0.037 (0.004) ^a
21	0.049 (0.002) ^a	0.037 (0.002) ^b	0.175 (0.018) ^{ab}	0.179 (0.009) ^b	0.167 (0.013) ^{ab}	0.117 (0.007) ^{ab}	0.024 (0.001) ^b
35	0.040 (0.002) ^{abc}	0.031 (0.001) ^{bc}	0.133 (0.019) ^{bc}	0.163 (0.011) ^b	0.155 (0.031) ^{bc}	0.154 (0.016) ^a	0.024 (0.002) ^b
49	0.033 (0.002) ^c	0.027 (0.001) ^c	0.152 (0.013) ^{bc}	0.210 (0.021) ^{ab}	0.131 (0.006) ^{bc}	0.135 (0.014) ^{ab}	0.019 (0.002) ^b
77	0.032 (0.002) ^c	0.022 (0.001) ^d	0.115 (0.010) ^c	0.176 (0.013) ^b	0.119 (0.009) ^{bc}	0.100 (0.009) ^b	0.017 (0.001) ^b
105	0.037 (0.003) ^{bc}	0.026 (0.002) ^{cd}	0.151 (0.013) ^{bc}	0.179 (0.020) ^b	0.116 (0.008) ^c	0.125 (0.010) ^{ab}	0.019 (0.001) ^b
Microambiente × Tiempo (días)	F=0.611; P=0.692	F=1.710; P=0.151	F=1.492; P=0.210	F=0.780; P=0.569	F=1.091; P=0.377	F=0.250; P=0.937	F=0.256; P=0.935
Sombra/7	0.042 (0.003)	0.054 (0.004)	0.198 (0.009)	0.266 (0.026)	0.244 (0.016)	0.137 (0.010)	0.033 (0.005)
Sombra/21	0.050 (0.005)	0.036 (0.002)	0.194 (0.025)	0.177 (0.018)	0.152 (0.012)	0.109 (0.011)	0.025 (0.002)
Sombra/35	0.039 (0.004)	0.032 (0.002)	0.118 (0.012)	0.171 (0.015)	0.137 (0.014)	0.134 (0.010)	0.024 (0.002)
Sombra/49	0.030 (0.002)	0.027 (0.002)	0.145 (0.019)	0.187 (0.022)	0.129 (0.006)	0.110 (0.010)	0.019 (0.002)
Sombra/77	0.032 (0.002)	0.021 (0.001)	0.102 (0.009)	0.161 (0.019)	0.107 (0.013)	0.090 (0.004)	0.018 (0.002)
Sombra/105	0.035 (0.002)	0.023 (0.002)	0.128 (0.017)	0.150 (0.017)	0.105 (0.011)	0.107 (0.008)	0.019 (0.002)
Sol/7	0.050 (0.005)	0.046 (0.003)	0.273 (0.007)	0.267 (0.035)	0.188 (0.015)	0.180 (0.022)	0.040 (0.008)
Sol/21	0.048 (0.003)	0.038 (0.003)	0.156 (0.025)	0.181 (0.007)	0.182 (0.023)	0.126 (0.009)	0.024 (0.002)
Sol/35	0.040 (0.003)	0.030 (0.001)	0.147 (0.036)	0.154 (0.017)	0.174 (0.063)	0.173 (0.029)	0.024 (0.003)
Sol/49	0.037 (0.004)	0.026 (0.002)	0.159 (0.019)	0.233 (0.036)	0.132 (0.011)	0.159 (0.022)	0.019 (0.004)
Sol/77	0.032 (0.003)	0.022 (0.002)	0.128 (0.017)	0.191 (0.016)	0.130 (0.013)	0.111 (0.017)	0.017 (0.002)
Sol/105	0.040 (0.006)	0.029 (0.002)	0.175 (0.014)	0.209 (0.034)	0.126 (0.009)	0.144 (0.014)	0.019 (0.002)

Proporción raíz/vástago (R/S).- En general el tiempo de cosecha, el microambiente y su interacción, no presentaron efectos sobre la R/S para ninguna de las especies en estudio (Tabla 6). Excepto R/S en plántulas de *Myrtillocactus geometrizans* fueron afectadas por el tiempo (F = 7.386, P < 0.001), así como por la interacción microambiente × tiempo (F = 2.640, P <

0.035; Tabla 6), siendo alta R/S a los 35 días bajo la sombra y baja a los 77 días bajo la sombra. Sin embargo, plántulas de *M. geometrizzans* siempre tenían vástagos más pesados que sus raíces.

Tabla 6. Efecto del microambiente, tiempo y su interacción en la proporción raíz/vástago (R/S) para las siete especies estudiadas. Un asterisco (*) indica un efecto significativo ($P < 0.05$). Valores representan media (desviación estándar), letras distintas indican diferencia significativa dentro de la especie.

Categoría	<i>Agave lechuguilla</i>	<i>Agave salmiana</i>	<i>Echinocactus platyacanthus</i>	<i>Ferocactus histrix</i>	<i>Myrtillocactus geometrizzans</i>	<i>Stenocactus coptonogonus</i>	<i>Yucca filifera</i>
Microambiente	F=0.058; P=0.101	F=0.399; P=0.530	F=0.075; P=0.785	F=1.014; P=0.319	F=3.783; P=0.058	F=0.356; P=0.553	F=0.384; P=0.538
Planta nodriza	0.254 (0.021)	0.286 (0.012)	0.152 (0.009)	0.214 (0.024)	0.253 (0.033)	0.610 (0.047)	0.848 (0.046)
Luz solar directa	0.246 (0.022)	0.274 (0.016)	0.149 (0.009)	0.179 (0.012)	0.195 (0.018)	0.636 (0.038)	0.897 (0.066)
Tiempo (días)	F=1.450; P=0.224	F=0.996; P=0.430	F=2.275; P=0.062	F=1.793; P=0.132	F=7.386; P<0.001*	F=0.759; P=0.584	F=2.381; P=0.052
7	0.315 (0.048)	0.255 (0.029)	0.151 (0.016)	0.192 (0.016)	0.156 (0.016) ^b	0.577 (0.065)	0.640 (0.060)
21	0.204 (0.027)	0.284 (0.031)	0.142 (0.012)	0.223 (0.067)	0.191 (0.023) ^{ab}	0.731 (0.111)	0.806 (0.094)
35	0.290 (0.041)	0.325 (0.014)	0.175 (0.008)	0.232 (0.021)	0.381 (0.080) ^a	0.543 (0.073)	0.815 (0.046)
49	0.239 (0.042)	0.270 (0.022)	0.126 (0.015)	0.158 (0.015)	0.171 (0.022) ^b	0.575 (0.059)	0.951 (0.122)
77	0.209 (0.023)	0.270 (0.025)	0.135 (0.018)	0.145 (0.014)	0.140 (0.011) ^b	0.676 (0.075)	0.963 (0.076)
105	0.243 (0.025)	0.275 (0.018)	0.177 (0.015)	0.229 (0.031)	0.305 (0.029) ^a	0.635 (0.043)	1.059 (0.127)
Microambiente × Tiempo (días)	F=0.616; P=0.688	F=0.941; P=0.463	F=1.767; P=0.138	F=0.804; P=0.552	F=2.640; P=0.035*	F=0.556; P=0.733	F=0.247; P=0.939
Sombra/7	0.365 (0.055)	0.255 (0.038)	0.184 (0.020)	0.197 (0.024)	0.173 (0.009) ^{bc}	0.614 (0.094)	0.695 (0.097)
Sombra/21	0.200 (0.040)	0.309 (0.036)	0.135 (0.017)	0.307 (0.127)	0.237 (0.031) ^{abc}	0.796 (0.205)	0.718 (0.087)
Sombra/35	0.310 (0.075)	0.296 (0.016)	0.175 (0.017)	0.246 (0.034)	0.529 (0.123) ^a	0.572 (0.144)	0.782 (0.085)
Sombra/49	0.217 (0.027)	0.264 (0.037)	0.138 (0.029)	0.159 (0.018)	0.158 (0.033) ^{bc}	0.483 (0.015)	0.950 (0.144)
Sombra/77	0.215 (0.029)	0.306 (0.016)	0.126 (0.022)	0.130 (0.019)	0.131 (0.022) ^c	0.614 (0.095)	0.917 (0.105)
Sombra/105	0.215 (0.033)	0.287 (0.027)	0.157 (0.023)	0.246 (0.046)	0.289 (0.040) ^{abc}	0.582 (0.039)	1.027 (0.121)
Sol/7	0.264 (0.077)	0.254 (0.048)	0.118 (0.013)	0.188 (0.025)	0.140 (0.031) ^{bc}	0.540 (0.097)	0.585 (0.071)
Sol/21	0.209 (0.041)	0.258 (0.053)	0.149 (0.018)	0.139 (0.015)	0.145 (0.022) ^{bc}	0.667 (0.105)	0.894 (0.168)
Sol/35	0.271 (0.044)	0.354 (0.013)	0.175 (0.004)	0.219 (0.029)	0.233 (0.056) ^{abc}	0.514 (0.055)	0.849 (0.043)
Sol/49	0.260 (0.084)	0.277 (0.029)	0.114 (0.008)	0.157 (0.026)	0.184 (0.032) ^{bc}	0.667 (0.106)	0.953 (0.215)
Sol/77	0.203 (0.039)	0.234 (0.044)	0.143 (0.032)	0.160 (0.019)	0.148 (0.007) ^{bc}	0.739 (0.119)	1.009 (0.118)
Sol/105	0.271 (0.036)	0.264 (0.024)	0.197 (0.019)	0.211 (0.046)	0.321 (0.044) ^{ab}	0.688 (0.075)	1.090 (0.241)

Contenido relativo de agua (RWC).- RWC en plántulas de *Stenocactus coptonogonus* fueron diferentes de acuerdo al microambiente ($F = 20.130$, $P < 0.001$; Tabla 7). RWC fue mayor en plántulas que crecían bajo la luz solar directa (62.68 ± 1.35) que en aquellas que crecían en la sombra de árboles nodriza (55.55 ± 1.56). El tiempo tuvo un efecto significativo sobre el RWC de plántulas para todas las especies (Tabla 7). La interacción microambiente \times tiempo fue significativa para el RWC de plántulas de *Agave salmiana* ($F = 3.000$, $P = 0.020$; Figura 17), mostrando mayor RWC en plántulas bajo nodrizas a los 7 y 105 días (85.33 ± 1.38 y 88.59 ± 0.81) en contraste con plántulas creciendo bajo la luz solar directa al día 49 (74.77 ± 2.12).

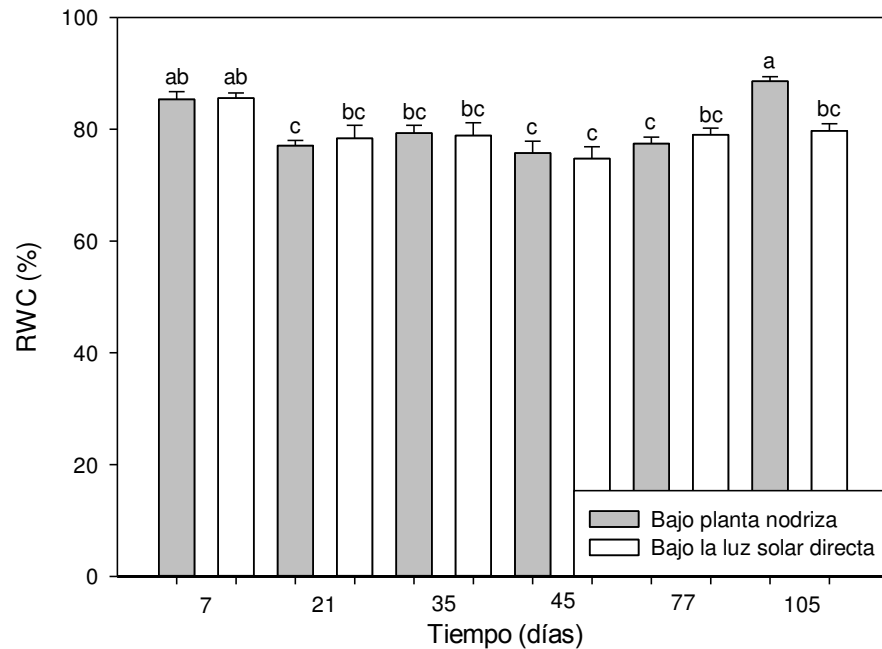


Figura 17. Efecto de la interacción microambiente \times tiempo en el contenido relativo de agua (RWC) para *Agave salmiana* (media \pm desviación estándar). Letras diferentes indican diferencias estadísticas ($P < 0.05$).

Tabla 7. Efecto del microambiente, tiempo y su interacción en el contenido relativo de agua (RWC; %) para las siete especies estudiadas. Un asterisco (*) indica un efecto significativo ($P < 0.05$). Valores representan media (desviación estándar), letras distintas indican diferencia significativa dentro de la especie.

Categoría	<i>Agave lechuguilla</i>	<i>Agave salmiana</i>	<i>Echinocactus platyacanthus</i>	<i>Ferocactus histrix</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	<i>Stenocactus coptonogonus</i>	<i>Yucca filifera</i>
Microambiente	F=3.660; P=0.062	F=1.680; P=0.200	F=2.150; P=0.149	F=1.890; P=0.175	F=0.050; P=0.827	F=20.130; P<0.001*	F=0.100; P=0.753
Planta nodriza	81.979 (1.182)	80.576 (1.015)	61.013 (2.111)	53.603 (2.214)	62.797 (1.770)	55.553 (1.559) ^b	82.271 (0.940)
Luz solar directa	80.040 (0.836)	79.385 (0.889)	63.956 (1.850)	55.939 (2.030)	63.312 (2.081)	62.682 (1.351) ^a	82.002 (0.930)
Tiempo (días)	F=12.020; P<0.001*	F=12.470; P<0.001*	F=12.050; P<0.001*	F=25.380; P<0.001*	F=14.690; P<0.001*	F=9.110; P<0.001*	F=17.810; P<0.001*
7	87.209 (0.999) ^a	85.454 (0.784) ^a	76.736 (1.103) ^a	72.202 (2.743) ^a	72.184 (1.614) ^a	68.068 (1.296) ^a	88.788 (0.698) ^a
21	80.264 (0.752) ^{bc}	77.716 (1.204) ^b	61.666 (2.197) ^{bc}	48.025 (1.732) ^{cd}	56.968 (2.072) ^{bc}	55.903 (2.026) ^c	79.243 (1.281) ^b
35	79.129 (0.998) ^c	79.082 (1.272) ^b	55.547 (2.649) ^c	46.785 (1.809) ^{cd}	65.510 (4.169) ^{ab}	57.384 (1.725) ^{bc}	81.364 (0.514) ^b
49	79.041 (1.237) ^c	75.247 (1.423) ^b	61.799 (1.814) ^{bc}	54.389 (2.348) ^{bc}	55.809 (1.489) ^{bc}	56.506 (3.021) ^{bc}	77.916 (1.316) ^b
77	75.469 (1.915) ^c	78.230 (0.823) ^b	52.705 (2.908) ^c	45.480 (2.340) ^d	53.982 (1.511) ^c	52.452 (2.314) ^c	79.215 (1.137) ^b
105	84.946 (1.684) ^{ab}	84.154 (1.641) ^a	66.455 (3.518) ^{ab}	61.746 (1.565) ^b	73.873 (1.168) ^a	64.393 (2.683) ^{ab}	86.291 (0.860) ^a
Microambiente × Tiempo (días)	F=2.040; P=0.089	F=3.000; P=0.020*	F=1.060; P=0.394	F=1.370; P=0.253	F=0.450; P=0.808	F=0.840; P=0.526	F=0.570; P=0.719
Sombra/7	87.859 (1.833)	85.334 (1.379) ^{ab}	75.242 (1.474)	72.564 (1.432)	73.064 (1.390)	66.367 (2.208)	88.515 (0.270)
Sombra/21	81.194 (0.816)	77.060 (0.941) ^c	64.997 (2.920)	46.225 (1.653)	59.087 (2.732)	53.062 (1.052)	78.316 (1.661)
Sombra/35	80.298 (1.238)	79.296 (1.415) ^{bc}	53.503 (1.448)	46.135 (3.217)	64.101 (4.475)	55.591 (2.628)	81.450 (0.938)
Sombra/49	78.444 (2.057)	75.727 (2.124) ^c	57.699 (2.156)	50.378 (2.672)	55.590 (2.315)	50.439 (4.513)	77.770 (2.151)
Sombra/77	74.889 (3.536)	77.444 (1.145) ^c	50.909 (5.806)	42.074 (2.620)	52.293 (1.686)	48.612 (2.773)	79.997 (1.543)
Sombra/105	89.193 (0.530)	88.594 (0.808) ^a	63.729 (6.621)	64.245 (1.611)	72.645 (1.924)	59.249 (3.472)	87.578 (0.726)
Sol/7	86.559 (0.960)	85.574 (0.923) ^{ab}	78.229 (1.479)	71.840 (5.633)	71.303 (3.067)	69.770 (1.110)	89.063 (1.443)
Sol/21	79.335 (1.204)	78.371 (2.329) ^{bc}	58.335 (2.766)	49.825 (3.025)	54.848 (3.100)	58.743 (3.651)	80.170 (2.049)
Sol/35	77.959 (1.504)	78.867 (2.293) ^{bc}	57.592 (5.233)	47.436 (2.044)	66.920 (7.564)	59.177 (2.209)	81.277 (0.555)
Sol/49	79.639 (1.573)	74.767 (2.117) ^c	65.899 (1.326)	58.401 (3.104)	56.028 (2.173)	62.574 (1.516)	78.062 (1.777)
Sol/77	76.050 (1.959)	79.016 (1.196) ^{bc}	54.501 (1.655)	48.886 (3.460)	55.671 (2.450)	56.292 (3.004)	78.434 (1.771)
Sol/105	80.700 (1.863)	79.713 (1.269) ^{bc}	69.182 (2.851)	59.247 (2.303)	75.102 (1.297)	69.538 (2.665)	85.004 (1.404)

VII.7 Discusión.

Se esperaba menor eficiencia en ETR, LAR, proporción R/S y RWC, pero mayor eficiencia en Φ_{PSII} , RGR y NAR, en el desarrollo de plántulas bajo la luz solar directa que para aquellas creciendo bajo plantas nodriza. Esta hipótesis se cumplió parcialmente.

El Φ_{PSII} de las plántulas de todas las especies cumplieron la hipótesis; ya que, fue siempre mayor bajo plantas nodrizas que en espacios abiertos, esto significa que plántulas bajo la luz solar directa tienen un mayor estrés. El Φ_{PSII} se ha convertido en una herramienta importante para determinar el nivel de estrés en los procesos fotosintéticos de las plantas (Maxwell y Johnson 2000).

Este es el primer experimento de campo evaluando variables de fluorescencia de la clorofila para especies suculentas como mecanismos de efecto nodriza, así que no hay otros resultados de campo para comparar; sin embargo, en general se cumplieron nuestras expectativas. Yang *et al.* (2010) evaluaron parámetros de la fluorescencia de la clorofila para plántulas de las especies no-suculentas *Schima superba*, *Michelia macclurei* y *Castanopsis fissa* del Sur de China, bajo una planta nodriza (*Rhodomyrtus tomentosa*) y en sitios abiertos. Los autores encontraron que *M. macclurei* presentó valores altos en la eficiencia fotoquímica máxima del PSII (F_v/F_m) para plántulas bajo *R. tomentosa*, mientras F_v/F_m fue menor en los espacios abiertos, lo que indica que la planta nodriza ayuda eficientemente a que los complejos fotosintéticos funcionen adecuadamente. Resultados similares fueron encontrados por Rodríguez-Calcerrada *et al.* (2008) para *Quercus petraea* y *Q. pirenaica*, también plantas no-suculentas. Liu *et al.* (2014) también estudiaron los efectos benéficos de un arbusto nativo (*Rhodomyrtus tomentosa*) en el establecimiento de plántulas de dos especies de árboles en China tropical. Encontrando que la fotoinhibición se redujo para plántulas de *Castanopsis fissa* bajo doseles medianos y para plántulas de *Syzygium*

hancei bajo doses grandes. La diferente respuesta entre especies está de acuerdo con nuestros resultados.

Contrario a nuestra hipótesis, la otra variable de respuesta de la fluorescencia de la clorofila, ETR, fue mayor en todas las especies de plantas que crecen bajo la luz solar directa, indicándonos un mayor estrés en estas condiciones y mayor eficiencia en espacios bajo una nodriza. Sin embargo, estos valores altos de ETR en exceso de radiación, indican una regulación a la disminución del PSII, en lugar de fotoinhibición o fotodaño (Cheeseman *et al.* 1997; Rossa y Von Willert 1999).

Tejidos muy suculentos han ampliado enormemente vacuolas que ocupan más del 90% del volumen celular, ayudando a mejorar la capacidad de almacenamiento de agua (Ogburn y Edwards 2010). Esta capacidad podría explicar por qué no hemos encontrado diferencias en el RWC entre tratamientos (bajo plantas nodriza y bajo la luz solar directa) para la mayoría de las especies. El tamaño de la vacuola determina la capacidad de almacenar ácido málico (De Mattos y Lüttge 2001), que también es requerido como una fuente de CO₂ para mantener un eficiente nivel de transporte de electrones (Barker y Adams 1997).

Menor proporción R/S era esperada para plántulas creciendo bajo la luz solar directa que para aquellas crecidas bajo plantas nodriza, como resultado de una esperada baja tasa fotosintética para plántulas sombreadas. No se encontró un efecto del tiempo de cosecha y la sombra en R/S para ninguna de las especies estudiadas; sin embargo, los valores de R/S fueron bajos en general, similar a los resultados de Miquelajáuregui y Valverde (2010) para plántulas de dos especies de cactus, *Neobuxbaumia macrocephala* y *N. mezcalaensis*, bajo sombra y en buenas condiciones de iluminación, indicándonos que más biomasa fue asignada al desarrollo del vástago que a la raíz.

Se esperaba mayor RGR para plántulas creciendo bajo la luz solar directa; sin embargo, se reflejó para *Agave salmiana* y *Myrtillocactus*

geometrizzans. Este resultado es similar a los encontrados por Ruedas *et al.* (2000), quienes obtuvieron alta RGR para plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) en radiación solar total que bajo 40% de luz; así como para Miquelajáuregui y Valverde (2010), encontrando en promedio mayor RGR para dos cactus columnares (*Neobuxbaumia macrocephala* y *N. mezcalaensis*) en alta radiación solar ($189 \pm 38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) que bajo la sombra ($76 \pm 4.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). En contraste, plántulas de *Y. filifera*, presentan alta RGR bajo plantas nodrizas, lo que implica que para esta especie el microambiente bajo nodrizas es un sitio más seguro para establecerse que bajo la luz solar directa. Estos resultados están de acuerdo con las conclusiones de Cardillo y Bernal (2006) para plántulas de la especie no suculenta *Quercus suber*. De manera similar, Delgado-Sánchez *et al.* (2013) encontraron mayor RGR en plántulas regadas de *Opuntia streptacantha* (Cactaceae) bajo sombra que bajo alta radiación solar.

Mayor NAR era esperada para plántulas creciendo bajo la luz solar directa que para aquellas creciendo bajo plantas nodrizas, como resultado de una esperada baja tasa fotosintética para plántulas sombreadas. Sin embargo, NAR no se vio afectada por el tiempo, la luz o su interacción. Nuestros resultados están en contraste con los resultados de Cardillo y Bernal (2006) para plántulas de la no suculenta *Quercus suber*. Estas diferencias pueden ser por el tipo de especies evaluadas, teniendo menor crecimiento y área fotosintética las especies suculentas que las plántulas de *Quercus* spp.

Mayor LAR, componente morfológico de la RGR, era esperado para plántulas creciendo bajo plantas nodrizas que para aquellas creciendo bajo la luz solar directa, ya que plántulas en la sombra pueden requerir una mayor área foliar para captar luz para la fotosíntesis (Kitajima 1994). En nuestros resultados, dos especies (*Echinocactus platyacanthus* y *Stenocactus coptonogonus*), presentaron baja LAR bajo árboles nodriza a

diferencia de aquellas bajo la luz solar directa y las otras especies no se vieron afectadas por el tratamiento.

En conclusión, plántulas suculentas cultivadas bajo plantas nodrizas tuvieron alto Φ_{PSII} y baja ETR que aquellas desarrollándose bajo la luz del sol directa. RWC, proporción R/S, así como RGR y sus componentes, variaron en respuesta a microambientes para algunas especies, pero no siempre. En este estudio se trasplantaron plántulas bajo plantas nodrizas y en espacios bajo la luz solar directa. La respuesta fisiológica y morfológica de plántulas desde semillas sembradas en el campo aún debe ser evaluado, pero mayor supervivencia se ha encontrado bajo plantas nodrizas para plántulas cultivadas a partir de semillas que para aquellas en espacios abiertos (Flores *et al.* 2004). Este es el primer estudio que evalúa las respuestas de crecimiento, tanto a nivel fisiológico como morfológico, en plántulas de especies suculentas bajo plantas nodriza y bajo alta radiación solar. Estos resultados nos dan una mejor comprensión de los mecanismos de plántulas suculentas para sobrevivir bajo estrés ambiental, y esto podría tener implicaciones importantes para la planificación de prácticas de reforestación y usos rurales de la tierra, así como para predecir el impacto del cambio climático sobre la regeneración natural del desierto. Aquí se ha demostrado que las plántulas suculentas pueden estar respondiendo a la radiación elevada no necesariamente con la morfología, sino también con cambios fisiológicos para compensar el crecimiento.

VII.8 Bibliografía.

- Adir, N, Zer H, Shochat S and Ohad I. 2003. Photoinhibition –a historical perspective. *Photosynthesis Research*. 76: 343-370.
- Aragón-Gastélum, J. L., J. Flores, L. Yáñez-Espinosa, E. Badano, H. M. Ramírez-Tobías, J. P. Rodas-Ortiz y C. González-Salvatierra. 2014. Induced climate change impairs photosynthetic performance in *Echinocactus platyacanthus*, an especially protected Mexican cactus species. *Flora* 209:499–503.

- Arredondo, G. A. y Sotomayor, M. del C. J.M. 2009. Cactáceas en categoría de riesgo del Estado de San Luis Potosí. INIFAP. México. 100 pp.
- Barker, D. H. y W. W. Adams III. 1997. The xanthophyll cycle and energy dissipation in differently oriented faces of the cactus *Opuntia macrorhiza*. *Oecologia* 109:353–361.
- Cardillo, E. y C. J. Bernal. 2006. Morphological response and growth of cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings at different shade levels. *Forest Ecology and Management* 222:296–301.
- Cheeseman, J. M., L. B. Herendeen, A. T. Cheeseman y B. F. Clough. 1997. Photosynthesis and photoprotection in mangroves under field conditions. *Plant, Cell and Environment* 20:579–588.
- Cornic, G. 1994. Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis, pp. 297–314. In: N. R. Baker y J. R. Bowyer, editores. *Photoinhibition of photosynthesis: From molecular mechanisms to the field*. Bios Scientific Publishers, Oxford, UK.
- De Mattos, E. A. y U. Lüttge. 2001. Chlorophyll fluorescence and organic acid oscillations during transition from CAM to C₃-photosynthesis in *Clusia minor* L. (Clusiaceae). *Annals of Botany* 88:457–463.
- Delgado-Sánchez, P., L. Yáñez-Espinosa, J. F. Jiménez-Bremont, L. Chapa-Vargas y J. Flores. 2013. Ecophysiological and anatomical mechanisms behind the nurse effect: Which are more important? A multivariate approach for cactus seedlings. *PLoS One* 8(11):e81513.
- Ehleringer, J. 1981. Leaf absorptances of Mohave and Sonoran Desert plants. *Oecologia* 49:366–370.
- Fenner, M. y K. Thompson. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Flexas, J. y H. Medrano. 2002. Energy dissipation in C₃ plants under drought. *Functional Plant Biology* 19:1209–1215.
- Flores, J. y E. Jurado. 1998. Germination and early growth traits of 14 plant species native to northern Mexico. *Southwestern Naturalist* 43:40–46.

- Flores, J. y E. Jurado. 2003. Are nurse-protecte interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14:911–916.
- Flores, J., O. Briones, A. Flores y S. Sánchez-Colón. 2004. Effect of predation and solar radiation on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments* 58:1–18.
- Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77:870–886.
- García-Chávez, J. H., C. Montaña, Y. Perroni, V. J. Sosa y J. B. García-Licona. 2014. The relative importance of solar radiation and soil origin in cactus seedling survivorship at two spatial scales: plant association and microhabitat. *Journal of Vegetation Science* 25:668–680.
- Genty, B., J. M. Briantais y N. R. Baker. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990:87–92.
- Ibáñez, I. y E. W. Schupp. 2001. Positive and negative interactions between environmental conditions affecting *Cercocarpus ledifolius* seedlings survival. *Oecologia* 129:543–550.
- INEGI. 2002. Síntesis de información geográfica del estado de San Luis Potosí. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México, D.F., México.
- Irish, M. & Irish, G. (2000). *Agaves, Yuccas and Related Plants: A Gardener's Guide*. Hong Kong. Timber Press. pp 312.
- Jurado, E. y M. Westoby. 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology* 80:407–416.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98:419–428.

- Kitajima, K. y M. Fenner. 2000. Ecology of seedling regeneration, pp. 331–359. In: M. Fenner, editor. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Second edition. CABI, Wallingford, UK.
- Liu, N., W. Zhu, Z. Sun, L. Yang, S. Yuan y H. Ren. 2014. Canopy size dependent facilitations from the native shrub *Rhodomyrtus tomentosa* to the early establishment of native trees *Castanopsis fissa* and *Syzygium hancei* in Tropical China. *Restoration Ecology* 22:509–516.
- Long S.P. and Humphries S. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45: 633-62.
- Martínez-Berdeja, A. y T. Valverde. 2008. Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanism behind the nurse effect. *Journal of Arid Environments* 72:1766–1774.
- Maxwell, K. y G. N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51:659–668.
- Miquelajáuregui, Y. y T. Valverde. 2010. Survival and early growth of two congeneric cacti that differ in their level of rarity. *Journal of Arid Environments* 74:1624–1631.
- Munguía-Rosas, M. A. y V. J. Sosa. 2008. Nurse plants vs Nurse objects: The effects of woody plants and rocky cavities on the recruitment of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus. *Annals of Botany* 101:175–185.
- Muro-Pérez, G., E. Jurado, J. Flores, J. Sánchez-Salas, J. García-Pérez y E. Estrada. 2012. Positive effects of native shrubs on three specially protected cacti species in Durango, México. *Plant Species Biology* 27:53–58.
- Ogburn, R. y E. J. Edwards. 2010. The ecological water-use strategies of succulent plants. *Advances in Botanical Research* 55:179–225.
- Pérez-Sánchez, R. M., E. Jurado, L. Chapa-Vargas y J. Flores. 2011. Seed germination of Southern Chihuahuan Desert plants in response to elevated temperatures. *Journal of Arid Environments* 75:978–980.

- Reigosa-Roger, M. J. 2001. Handbook of plant ecophysiology techniques. Kluwer Academic, New York, New York, USA.
- Ritchie, R. J. y S. Bunthawin. 2010a. The use of pulse amplitude modulation (PAM) fluorometry to measure photosynthesis in a CAM orchid, *Dendrobium* spp. (D. cv. Viravuth Pink). International Journal of Plant Science 171:575–585.
- Ritchie, R. J. y S. Bunthawin. 2010b. Photosynthesis in pineapple (*Ananas comosus comosus* [L.] Merr) measured using PAM (pulse amplitude modulation) fluorometry. Tropical Plant Biology 3:193–203.
- Roberts, A., H. Griffiths, A. M. Borland y F. Reinert. 1996. Is crassulacean acid metabolism activity in sympatric species of hemi-epiphytic stranglers such as *Clusia* related to carbon cycling as a photoprotective process? Oecologia 106:28–38.
- Rodríguez-Calcerrada, J., J. A. Pardos, L. Gil, P. B. Reich y I. Aranda. 2008. Light response in seedlings of a temperate (*Quercus petraea*) and a sub-Mediterranean species (*Quercus pyrenaica*): contrasting ecological strategies as potential keys to regeneration performance in mixed marginal populations. Plant Ecology 195:273–285.
- Romo-Campos, R., J. L. Flores-Flores, J. Flores y G. Álvarez-Fuentes. 2013. Factores abióticos involucrados en la facilitación entre leñosas y suculentas en el altiplano mexicano. Botanical Sciences 91:319–333.
- Rossa, B. y D. J. Von Willert. 1999. Physiological characteristics of geophytes in semi-arid Namaqualand, South Africa. Plant Ecology 142:121–132.
- Ruedas, M., T. Valverde y A. S. Castillo. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. Boletín de la Sociedad Botánica de México 66:25–35.
- Scheinvar, L., 2004. Flora cactológica del estado de Querétaro. Fondo de Cultura Económica. México, DF. 390 pp.

- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman, New York, New York, USA.
- Stemke, J. A. y L. S. Santiago. 2011. Consequences of light absorptance in calculating electron transport rate of desert and succulent plants. *Photosynthetica* 49:195–200.
- Terrones, R.T. del R., González, S.C. & Ríos, R.S.A. (2004). *Arbustivas Nativas de uso múltiple en Guanajuato*. INIFAP. México. pp. 216.
- Turner, R. M., S. M. Alcorn, G. Olin y J. A. Booth. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127:95–102.
- Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, S. A. Madrid, Spain.
- Valladares, F. y R. W. Pearcy. 1997. Interacciones between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment* 20:25–36.
- Yang, L., H. Ren, N. Liu y J. Wang. 2010. The shrub *Rhodomyrtus tomentosa* acts as a nurse plant for seedlings differing in shade tolerance in degraded land of South China. *Journal of Vegetation Science* 21:262–272.
- Yang, L., N. Liu y J. Wang. 2009. Facilitation by two exotic *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium* as nurse plants in South China. *Forest Ecology and Management* 257:1786–1793.

VIII. CAPÍTULO II: Efecto combinado del potencial hídrico y la temperatura en la germinación de semillas y el desarrollo de plántulas de cactus de un ecosistema méxico argentino.

FLORA

Combined effect of water potential and temperature on seed germination and seedling development of cacti from a mesic Argentine ecosystem.

D.E. Gurvich^{a,*}, R. Pérez-Sánchez^b, K. Bauk^a, E. Jurado^b, M.C. Ferrero^a, G. Funes^a, J. Flores^c

^aInstituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (FCEFyN, CONICET-Universidad Nacional de Córdoba), Av. Vélez Sarsfield 1611, CC495, CP5000, Córdoba, Argentina

^bFacultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, A.P. 41, Carretera Nacional No. 85, Km 145, C.P. 67700, Linares, N.L., Mexico

^cInstituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., Camino a la Presa San José No. 2055. Col. Lomas 4a. Sección, C.P. 78216, San Luis Potosí, S.L.P., Mexico

*Corresponding author. E-mail address: degurvich@gmail.com (D.E. Gurvich).

Article history:

Received 24 June 2016

Received in revised form 5 December 2016

Accepted 8 December 2016

Edited by Hermann Heilmeyer

Available online 10 December 2016

VIII.1 Resumen.

El cambio climático global está asociado con aumento en las sequías y olas de calor, que pueden afectar la germinación de semillas y la dinámica poblacional de las plantas. Es probable que las especies de cactus de los ecosistemas méxicos sean más afectadas por estos eventos que las especies de ecosistemas áridos. El objetivo del estudio fue evaluar el efecto combinado de los potenciales hídricos y las temperaturas sobre la germinación de semillas y las características de plántulas en seis especies de cactus globosos de las montañas de Córdoba: *Echinopsis candicans*, *Gymnocalycium bruchii*, *G. capillense*, *G. mostii*, *G. quehlianum* y *Parodia Mammulosa*. Se realizó un experimento factorial en el que se combinaron cuatro niveles de potencial hídrico (0, -0.2, -0.4 y -0.6 MPa) con dos niveles de temperatura (25 y 32 °C). Se registraron la germinación (%) y el tiempo medio de germinación (T_{50}) y se midió la forma de la plántula (ancho y largo). En general, una disminución del potencial hídrico y un aumento de la temperatura dieron como resultado una baja germinación, con diferentes comportamientos entre las especies. A 32 °C y bajos potenciales hídricos, la germinación fue baja o nula para casi todas las especies. No hubo una clara tendencia en la respuesta de T_{50} a los tratamientos. El desarrollo de las plántulas fue altamente y negativamente afectado por la combinación de los factores, particularmente a bajos potenciales hídricos. Las respuestas de las especies de cactus analizadas a bajo potencial hídrico, fueron similares a las de especies de cactus de ecosistemas más áridos. Nuestros resultados sugieren que las especies estudiadas se verían gravemente afectadas por los cambios en la temperatura y la precipitación, tal como se predijo en un escenario de cambio climático.

VIII.2 Introducción.

La germinación de semillas es una etapa crítica en el ciclo de vida de la mayoría de las especies de plantas (Baskin y Baskin, 2001a). En las especies de crecimiento lento, como las suculentas, la germinación de las

semillas juega un papel importante en el mantenimiento de la dinámica poblacional (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). La lluvia en los ecosistemas áridos y semiáridos es extremadamente variable en el espacio y en el tiempo, y las sequías son comunes; por lo tanto, el suelo rara vez se mantiene en su capacidad hídrica de campo (McGinnies, 1979 y Whitford, 2002). En estos ambientes, las especies suculentas, como los cactus, desarrollaron estrategias de germinación para hacer frente a estas limitaciones (Dubrovsky, 1996 y Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Aunque la mayoría de las especies de cactus no epífitas habitan áreas áridas o semiáridas, muchas especies habitan ambientes más húmedos como los de las montañas del Sur de Brasil, Uruguay y Córdoba en Argentina (Dutra Saraiva y Souza, 2012 y Gurvich *et al.*, 2014). La biología de la germinación de las especies de cactus procedentes de ambientes húmedos no es bien conocida (Gurvich *et al.*, 2008 De la Rosa-Manzano y Briones, 2010); se ha sugerido que los cactus de esos ambientes no se adaptarían para germinar en condiciones más secas (Contreras-Quiroz *et al.*, 2016).

La disponibilidad de agua y la temperatura son los factores más importantes para determinar la germinación de las semillas (Baskin y Baskin, 2014). Los cactus de ecosistemas áridos, cuyas semillas están sometidas a altas temperaturas y humedad del suelo muy variable, probablemente han desarrollado adaptaciones para hacer frente a estas condiciones. Por ejemplo, las especies de cactus procedentes de ambientes áridos germinan bien en potenciales hídricos más altos y algunas de ellas pueden germinar con potenciales hídricos relativamente bajos (hasta -0.8 o -1 MPa, De la Barrera y Nobel, 2003 y Guillén *et al.*, 2011). La germinación de algunas especies es mayor en potenciales hídricos bajos que a capacidad de campo (Flores y Briones, 2001). Muchos cactus de zonas áridas pueden germinar a temperaturas bastante altas (Gurvich *et al.*, 2008 y Pérez-Sánchez *et al.*, 2011). Sin embargo, pocos estudios han analizado el efecto combinado de estos dos factores (Ramírez-Padilla y Valverde, 2005, Meiado *et al.*, 2010 y Simão *et al.*, 2010). Bauk *et al.* (2017) estudiaron una especie a lo largo de

un gradiente de elevación en la Argentina central, y encontraron que la combinación de altas temperaturas y bajos potenciales hídricos tiene fuertes efectos negativos sobre la germinación: las poblaciones en altitudes más altas (clima más frío y más húmedo) fueron más fuertemente afectadas por la combinación de alta temperatura y bajo potencial hídrico que las poblaciones de menor elevación. Se espera que el cambio climático global aumente no sólo los valores medios de los parámetros climáticos, sino también la frecuencia de eventos extremos (McCarthy *et al.*, 2001 y Gurvich *et al.*, 2002). En particular, se prevé que las sequías y las olas de calor aumenten en número y duración, lo que podría tener efectos profundos sobre las semillas en el suelo y sobre la dinámica de la población de las plantas (Ooi *et al.*, 2009). Se espera que estos efectos sean muy importantes para las especies de cactus procedentes de ambientes méxicos, ya que estarían menos adaptados al calor y a la sequía, que las especies de ambientes áridos.

Estudios recientes han encontrado diferencias inter e intraespecíficas en el tamaño y forma de las plántulas de cactus (Sosa Pivatto *et al.*, 2014, Bauk *et al.*, 2015 y Flores *et al.*, 2016). Las especies con semillas pesadas no sólo presentan semillas grandes, sino que también son generalmente de forma columnar (Sosa Pivatto *et al.*, 2014), lo que podría ser ventajoso para la captura de luz. Bauk *et al.* (2015) encontraron diferencias intraespecíficas en la forma de la plántula en *Gymnocalycium monvillei* a lo largo de un gradiente de elevación. Estos estudios ponen de manifiesto que las características de plántulas son importantes para determinar el éxito temprano de los individuos. Sin embargo, ninguno de ellos analizó cómo las condiciones ambientales durante la germinación, ni cómo las diferentes temperaturas y potenciales hídricos, pueden afectar las características de las plántulas (Flores *et al.*, 2016).

La región de las montañas de Córdoba, en el centro de la Argentina, es un importante centro de diversidad de cactus y endemismo (Gurvich *et*

al., 2006 y Gurvich *et al.*, 2014). El clima de las Montañas es mésico en términos de temperatura y precipitación (De Fina, 1992 y Contreras-Quiroz *et al.*, 2016). El objetivo de este estudio fue analizar el efecto combinado del potencial hídrico y la temperatura sobre las características de la germinación (porcentaje de germinación y tiempo medio de germinación, T_{50}) y la forma de la plántula de seis especies de cactus globosos. Nuestra hipótesis principal es que la germinación de las semillas y los rasgos de las plántulas de las especies de cactus procedentes de un ambiente mésico, se verían negativamente afectadas por las altas temperaturas y los bajos potenciales hídricos.

VIII.3 Materiales y métodos.

VIII.3.1 Especies estudiadas y área de estudio.

Se analizó la germinación de semillas de seis especies de cactus que crecen comúnmente en las montañas de Córdoba: *Echinopsis candicans* (Salm-Dyck) Hunt, *Gymnocalycium bruchii* (Spegazzini) Hosseus, *G. capillense* (Schick) Hosseus, *G. mostii* (Gürke) Britton & Rose, *G. quehlianum* (F. Haage ex Quehl) Vaupel ex Hosseus y *Parodia mammulosa* (Lemaire) Taylor. Se seleccionaron especies representativas de diferentes géneros basándose en su abundancia en la zona. Todas las especies de *Gymnocalycium* son endémicas de las montañas de Córdoba, mientras que las otras especies tienen una distribución geográfica más amplia, siendo endémica a Argentina. Los sitios de colección de semillas estaban cerca de la ciudad de Capilla del Monte (30°52'09"S, 64°33'30"W). La temperatura media anual y la precipitación son 16.5 °C y 750 mm (De Fina, 1992 y Giorgis *et al.*, 2015). El clima es cálido templado con inviernos secos y veranos calurosos (Wca) según el sistema de clasificación de Köppen-Geiger (Kottek *et al.*, 2006). Las temperaturas máximas diarias durante la estación cálida, cuando la germinación y el establecimiento ocurren, varían entre 23 y 28 °C. La vegetación de la zona es un mosaico de matorrales y pastizales, las especies de cactus se encuentran principalmente en

afloramientos rocosos (Gurvich *et al.*, 2014). Todas las especies florecen desde la primavera hasta principios del verano, y las frutas maduran desde el verano hasta principios del otoño (Gurvich *et al.*, 2008 y Giorgis *et al.*, 2015). Los frutos maduros de 20 individuos de cada especie (uno o dos frutos por individuo) fueron colectados de diciembre a febrero. Las semillas se secaron al aire y se almacenaron en el laboratorio en condiciones ambientales hasta el comienzo de los experimentos, cuatro meses después de la recolección.

VIII.3.2 Experimento de germinación:

Se realizó un experimento factorial en el que se combinaron cuatro tratamientos de potencial hídrico (0, -0.2, -0.4 y -0.6 MPa) con dos niveles de temperatura (25 y 32 °C). Los valores de potencial hídrico elegidos están dentro del rango de los reportados durante la temporada de lluvias para diferentes tipos de suelos en ecosistemas semiáridos (es decir, de -0.34 a -0.80 MPa, Ramírez-Padilla y Valverde, 2005). Estas temperaturas fueron seleccionadas porque 25 °C es la temperatura de germinación óptima para estas especies (Gurvich *et al.*, 2008) y también porque está cerca de la temperatura media máxima de los meses más cálidos (De Fina, 1992) y 32 °C simula un escenario de alta temperatura esperado para la región (Nuñez, 2006). El potencial hídrico de las soluciones de polietilenglicol (PEG) a las diferentes temperaturas, se determinó siguiendo Vilella *et al.* (1991). Los tratamientos de temperatura se realizaron simultáneamente en diferentes cámaras de germinación. Se disolvió PEG 6000 en agua destilada y se colocó en una cámara de agitador a 20 °C durante 16 h. Las cajas Petri con tratamiento de 0 MPa, contenían 2 ml de agua destilada cada una. Los potenciales hídricos de las soluciones de PEG para cada temperatura, fueron verificados utilizando un micro-voltímetro de punto de rocío (HR33T, Wescor Inc., Logan, UT, USA).

Las semillas se pusieron a germinar en cajas Petri. Teniendo cinco cajas Petri por tratamiento con 20 semillas para cada especie. Cada caja

incluía papel filtro y una solución de PEG 6000, que es inofensiva para las semillas y simula variaciones en la disponibilidad de humedad del suelo (Hardegree y Emmerich, 1994, De Villalobos y Peláez, 2001 y Zeng *et al.*, 2010). Las semillas se colocaron para germinar en cámaras de germinación bajo un fotoperíodo de 12 h. Todas las cajas Petri fueron selladas con envoltura de plástico para evitar la evaporación. La germinación se evaluó diariamente durante 30 días; este período de tiempo excede el sugerido por Baskin y Baskin (2001b) de aproximadamente dos semanas, porque la mayoría de las semillas germinan dentro de 10 días o menos. También se utilizó este intervalo de tiempo para simular el número esperado de semillas germinadas después de un solo evento de lluvia (Jurado y Westoby, 1992, Flores y Briones, 2001 y Tobe *et al.*, 2001). La aparición de la radícula fue el criterio para la germinación de las semillas. Las variables de respuesta evaluadas fueron el porcentaje de germinación final y el tiempo medio de germinación (T_{50}). T_{50} se calculó como:

$$T_{50} = \frac{\sum n_i t_i}{\sum n_i}$$

Donde: n_i es el número de semillas recién germinadas en el tiempo i y t_i es el período transcurrido desde el comienzo de la prueba de germinación, expresado en número de días (Ellis y Roberts, 1978).

VIII.3.3 Medidas de plántulas:

Treinta días después de la germinación, se midieron siete plántulas por tratamiento siguiendo a Sosa Pivtto *et al.* (2014). Se tomaron fotografías digitales de cada plántula y se midió la altura y el ancho de las plántulas utilizando el software BIO7.

VIII.3.4 Análisis estadístico:

Para analizar el porcentaje de germinación se realizaron modelos lineales generalizados, asumiendo la distribución binomial de los errores y

utilizando la función de enlace Logit. Se evaluó el efecto de la temperatura y el potencial hídrico, y de su interacción. Para T_{50} sólo se realizó el análisis para las repeticiones con germinación $\geq 20\%$. Debido a que la germinación fue nula en algunos niveles de temperatura y potencial hídrico, consideramos la combinación de ambas variables explicativas como un factor (diferentes combinaciones de las variables explicativas son diferentes niveles). Se realizó un modelo lineal (ANOVA de una vía) y cuando los errores no cumplieron con el supuesto de homocedasticidad, se agregó al modelo una función a la varianza.

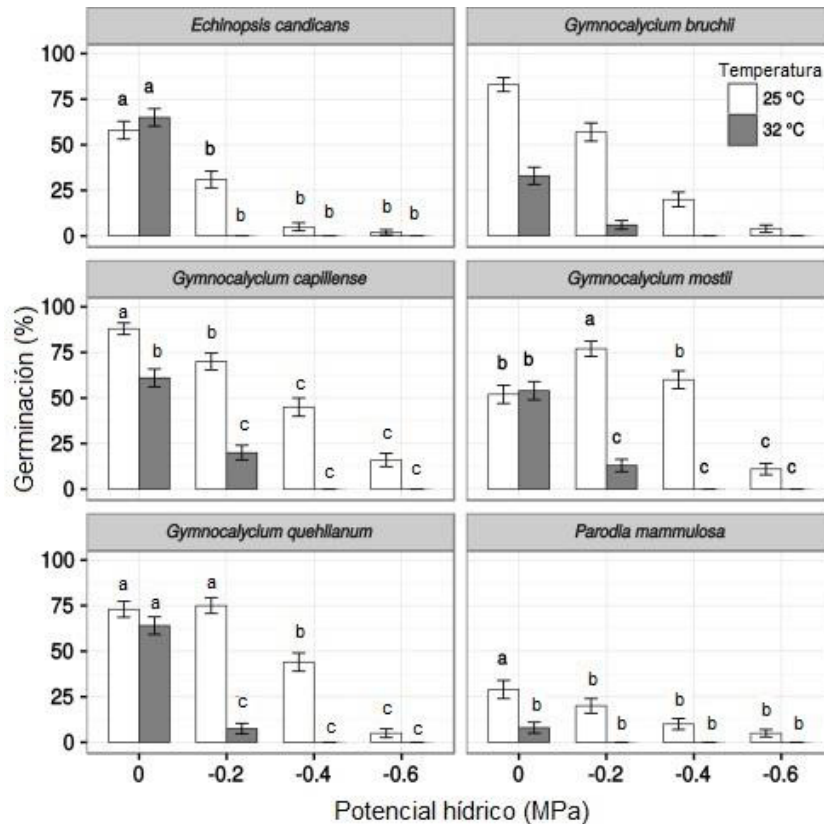
Dado que en muchos tratamientos la germinación fue baja y algunas semillas germinaron pero no se desarrollaron, se obtuvieron datos de sus características de plántulas para sólo tres tratamientos: 25 °C/0 MPa, 25 °C/-0.2 MPa y 32 °C/0 MPa. Para analizar estos resultados se realizaron modelos lineales utilizando la combinación de ambas variables como un factor. Cuando fue necesario, se agregó una función a la varianza para cumplir la suposición de homocedasticidad.

Para explorar las diferencias entre los tratamientos en todos los análisis, se realizó una prueba post-hoc DGC (Di Rienzo *et al.*, 2002) cuando encontramos un efecto significativo de factores o interacciones. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando Infostat v. 2015 (Di Rienzo *et al.*, 2015; <http://www.infostat.com.ar>).

VIII.4 Resultados

Se encontró un efecto significativo de la interacción de la temperatura y el potencial hídrico en el porcentaje de germinación en todas las especies, pero *G. bruchii* ($P < 0,05$, ver Apéndice 1 en material complementario para detalles completos del modelo). En general, el porcentaje de germinación fue más alto en potenciales hídricos más elevados (es decir, 0 MPa, a veces -0.2 MPa) y a 25 °C (a veces también a 32 °C, Fig. 1). No se registró ninguna germinación a -0.4 o -0.6 MPa a 32 °C. No se encontró efecto significativo en la interacción de factores sobre el porcentaje de germinación de *G. bruchii*.

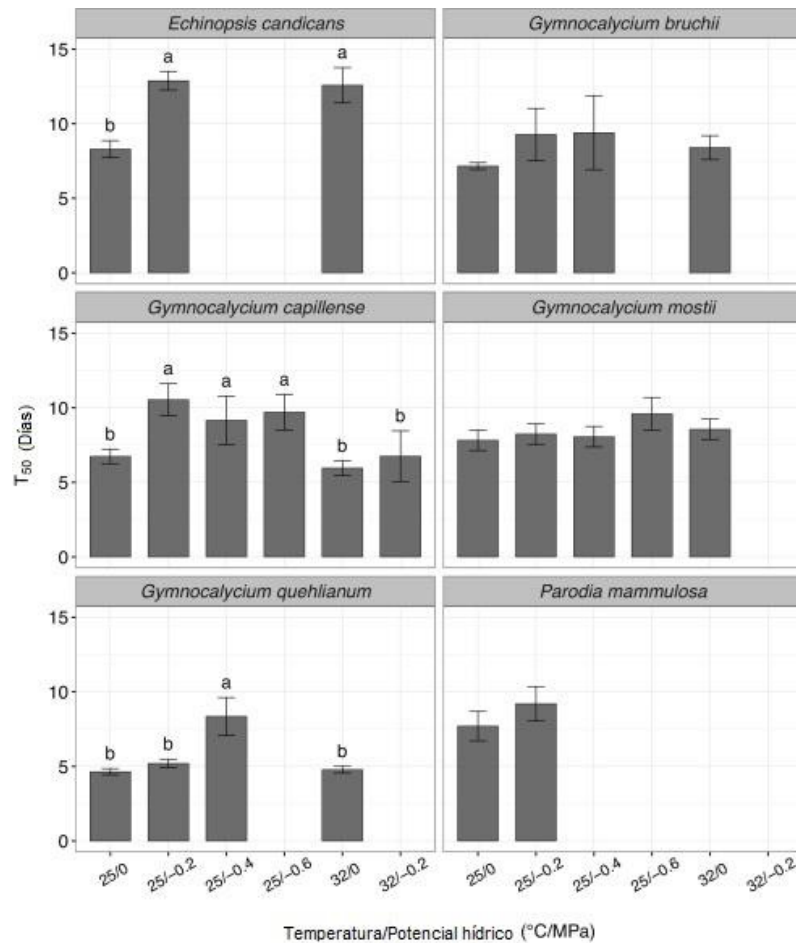
Sin embargo, encontramos un efecto significativo de cada factor principal ($P < 0.0001$). El patrón fue similar para las otras especies: la germinación fue significativamente mayor a 25 °C (0.338 ± 0.037) que a 32 °C ($0,000 \pm 0.009$) y significativamente mayor a 0 MPa ($0.608 \pm 0,041$) que a bajos potenciales hídricos (a -0.2 MPa, 0.225 ± 0.041 , a -0.4 MPa, 0.000 ± 0.015 y a -0.6 MPa, 0.000 ± 0.006).



.Figura 1 Porcentaje de germinación (% y error estándar, $n = 5$) de las especies analizadas: (a) *Echinopsis candicans*, (b) *Gymnocalycium bruchii*, (c) *G. capillense*, (e) *G. quehlianum* y (F) *Parodia mammulosa*, bajo cuatro potencias hídricos (0 control, -0.2, -0.4 y -0.6 MPa) y dos temperaturas (25 y 32 °C). Letras diferentes indican diferencias significativas para el efecto de interacción de factores (prueba post hoc DGC, $p < 0.05$). La interacción no fue significativa para *G. bruchii*; sin embargo, factores principales presentan un efecto significativo sobre esta especie (ver texto principal para resultados detallados).

Los efectos de la interacción temperatura \times potencial hídrico en T_{50} fueron diferentes entre las especies. *G. bruchii*, *G. mostii* y *P. mammulosa* no mostraron un efecto de los tratamientos sobre T_{50} ($p > 0.05$). Para *E.*

candycans, el T_{50} fue bajo a 25 °C/0 MPa (germinación más rápida) y alto a 25 °C/-0.2 MPa y 32 °C/0 MPa (Fig. 2). Para *G. capillense*, el T_{50} fue bajo (es decir, germinación rápida) a 25 °C/0 MPa, 32 °C/0 MPa y 32 °C/-0.2 MPa, y alto (es decir, germinación lenta) en los otros tratamientos (Fig. 2). Finalmente, el T_{50} para *G. quehlianum* fue mayor a 25 °C/-0.4 MPa (germinación más lenta) que en los otros tratamientos (25 °C/0 y -0.2 MPa y 32 °C/0 MPa).



.Figura 2 El tiempo medio de germinación (T_{50} y error estándar) de las especies analizadas: (a) *Echinopsis candicans*, (b) *Gymnocalycium bruchii*, (c) *G. capillense*, (d) *G. mostii*, (e) *G. quehlianum* y (f) *Parodia mammulosa*, bajo cuatro potenciales hídricos (0 control, -0.2, -0.4 y -0.6 MPa) a 25 y 32 °C. T_{50} no se calculó cuando la germinación fue inferior al 20%. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos (prueba post hoc DGC, $p < 0.05$).

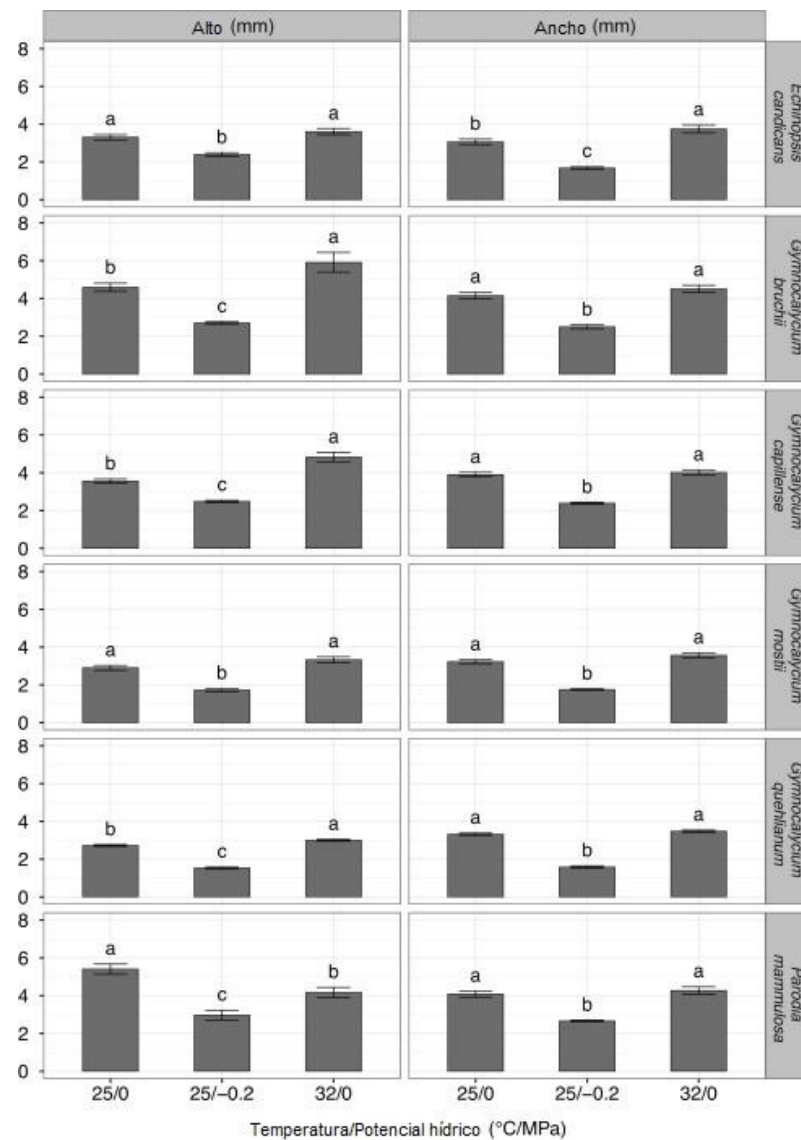
El efecto de la temperatura y el potencial hídrico sobre la altura y el ancho de las plántulas fue estadísticamente significativo para todas las especies ($p < 0.05$, ver Apéndice 2 material complementario). Además, todas las especies mostraron un patrón de respuesta similar (Fig. 3). Los valores de longitud y anchura más bajos en las plántulas de todas las especies se registraron a 25 °C/-0.2 MPa (Fig. 3). En general, las plántulas fueron más altas a 32 °C/0 MPa que a 25 °C/0 MPa (en *G. bruchii*, *G. capillense* y *G. quehlianum*, Fig. 3). Sólo las plántulas de *P. mammulosa* fueron más altas a 25 °C/0 MPa que a 32 °C/0 MPa. El ancho de la plántula fue menor a 25 °C/0 MPa que a 32 °C/0 MPa sólo en *E. candycans*, mientras que no se registraron diferencias entre estos tratamientos para otras especies (Fig. 3).

VIII.5 Discusión.

Para todas las especies, excepto una (*G. mostii*), se obtuvo una máxima germinación en agua destilada (0 MPa), y a bajos potenciales hídricos (principalmente -0.4 y -0.6 MPa) redujeron la germinación. Resultados similares se han encontrado para otras especies de cactus mésicos: *Rhipsalis baccifera* de bosque húmedo de montaña en México (De la Rosa-Manzano y Briones, 2010). Sin embargo, se observaron patrones similares para los cactus de ambientes secos y semiáridos: *Stenocereus queretaroensis* del Centro-Oeste de México (De la Barrera y Nobel, 2003); *Neobuxbaumia tetetzo*, *N. mezcalensis* y *N. macrocephala* del Valle de Tehuacán (Ramírez-Padilla y Valverde, 2005); *Cereus jamacaru* subsp. *Jamacaru* de Brasil (Meiado *et al.*, 2010); *Stenocereus pruinosus* del Valle de Tehuacán (Guillén *et al.*, 2011); *Pilosocereus arrabidae* de Brasil (Martins *et al.*, 2012); y *Stenocereus stellatus* del Valle de Tehuacán, México (Rodríguez-Morales *et al.*, 2013).

El patrón de germinación de *G. mostii* (mayor germinación a -0.2 MPa) fue también un patrón común encontrado en la literatura para cactus de ambientes áridos, por ejemplo para *Neobuxbaumia tetetzo* y *Pachycereus hollianus* (Flores y Briones, 2001), así como *Polaskia chichipe*, *Myrtillocactus*

schenckii, *Escontria chiotilla* y *Polaskia chende* (Guillén *et al.*, 2011), todas estas especies del valle de Tehuacán. Para las últimas especies, la germinación total fue relativamente alta en los tratamientos de 0 a -0.8 MPa, y fue casi el 40% incluso en el tratamiento que probó el menor potencial hídrico (-1.0 MPa).



.Figura 3 Altura y ancho de plántulas (mm y error estándar) de las especies analizadas: (a) *Echinopsis candicans*, (b) *Gymnocalycium bruchii*, (c) *G. capillense*, (d) *G. mostii*, (e) *G. quehlianum* y (f) *Parodia mammulosa*. Estas mediciones se realizaron sólo en tres tratamientos, 25 °C/0 MPa, 25 °C/-0.2 MPa y 32 °C/0 MPa. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos ($p \leq 0,05$).

En general, de acuerdo con los resultados reportados en la literatura, nuestros resultados sugieren que no existe un patrón claro de respuesta de germinación a los bajos potenciales hídricos en especies de cactus procedentes de ambientes áridos o mesícos. La respuesta parece ser específica de una especie e incluso se detectaron diferencias intraespecíficas (Flores y Briones, 2001, Ramírez-Padilla y Valverde, 2005 y Bauk *et al.*, 2017). Estos patrones podrían estar relacionados con las condiciones microambientales de las áreas que habitan las especies o poblaciones (Contreras-Quiroz *et al.*, 2016), así como al origen del taxón (Anderson, 2001 y Charles, 2009). Además, la germinación de especies de cactus, se ve más afectada por los bajos potenciales hídricos que la germinación de algunas especies de otras formas de crecimiento. En una revisión de 243 especies de plantas de diferentes formas de crecimiento y orígenes, Dürr *et al.* (2015) encontraron que muchas especies pueden germinar bien en una gama de potenciales hídricos de -1.0 a -1.5 MPa; a estos valores, la mayoría de las especies de cactus no germinan o presentan una germinación muy limitada. Estos resultados sugieren que la tolerancia a condiciones secas durante la germinación de cactus y su desarrollo temprano, está desacoplada de la alta tolerancia de las plantas adultas.

De acuerdo con investigaciones previas en el área de estudio, encontramos que algunas especies podrían germinar bien a altas temperaturas (Gurvich *et al.*, 2008). Estos resultados son consistentes con otros estudios de cactus, en los que aunque la mejor germinación se produce a aproximadamente 25 °C, muchas especies germinan hasta 40 °C (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000 y De la Barrera y Nobel, 2003). Sin embargo, la combinación de alta temperatura y bajo potencial hídrico, afectó profundamente la germinación; este resultado no está registrado previamente en la literatura (Kaufmann y Ross, 1970). La combinación de ambos factores es similar a la situación en condiciones de campo; en este caso, habría una disminución en el rango de germinación de las especies, lo

que podría alterar la demografía de las especies (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

También encontramos diferentes comportamientos entre las especies. Por ejemplo, *G. mostii* y *G. quehlianum* exhibieron una alta germinación a -0.2 MPa, y fueron menos afectados por la alta temperatura que las otras especies. *E. candidans* presentó alta germinación a 32 °C y a un alto potencial hídrico en comparación con las otras especies, pero se vio fuertemente afectado por los bajos potenciales hídricos. Estos resultados sugieren que diferentes especies de cactus responderían diferencialmente a los cambios ambientales. Las diferencias entre especies podrían estar relacionadas con las variaciones microambientales y el origen del taxón. Por ejemplo, *G. mostii* habita en afloramientos más abiertos y rocosos que las otras especies; por lo tanto, sus semillas probablemente se someten a condiciones más cálidas y más secas (Gurvich *et al.*, 2006). En un estudio reciente, *G. mostii* fue la única especie del área que presentó memoria de hidratación (Contreras-Quiroz *et al.*, 2016). *Gymnocalycium quehlianum* pertenece al subgénero *Trichomosemineum*; las especies de este grupo habitan áreas bajas en el Centro-Oeste de Argentina (regiones biogeográficas Desierto del Monte y Chaco árido), donde las condiciones son mucho más cálidas y más secas que en las áreas montañosas circundantes, donde se encuentran otras especies del género (Charles, 2009). En las montañas de Córdoba esta especie se encuentra entre 400 y 1200 m.s.n.m., siendo más abundante en altitudes más bajas (Pamela Martino, datos no publicados).

A pesar de que todas las especies estudiadas presentaron alguna germinación en bajos potenciales hídricos, el desarrollo de las plántulas se vio afectado negativamente. Treinta días después de la germinación, sólo las plántulas del tratamiento de -0.2 MPa/25 °C estaban vivas. Esto significa que incluso si las especies tuvieran la capacidad de germinar a bajo potencial hídrico, el estrés impuesto a las plántulas afectaría su crecimiento y

supervivencia. Resultados similares fueron encontrados por Kin *et al.* (2015), quienes analizaron el crecimiento de plántulas de *Pterocactus tuberosus* germinado bajo diferentes potenciales hídricos. Estos resultados sugieren que bajo condiciones de campo el establecimiento de plántulas se vería afectado negativamente por estas condiciones estresantes.

VIII.6 Conclusión

Esta investigación agrega nueva información sobre los efectos de combinaciones de altas temperaturas y bajo potencial hídrico en la germinación y crecimiento de plántulas de cactus de Argentina Central. Se encontró que la germinación de cactus de ecosistemas méxicos expuestos a bajos potenciales hídricos, fue similar a la de las especies de los ecosistemas áridos, y que la respuesta fue específica de la especie. También encontramos un efecto muy importante de la combinación de bajos potenciales hídricos y altas temperaturas, lo que afectó negativamente a la germinación de las semillas. El desarrollo de las plántulas fue mucho más negativamente afectado por los tratamientos que la germinación, lo que podría limitar seriamente el establecimiento de las plántulas (Flores *et al.*, 2004 y Pérez-Sánchez *et al.*, 2015). Este resultado es particularmente relevante en relación con el cambio climático esperado en la zona. Las tendencias actuales indican un aumento tanto de las temperaturas como de las precipitaciones en la región (De la Casa y Nasello, 2012). El balance de ambos factores determinaría el establecimiento de especies: si el incremento de temperatura es alto y la precipitación es baja, se espera un fracaso en el establecimiento de las plántulas.

VIII.7 Agradecimientos.

Este trabajo fue apoyado por la beca del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina (CONICET, PIP 11220110100873) y el Comité de Investigación de la Sociedad de Cactus y Suculentas de América. DE Gurvich y G Funes son investigadores en CONICET. Jorgelina Brasca colaboró con la versión en inglés del

manuscrito. Los comentarios de dos revisores anónimos mejoraron grandemente la calidad del artículo.

Apéndice A. Datos complementarios

Los datos complementarios asociados con este artículo se pueden encontrar, en la versión en línea, en <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2016.12.003>.

VIII.8 Referencias.

Anderson, E.F., 2001. The Cactus Family. Timber Press, Portland, Oregon.

Baskin, C., Baskin, J.M., 2001a. A geographical perspective on germination ecology: tropical and subtropical zones. VII. Hot semideserts and deserts. In: Baskin, C., Baskin, J.M. (Eds.), *Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego, pp. 293–329.

Baskin, C., Baskin, J.M., 2001b. Ecological meaningful germination studies. II. Guidelines for laboratory studies on germination ecology. Q. Length of germination test period. In: Baskin, C., Baskin, J.M. (Eds.), *Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*, vol. 19. Academic Press, San Diego.

Baskin, C.C., Baskin, J.M., 2014. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*, 2nd edn. Academic Press, San Diego, CA.

Bauk, K., Sánchez, R., Zeballos, S.R., Las Peñas, M.L., Flores, J., Gurvich, D.E., 2015. Are seed mass and seedling size and shape related to altitude?: Evidence in *Gymnocalycium monvillei* (Cactaceae). *Botany*. 93, 529–533.

Bauk, K., Flores, J., Ferrero, C., Pérez-Sánchez, R., Las Peñas, M.L., Gurvich, D.E., 2017. Germination characteristics of *Gymnocalycium monvillei* (Cactaceae) along its entire altitudinal range. *Botany*. 95, 419–428.

Charles, G., 2009. *Gymnocalycium* in Habitat and Culture. Charles, Bank, Bridge, Stamford, England.

Contreras-Quiroz, M., Pando-Moreno, M., Jurado, E., Flores, J., Bauk, K., Gurvich, D.E., 2016. Is seed hydration memory dependent on climate? Testing this hypothesis with Mexican and Argentinian cacti species. *J. Arid. Environ.* 130, 94–97.

Dürr, C., Dickieb, J.B., Yangc, X.Y., Pritchard, H.B., 2015. Ranges of critical temperature and water potential values for the germination of species worldwide: contribution to a seed trait database. *Agric. For. Meteor.* 200, 222–232.

De Fina, A., 1992. Aptitud agroclimática de la República Argentina. Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria, Buenos Aires.

De Villalobos, A.E., Peláez, D.V., 2001. Influences of temperature and water stress on germination and establishment of *Prosopis caldenia* Burk. *J. Arid Environ.* 49, 321–328.

De la Barrera, E., Nobel, P.S., 2003. Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. *J. Arid. Environ.* 53, 297–306.

De la Casa, A., Nasello, O., 2012. Tendencias parciales de los días de lluvias y la intensidad media anual en la provincia de Córdoba, Argentina. *Meteorológica* 37, 67–77.

De la Rosa-Manzano, E., Briones, O., 2010. Germination response of the epiphytic cactus *Rhipsalis baccifera* (JS Miller) Stearn to different light conditions and water availability. *Int. J. Plant Sci.* 171, 267–274.

Di Rienzo, J.A., Guzmán, A.W., Casanoves, F., 2002. A multiple-comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree. *J. Agric. Biol. Environ. Syst.* 7, 129–142.

Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W., 2015. InfoStat Versión 2015. Grupo InfoStat. FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina <http://www.infostat.com.ar>.

Dubrovsky, J.G., 1996. Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *Am. J. Bot.* 3, 624–632.

Dutra Saraiva, D., Souza, A.F., 2012. Effects of environmental factors and plantation forest on endangered cactus diversity and composition in subtropical South America grasslands. *Perspect. Plant Ecol.* 14, 267–274.

Ellis, R.H., Roberts, E.H., 1978. Towards a rational basis for testing seed quality. In: Hebblethwaite, P.F. (Ed.), *Seed Production*. Butterworth, London, pp. 605–636.

Flores, J., Briones, O., 2001. Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. *J. Arid Environ.* 47, 485–497.

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

Flores, J., González-Salvatierra, C., Jurado, E., 2016. Effect of light on seed germination and seedling shape of succulent species from Mexico. *J. Plant Ecol.* 9, 174–179.

Giorgis, M.A., Astegiano, J., Cingolani, A.M., Gurvich, D.E., 2015. Flowering phenology, fruit set and seed mass-number trade-off of five co-existing *Gymnocalycium* (Cactaceae) species from Córdoba Mountains, Argentina. *J. Torrey Bot. Soc.* 142, 220–230.

Godínez-Álvarez, H., Valverde, T., Ortega-Baes, P., 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Bot. Rev.* 69, 173–201.

Guillén, S., Terrazas, T., De la Barrera, E., Casas, A., 2011. Germination differentiation patterns of wild and domesticated columnar cacti in a gradient of artificial selection intensity. *Genet. Resour. Crop Evol.* 58, 409–423.

Gurvich, D.E., Díaz, S., Falczuk, V., Pérez-Harguindeguy, N., Cabido, M., Thorpe, C., 2002. Foliar resistance to simulated extreme temperature events in contrasting plant functional and chorological types. *Glob. Change Biol.* 8, 1139–1145.

Gurvich, D.E., Demaio, P., Giorgis, M.A., 2006. The diverse globose cacti community of the Argentina's Sierras Chicas: ecology and conservation. *Cactus Succulent J.* 78, 224–230.

Gurvich, D.E., Funes, G., Giorgis, M.A., Demaio, P., 2008. Germination characteristics of four Argentinean endemics *Gymnocalycium* (Cactaceae) species with different flowering phenologies. *Nat. Area J.* 28, 104–108.

Gurvich, D.E., Zeballos, S.R., Demaio, P.H., 2014. Diversity and composition of cactus species along an altitudinal gradient in the Sierras del Norte Mountains (Córdoba, Argentina). *S. Afr. J. Bot.* 93, 142–147.

Hardegree, S.P., Emmerich, W.E., 1994. Seed germination response to polyethylene glycol solution depth. *Seed Sci. Technol.* 22, 1–7.

Jurado, E., Westoby, M., 1992. Germination biology of selected Central Australian plants. *Aust. J. Ecol.* 17, 341–348.

Kaufmann, M.R., Ross, K.J., 1970. Water potential, temperature, and kinetin effects on seed germination in soil and solute systems. *Am. J. Bot.* 57, 413–419.

Kin, A.G., Mazzola, M.B., Cenizo, V.J., 2015. Seed germination and seedling growth of the geophytic *Pterocactus tuberosus* (Cactaceae). *J. Torrey Bot. Soc.* 142, 283–291.

Kottek, M., Grieser, J., Beck Ch Rudolf, B., Rubel, F., 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Met. Zeitschrift* 15, 259–263.

Martins, L.S.T., Pereira, T.S., Carvalho, A.S.D.R., Barros, C.F., De Andrade, A.C.S., 2012. Seed germination of *Pilosocereus arrabidae* (Cactaceae) from a semiarid región of south-east Brazil. *Plant Species Biol.* 27, 191–200.

McCarthy, J.J., Canziani, O.F., Leary, N.A., *et al.*, 2001. *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge.

McGinnies, W.G., 1979. General description of desert areas. In: Goodall, D.W., Peery, R.A., Howes, K.M. (Eds.), *Arid Land Ecosystems: Structure, Functioning and Management*, vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 5–19.

Meiado, M.V., De Albuquerque, L.S.C., Rocha, E.A., Rojas-Aréchiga, M., Leal, I.R., 2010. Seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to environmental factors. *Plant Species Biol.* 25, 120–128.

Nuñez, M.N., 2006. El clima esperado para la Argentina hacia fines del siglo XXI. *Ciencia Hoy* 16, 16–21.

Ooi, M.K.J., Auld, T.D., Denham, A.J., 2009. Climate change and bet-hedging: interactions between increased soil temperatures and seed bank persistence. *Glob. Change Biol.* 15, 2375–2386.

Pérez-Sánchez, R.M., Jurado, E., Chapa-Vargas, L., Flores, J., 2011. Seed germination of Southern Chihuahuan Desert plants in response to elevated temperatures. *J. Arid Environ.* 75, 978–980.

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

Ramírez-Padilla, C.A., Valverde, T., 2005. Germination responses of three congeneric cactus species (*Neobuxbaumia*) with differing degrees of rarity. *J. Arid Environ.* 61, 333–343.

Rodríguez-Morales, J., Guillén, S., Casas, A., 2013. Consecuencias de la domesticación de *Stenocereus stellatus* en el tamaño de las semillas y en la germinación en un gradiente de estrés hídrico. *Bot. Sci.* 91, 485–492.

Rojas-Aréchiga, M., Vázquez-Yanes, C., 2000. Cactus seed germination: a review. *J. Arid Environ.* 44, 85–104.

Simão, E., Takaki, M., Cardoso, V.J.M., 2010. Germination response of *Hylocereus setaceus* (Salm-Dyck ex DC.) Ralf Bauer (Cactaceae) seeds to temperature and reduced water potentials. *Braz. J. Biol.* 70, 135–144.

Sosa Pivatto, M., Funes, G., Ferreras, A.E., Gurvich, D.E., 2014. Seed mass, germination and seedling traits for some central Argentinian cacti. *Seed Sci. Res.* 24, 71–77.

Tobe, K., Zhang, L., Qiu, G.Y., Shimizu, H., Omasa, K., 2001. Characteristics of seed germination in five non-halophytic Chinese desert shrub species. *J. Arid Environ.* 47, 191–201.

Villela, F.A., Doni Filho, L., Sequeira, E.L., 1991. Tabela de potencial osmótico em função da concentração de polietileno glicol 6.000 e da temperatura. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 26, 1957–1968.

Whitford, W.G., 2002. *Ecology of Desert Systems*. Academic Press, San Diego.

Zeng, Y.J., Wang, Y.R., Zhang, J.M., 2010. Is reduced seed germination due to water limitation a special survival strategy used by xerophytes in arid dunes? J. Arid Environ. 74, 508–511.

VIII.9 Material complementario

VIII.9.1 Apéndice 1

Apéndice 1. Modelo lineal generalizado que evalúa el efecto de la temperatura, el potencial hídrico y su interacción (Temperatura × Potencial hídrico) sobre el porcentaje de germinación de cada una de las seis especies estudiadas. (df) grados de libertad; (Resid. df) grados de libertad residual; (Resid. Dev) desviación residual. Valor-p de la prueba χ^2 utilizada para evaluar la significancia de las variables explicativas. En negrita, valores-p utilizados para interpretar los resultados.

Especies	Variable de respuesta		Porcentaje de germinación			
	Variables explicativas	df	Desviación	Resid. df	Resid. Dev	Valor-p
<i>Echinopsis candican</i>	Temperatura	1	7.511	38	370.702	0.0061
	Potencial hídrico	3	299.725	35	70.977	<0.0001
	Temperatura x Potencial hídrico	3	47.494	32	23.483	<0.0001
<i>Gymnocalycium bruchii</i>	Temperatura	1	109.137	38	299.390	<0.0001
	Potencial hídrico	3	257.773	35	41.617	<0.0001
	Temperatura x Potencial hídrico	3	5.619	32	35.998	0.1317
<i>Gymnocalycium capillense</i>	Temperatura	1	104.520	38	331.037	<0.0001
	Potencial hídrico	3	278.009	35	53.028	<0.0001
	Temperatura x Potencial hídrico	3	21.023	32	32.005	0.0001
<i>Gymnocalycium mostii</i>	Temperatura	1	102.846	38	294.996	<0.0001
	Potencial hídrico	3	156.754	35	138.242	<0.0001
	Temperatura x Potencial hídrico	3	93.788	32	44.454	<0.0001
<i>Gymnocalycium quehlianum</i>	Temperatura	1	94.640	36	366.345	<0.0001
	Potencial hídrico	3	260.819	33	105.526	<0.0001

Apéndice 1. Modelo lineal generalizado que evalúa el efecto de la temperatura, el potencial hídrico y su interacción (Temperatura × Potencial hídrico) sobre el porcentaje de germinación de cada una de las seis especies estudiadas. (df) grados de libertad; (Resid. df) grados de libertad residual; (Resid. Dev) desviación residual. Valor-p de la prueba χ^2 utilizada para evaluar la significancia de las variables explicativas. En negrita, valores-p utilizados para interpretar los resultados.

Especies	Variable de respuesta		Porcentaje de germinación			
	Variables explicativas	df	Desviación	Resid. df	Resid. Dev	Valor-p
<i>Parodia mammulosa</i>	Temperatura x Potencial hídrico	3	57.287	30	48.239	<0.0001
	Temperatura	1	53.890	38	69.920	<0.0001
	Potencial hídrico	3	38.740	35	31.180	<0.0001
	Temperatura x Potencial hídrico	3	10.440	32	20.740	0.0152

VIII.9.2 Apéndice 2

Apéndice 2. Valor de F y p de modelos lineales que evalúan el efecto de los tratamientos consistentes en combinaciones de temperatura y potencial hídrico (diferentes niveles para cada especie, ver texto) sobre el tiempo medio de germinación (T_{50}) y altura y ancho de la plántula. En negrita, significativos p-valores utilizados para interpretar los resultados.

Especies	T_{50}		Altura		Ancho	
	F	Valor-p	F	Valor-p	F	Valor-p
<i>Echinopsis candicans</i>	16.1419	0.0005	30.91	<0.0001	75	<0.0001
<i>Gymnocalycium bruchii</i>	1.429	0.2763	52.6296	<0.0001	60.91	<0.0001
<i>Gymnocalycium capillense</i>	4.502	0.0078	71.78	<0.0001	110.44	<0.0001
<i>Gymnocalycium mostii</i>	0.547	0.7036	63.3191	<0.0001	169.2076	<0.0001
<i>Gymnocalycium quehlianum</i>	3.416	0.0449	215.17	<0.0001	264.93	<0.0001
<i>Parodia mammulosa</i>	0.981	0.3674	20.9842	<0.0001	65.8332	<0.0001

IX. Anexo A.

**Growth and ecophysiology of succulent seedlings under the protection
of nurse plants in the Southern Chihuahuan Desert.**

ECOSPHERE

March 2015

Volume 6(3)

Article 36

REYES M. PÉREZ-SÁNCHEZ,¹ JOEL FLORES,² ENRIQUE JURADO,¹ AND
CLAUDIA GONZÁLEZ-SALVATIERRA²

¹Facultad de Ciencias Forestales–UANL, A.P. 41, Carretera Nacional No. 85,
Km 145, Linares, N.L., C.P. 67700 México

²Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, División de
Ciencias Ambientales, Camino a la Presa San José No. 2055, Colonia
Lomas 4a. Sección, San Luis Potosí, S.L.P., C.P. 78216 México

Citation: Pérez-Sánchez, R. M., J. Flores, E. Jurado, and C. González-
Salvatierra. 2015. Growth and ecophysiology of succulent seedlings under
the protection of nurse plants in the Southern Chihuahuan Desert. *Ecosphere*
6(3):36. <http://dx.doi.org/10.1890/ES14-00408.1>

Received 24 October 2014; revised 23 November 2014; accepted 8
December 2014; final version received 13 January 2015; published 23 March
2015. Corresponding Editor: D. P. C. Peters.

Copyright: _ 2015 Pérez-Sánchez *et al.* This is an open-access article
distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License,
which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium,
provided the original author and source are credited.
<http://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>

E-mail: joel@ipicyt.edu.mx

Abstract. In arid zones, light and water are two important factors that limit seedling development. The shade provided by nurse plants can reduce overheating, excessive transpiration, and photoinhibition in protégé seedlings. The difference that a nurse plant microenvironment may provide on the physiological performance of succulent desert seedlings could be tested by measuring plant growth and photosynthesis. Specifically, in this study we measured the variables related to chlorophyll fluorescence: Quantum yield of photosystem II photochemistry (Φ_{PSII}) and electron transport rate (ETR), as well as relative growth rate (RGR) and its components (net assimilation rate, NAR, and leaf area rate, LAR), root to shoot (R/S) ratio, and relative water content (RWC) for seedlings transplanted under nurse plants and seedlings transplanted under direct sunlight. We tested whether Φ_{PSII} , ETR, LAR, R/S ratio, and RWC, were lower, and RGR and NAR were higher for seedlings of seven succulent species common to the Southern Chihuahuan Desert (*Agave lechuguilla*, *A. salmiana*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus histrix*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocactus coptonogonus* and *Yucca filifera*) grown under direct sunlight than for those grown under nurse Mesquite trees. Although species responded differently to treatments, in general we found that seedlings grown under nurse plants had higher Φ_{PSII} and lower ETR than those grown under direct sunlight. RWC, R/S ratio, and RGR and its components varied in response to microenvironments for some species but not consistently. The ecophysiology variables tested here were more clearly affected by solar radiation than the morphology variables. These results are the first field study including the ecophysiological and morphological mechanisms of seedlings of succulent species under nurse plants.

Resumen. En las zonas áridas, la luz y el agua son dos factores importantes que limitan el desarrollo de las plántulas. La sombra proporcionada por las plantas nodrizas puede reducir el sobrecalentamiento, la transpiración excesiva y la fotoinhibición en plántulas protegidas. La diferencia que un microambiente de una planta nodriza puede proporcionar en el

funcionamiento fisiológico de plántulas de suculentas deserticas podría ser probada midiendo el crecimiento y la fotosíntesis de la planta. Específicamente, en este estudio se midieron las variables relacionadas con la fluorescencia de la clorofila: Rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}) y tasa de transporte de electrones (ETR), así como tasa relativo de crecimiento (RGR) y sus componentes (tasa de asimilación neta, NAR, y proporción de área foliar o fotosintética, LAR), proporción raíz/vástago (R/S) y contenido relativo de agua (RWC) para plántulas trasplantadas bajo plantas nodrizas y plántulas trasplantadas bajo la luz solar directa. Hemos probado que Φ_{PSII} , ETR, LAR, proporción R/S y RWC, fueron más bajos, y RGR y NAR fueron más altos para plántulas de siete especies suculentas comunes al Sur del Desierto Chihuahuense (*Agave lechuguilla*, *A. salmiana*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus histrix*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocactus coptonogonus* y *Yucca filifera*) creciendo bajo la luz directa del sol, en comparación con las transplantedas bajo árboles nodriza de mezquite. Aunque las especies respondieron de manera diferente a los tratamientos, en general se encontró que las plántulas creciendo bajo plantas nodrizas tenían alto Φ_{PSII} y baja ETR que las que crecían bajo la luz solar directa. RWC, proporción R/S y RGR y sus componentes variaron en respuesta a los microambientes para algunas especies, pero no de manera consistente. Las variables ecofisiológicas aquí evaluadas fueron más claramente afectadas por la radiación solar que las variables morfológicas. Estos resultados son el primer estudio de campo que incluyen los mecanismos ecofisiológicos y morfológicos de plántulas de especies suculentas bajo plantas nodriza.

Key words: Asparagaceae; Cactaceae, Mimosaceae; nurse-protégé; seedling ecophysiology; seedling growth; Southern Chihuahuan Desert.

INTRODUCTION.

Early stages of plant growth are crucial in plant population dynamics, as seedlings are not as tolerant as seeds or as sturdy as mature plants (Kitajima

and Fenner 2000). During this vulnerable stage young plants should grow as fast as possible; establish roots for rapid water uptake; compete for light, nutrients and space with other plants; and develop chemical and mechanical defenses for protection against herbivores (Kitajima and Fenner 2000, Fenner and Thompson 2005).

In arid and semiarid zones light and water are two of the most important physical factors that limit seedling development (Flores and Jurado 2003). Shade in places with abundant vegetation can induce stress by limiting photosynthesis and arrest seedling development (Kitajima and Fenner 2000), but it can also be beneficial by reducing overheating, excessive transpiration, and photoinhibition that seedlings growing in open areas may experience (Valladares and Pearcy 1997, Flores and Jurado 2003, Valladares 2004, Yang *et al.* 2009).

Photoinhibition is defined as any downregulation of the photosynthetic apparatus in response to excess light when more sugar is produced in leaves than can be utilized by the rest of the plant and/ or more light energy is harvested than can be utilized by the chloroplasts for the fixation of carbon dioxide into sugars (Adams *et al.* 2013). Stress caused by drought or extreme temperatures increases the risk and severity of photoinhibition in arid environments (Cornic 1994, Flexas and Medrano 2002, Valladares 2004).

Most studies done on desert seedling establishment have focused on evaluating survival (Turner *et al.* 1966, Ibáñez and Schupp 2001, Flores *et al.* 2004, Munguía-Rosas and Sosa 2008, García-Chávez *et al.* 2014); little research has been conducted on the mechanisms related to desert seedling growth and light and water stress, and most has been done in greenhouse conditions (Martínez-Berdeja and Valverde 2008, Miquelajáuregui and Valverde 2010, Delgado-Sánchez *et al.* 2013, Romo-Campos *et al.* 2013).

Allometry is very often used to test hypotheses regarding facilitation under nurse plants (Martínez-Berdeja and Valverde 2008, Miquelajáuregui and

Valverde 2010). Often, if no differences in morphology or mass are found, it is assumed that other variables such as grazing or trampling affect seedling growth (Flores *et al.* 2004).

Here we argue that, at least for succulent protégé species, physiology is often overlooked (Romo-Campos *et al.* 2013). However, it is possible that seedlings are responding to elevated radiation in ways different to morphology. For instance, physiological changes can occur at least in the early stages, without detectable growth changes (Delgado-Sánchez *et al.* 2013).

Some studies have shown higher survival but similar or lower relative growth rate for seedlings grown under shade, than for those grown under direct sunlight (Martínez-Berdeja and Valverde 2008, Romo-Campos *et al.* 2013). This has been interpreted as a result of a lower photosynthesis rate for shaded seedlings (Franco and Nobel 1989, Martínez-Berdeja and Valverde 2008, Romo-Campos *et al.* 2013). In a greenhouse study, Romo-Campos *et al.* (2013) found higher net assimilation rate (NAR), the physiological component of RGR, and lower leaf (or photosynthetic) area ratio (LAR), the morphological component of RGR, for cactus seedlings (*Opuntia jaliscana* and *O. streptacantha*) located in high solar radiation than for those in the shade. NAR is a physiological component because it is a measure of whole-plant daily net photosynthetic rate weighted by the rate of change in plant carbon content (Delgado-Sánchez *et al.* 2013). Because solar radiation affects temperature and temperature affects moisture, higher survival of seedlings under nurse plants could result from higher soil moisture and not from reduced light.

It is possible that the microenvironment under nurse plants improves the physiological performance of succulent desert seedlings, which could be tested by measuring chlorophyll fluorescence on the leaves or photosynthetic structures (Maxwell and Johnson 2000). If the microenvironment under nurse plants reduces stress, seedlings beneath them would show higher effective

quantum yield of photosystem II (Φ_{PSII}) values than seedlings of the same species at higher solar radiation.

Because electron transport rate (ETR) is related to the flow of electrons through PSII to PSI eventually to form NADPH₂ which is used to fix CO₂, lower ETR values indicate reduced photosynthetic performance in plants (Ritchie and Bunthawin 2010a, b, Aragón-Gastélum *et al.* 2014). Hence, if environmental conditions of open spaces negatively affect the performance of seedlings, those located under nurse plants should display higher electron transport rate (ETR) values.

Specifically, in this study we determined the variables related to chlorophyll fluorescence: Φ_{PSII} and ETR, as well as the RGR and their components (NAR and LAR) for seedlings under nurse plants and for those under direct sunlight. We tested whether Φ_{PSII} , ETR, LAR, root to shoot (R/S) ratio, and relative water content (RWC), were lower, and RGR and NAR were higher for seedlings grown under direct sunlight than for those grown under nurse plants. We used seven species, including both cacti and rosette succulents.

METHODS.

Study site

A field experiment was carried out in San Juanico Chico in the municipality of San Luis Potosí, S.L.P., México, at 1870 m above sea level (22°14'07.5" N, 100°59'48.3" W). Vegetation includes microphyllous, rosetophyllous and crassicaule desert scrub, the area has a mean annual rainfall from 300 to 450 mm and mean temperatures from 18°C to 25°C (INEGI 2002).

Studied species

We studied seven species in two families; four belong to Cactaceae (*Echinocactus platyacanthus* Link & Otto, *Ferocactus histrix* (DC) G.E.Linds., *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console. and *Stenocactus coptonogonus* (Lem.) A.Berger ex A.W.Hill.) and three to Asparagaceae (*Agave lechuguilla* Torrey, *Agave salmiana* Otto ex Salm-Dick and *Yucca*

filifera Chabaud). These species are common in the area and are used by people for their fiber and fruit and/or in ornamental uses (Pérez-Sánchez *et al.* 2011). The nurse plant selected was mesquite (*Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst.; Mimosaceae).

Seed collection

Seeds of the studied species were collected in the Southern Chihuahuan Desert in San Luis Potosí, México. We collected mature fruits from at least 10 individuals for each species. Seeds were mixed and stored in paper-bags at room temperature.

Seedling growth

Species were set to germinate in such a way as to have sufficient seeds germinated within the same 24 h period and limit variation in seedling growth due to germination speed (Jurado and Westoby 1992, Flores and Jurado 1998). Prior assays were carried out to determine germination rate (Pérez-Sánchez *et al.* 2011).

Germination and seedling transplant were carried out in the greenhouse at the Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica (IPICYT). Seeds were set to germinate in trays using peat moss as substrate; trays were watered every day until seedling emergence. Seedlings were transplanted individually into biodegradable cups (295 ml) using field soil as substrate with weekly irrigation. Age of transplanted seedlings was between four and five weeks.

Experimental design

Permanent plots were set at the start of the 2012 rainy season (September), when germination and seedling establishment are more likely to occur. *Prosopis laevigata* (mesquite) trees were used as nurse plants, as they are common nurse trees in the Chihuahuan Desert (Muro-Pérez *et al.* 2012). Trees from 2.5 to 3 m height and a canopy of 2–2.5 m in diameter were selected.

For each one of the seven studied species, five replicates were made for two conditions: (1) under direct sunlight (open spaces) and (2) under the shade of a mesquite tree. A total of 41 seedlings were used for each replicate in each treatment (30 were used for morphological destructive measurements using five replicates in each one of six dates, five for chlorophyll fluorescence evaluations and six to allow for incidental losses). Only three species fitted under each mesquite, so a total of 12 trees were used for the experiment.

Environmental variables.—Under direct sunlight and under nurse plants (six replications per microenvironment), soil surface temperature and moisture as well as photosynthetic flux density (PFD) were recorded 7, 21, 35, 49, 77 and 105 d after planting. Soil temperature was measured with a high distance spot infrared thermometer (ST670, Sentry) and soil moisture (at 1 cm depth) with a hygrometer (Hydrosense, Campbell Scientific Australia). PFD was recorded by the sensor in the leaf clip of the portable pulse amplitude modulation fluorometer (Mini-PAM; H. Walz, Effeltrich, Germany).

Physiological variables.—Non-destructive measurements of ecophysiological variables were done (i.e., variables related to chlorophyll fluorescence): Quantum yield of photosystem II photochemistry (Φ_{PSII}) and electron transport rate (ETR), using the portable pulse amplitude modulation fluorometer. The rounds of chlorophyll fluorescence measurements were conducted at noon (between 12:00 and 14:00 h), when plants faced the maximum daily temperature, at days 7, 21, 35, 49, 77 and 105 after planting. We estimated the effective quantum yield of photosystem II (Φ_{PSII}). This variable was computed as $\Phi_{PSII} = (F'_m - F_t)/F'_m$, where F_t is the chlorophyll fluorescence emitted by plants under steady-state illumination (i.e., light conditions in the field) and F'_m is the maximum fluorescence emitted by chlorophyll when a saturating pulse of actinic light is superimposed to environmental levels of light (Genty *et al.* 1989).

We also calculated the electron transport rate (ETR) across the electron chain of chloroplasts. This variable was then estimated as $ETR = \Phi_{PSII} \times PFD \times 0.84 \times 0.5$, where PFD is the photosynthetic photon flux density recorded by the sensor in the leaf clip of the fluorometer; 0.84 is the estimated mean proportion of incident light absorbed by the photosystems (Ehleringer 1981) and 0.5 is the required reflection factor for photosystems I and II to absorb photons (Roberts *et al.* 1996). ETR represents a measure of the capacity for photosynthetic activity and can be used to compare plant species or treatments in an experimental setting (Stemke and Santiago 2011).

Morphology variables.—Seedling growth was analyzed, determining relative growth rate (RGR) and its components “leaf area ratio” (LAR) and “net assimilation rate” (NAR). LAR = total leaf or photosynthetic area/total biomass, TLA/TB , cm^2/g ; NAR represents an increase in plant total weight per leaf or photosynthetic area unit and time unit ($NAR = (TB_2 - TB_1)/(T_2 - T_1) \times 2/(TLA_1 + TLA_2)$; $mg/day/cm^2$). Although NAR is a physiological component, we included it as a morphological variable because it is estimated using weight and area. Relative growth rate (RGR) can be expressed as: $RGR = (TB_2 - TB_1)/(T_2 - T_1) \times 2/(TB_1 + TB_2)$, expressed in $mg/day/g$. T_1 and T_2 are the initial and final time of two extractions. RGR is also equivalent to the product: $LAR \times NAR$ (Cardillo and Bernal 2006).

We also evaluated resource allocation (root to shoot ratio; R/S) and relative water content (RWC). RWC is expressed as $(fresh\ mass - dry\ mass) / (saturation\ mass - dry\ mass) \times 100$ (Reigosa-Roger 2001). All these variables were measured in the Ecology Lab of the Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica (IPICYT). Seedlings were harvested to coincide with photosynthesis efficiency measurements. Harvested samples were dried at 70°C for 3 days prior to weighing.

Seedlings were transplanted at the end of summer and most harvests (7, 21, 35, 49 and 77 d) were done in autumn, except for the last one at 105 d that was done in winter. Harvest samples were weighed immediately after

collection and then placed in water for 24 h to be weighed again in order to obtain turgent weight. Dry weight was determined after 3 d in a stove at 70°C. Shoot and root of each seedling were dissected and weighed separately.

Statistical analyses

Two-way ANOVAs were carried out for environmental variables (soil temperature, soil moisture, and photosynthetic photon flux), with microenvironment (under nurse plant and under direct sunlight) and time as factors. Factorial ANOVAs were carried out for root/shoot ratio (R/S), relative growth rate (RGR), leaf area ratio (LAR), net assimilation rate (NAR) and relative water content (RWC) having microenvironment and time as factors. There were two microenvironment levels (under nurse plant and under direct sunlight) and six levels for time since planting (7, 21, 35, 49, 77 and 10 d). For physiological variables, quantum yield of photosystem II photochemistry (Φ_{PSII}) and electron transport rate (ETR), time to harvest and microenvironment were also factors, but the ANOVAs used were for repeated measurements. Species were analyzed separately. Tukey tests were used to detect different means. Analyses were carried out using STATISTICA (8) with $\alpha = 0.05$. Data were transformed, if required to comply with the assumption of normal distribution (Sokal and Rohlf 1995).

RESULTS

Environmental variables

Soil temperature was affected by the time factor ($F = 65$, $P < 0.001$), with lower soil temperature at days 77 ($26.55^\circ \pm 0.98^\circ\text{C}$), and 105 ($24.84^\circ \pm 0.68^\circ\text{C}$), while the highest soil temperature was recorded at day 21 ($37.19^\circ \pm 2.21^\circ\text{C}$). Soil temperature was also affected by microenvironment ($F = 1023$, $P < 0.001$), having higher values under direct sunlight ($37.42^\circ \pm 1.07^\circ\text{C}$) than under mesquite trees ($24.62^\circ \pm 0.56^\circ\text{C}$). The interaction of microenvironment \times time was also significant ($F = 48$, $P < 0.001$), showing higher soil

temperatures in open sites during the warmer days, and relatively constant lower temperatures under nurse plants (Fig. 1A).

Soil moisture was affected by the time factor ($F = 47.43$, $P < 0.001$), with the highest humidity at day 105, and the lowest at day 1, the rest of the days presented an intermediate moisture (Fig. 1B). The microenvironment factor and the interaction of microenvironment \times time were not significant.

Photon flux density (PFD) was affected by the time factor ($F = 40$, $P < 0.001$), being of greater intensity at days 1, 7, 21 and 35 (735.47 ± 55.43 , 735.47 ± 55.43 , 694.34 ± 51.98 and $751.49 \pm 57.25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectively), not coinciding with the highest PFD recorded at day 105 ($381.59 \pm 17.04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). The PFD was also affected by the microenvironment factor ($F = 1238$, $P <$

0.001), showing higher light intensity in areas under direct sunlight ($926.75 \pm 21.21 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) than under nurse plants ($306.34 \pm 11.45 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). The microenvironment \times time interaction was significant ($F = 32$, $P < 0.001$), showing higher PFD in open sites during the warmer days, and constantly low PFD values under nurse plants (Fig. 1C).

These results are in agreement with seasonal variation, since the beginning of the experiment (26 September 2012) started in the late summer and early autumn, when rainfall was low and light intensity was high, the experiments ended in winter (9 January 2013) when some light rains occurred and light intensity was lower.

Physiology variables

Quantum yield of photosystem II photochemistry (Φ_{PSII}).—In general, Φ_{PSII} of seedlings from all species was greater under nurse plants (Appendix: Table A1). Time factor had an effect on Φ_{PSII} of *Agave lechuguilla*, *Yucca filifera*, *Ferocactus histrix* and *Stenocactus coptonogonus* (Appendix: Table A1). The microenvironment \times time interaction was significant for seedlings of *Y. filifera* ($F = 5.09$, $P = 0.001$) in that Φ_{PSII} values were lower under direct

sunlight for days 21, 35, 49 and 77 (Fig. 2A). This interaction was also significant for *M. geometrizans* ($F = 3.36, P = 0.013$) in that Φ_{PSII} values were lower under direct sunlight but statistical differences were only found for day 21 (Fig. 2B).

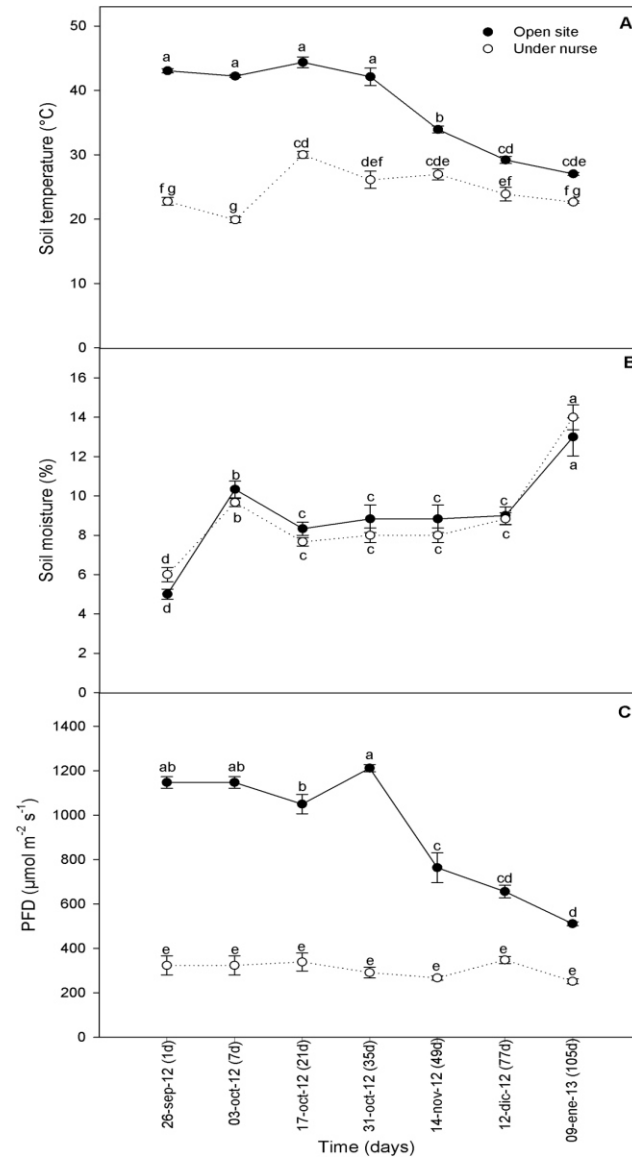


Fig. 1. Environmental variables (mean \pm SE) at different harvest times: (A) soil temperature, (B) soil moisture, and (C) light (PFD, photosynthetic flux density). Data collected from 12:00 to 14:00 h.

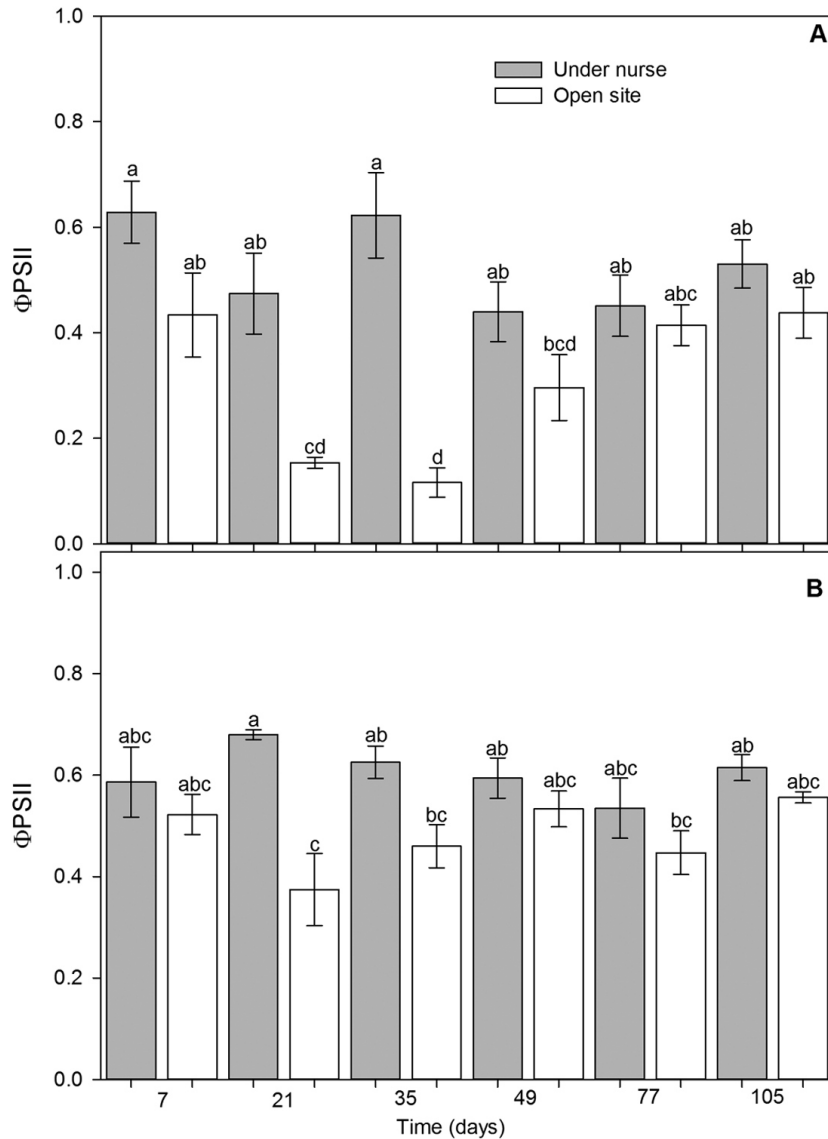


Fig. 2. Effect of microenvironment \times time interaction on quantum yield of photosystem II photochemistry (Φ_{PSII}) (mean \pm SE) for (A) *Yucca filifera* and (B) *Myrtillocactus geometrizans*. Different letters indicate statistical differences ($P < 0.05$).

Electron transport rate (ETR).—ETR differed between microenvironments across species (Appendix: Table A2), and was always greater for seedlings grown under direct sunlight. Time factor had an effect on all species (Appendix: Table A2), while the time \times microenvironment interaction was significant only for *Y. filifera* ($F = 21.24$, $P < 0.001$) and *M. geometrizans* ($F = 3.53$, $P = 0.01$); *Yucca filifera* seedlings showed a lower ETR under the shade of nurse trees at day 7 (Fig. 3A); while *M. geometrizans* seedlings had

a lower ETR under the shade of nurse trees at days 7, 35 and 49; at the other days it was a tendency to same pattern (Fig. 3B).

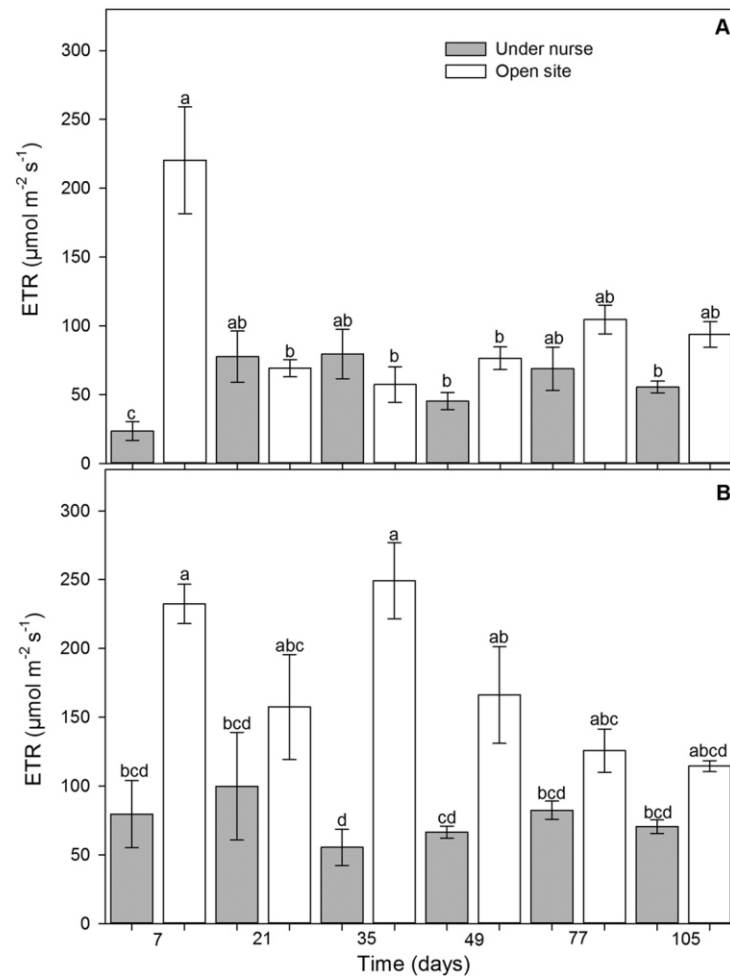


Fig. 3. Effect of microenvironment \times time interaction on electronic transport rate (ETR) (mean \pm SE) for (A) *Yucca filifera* and (B) *Myrtillocactus geometrizans*. Different letters indicate statistical differences ($P < 0.05$).

Morphology variables. Relative growth rate (RGR).—Microenvironment affected RGR of three species: *Yucca filifera* ($F = 6.298$, $P = 0.016$), *Agave salmiana* ($F = 7.142$, $P = 0.01$) and *Mirtillocactus geometrizans* ($F = 4.894$, $P = 0.03$). Seedlings of *Y. filifera* and *M. geometrizans* had higher RGR under nurse plants contrary to seedlings of *Agave salmiana* that had higher RGR values under direct sunlight. RGR for *Agave lechuguilla* seedlings differed in time ($F = 5.614$, $P < 0.001$; Appendix: Tables A3 and A4).

The microenvironment \times time interaction was significant for *Agave salmiana* ($F = 3.421$, $P = 0.01$) and *Yucca filifera* ($F = 2.868$, $P = 0.02$; Appendix: Tables A3 and A4). At day 7, shaded seedlings of *Y. filifera* showed higher RGR than those grown under direct sunlight (Fig. 4A). *A. salmiana* seedlings grown under the sun showed higher RGR at day 7 than those grown under nurse trees at 7, 21, 77 and 105 d (Fig. 4B).

Net assimilation rate (NAR).—For seedlings of *Yucca filifera*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus histrix*, *Myrtillocactus geometrizans* and *Stenocactus coptonogonus*, NAR was not affected by time, microenvironment or their interaction (Appendix: Table A5). For seedlings of *A. lechuguilla* ($F = 3.524$, $P = 0.009$) and *A. salmiana* ($F = 40.93$, $P < 0.001$) NAR differed in time.

Leaf area rate (LAR).—Under nurse plants LAR of seedlings of two species differed, *Echinocactus platyacanthus* ($F = 4.295$, $P = 0.044$) and *Stenocactus coptonogonus* ($F = 15.51$, $P < 0.001$), with lower LAR under nurse trees (0.147 ± 0.009 for *E. platyacanthus*; and 0.114 ± 0.004 for *S. coptonogonus*) than under direct sunlight (0.173 ± 0.012 for *E. platyacanthus* and 0.149 ± 0.009 for *S. coptonogonus*). LAR differed in time across species but was not affected by the time \times light interaction (Appendix: Table A6).

Root/shoot ratio (R/S).—In general time to harvest and microenvironment showed no effect on R/S for any of the studied species (Appendix: Table A7). R/S of *Myrtillocactus geometrizans* seedlings was affected by time ($F = 7.386$, $P < 0.001$) and by the microenvironment \times time interaction ($F = 2.64$, $P < 0.035$; Appendix: Table A7), in that R/S was higher at 35 d under the shade and lower at 77 d under the shade. However, seedlings of *M. geometrizans* always had heavier shoots than roots.

Relative water content (RWC).—RWC of *Stenocactus coptonogonus* seedlings differed according to microenvironment ($F = 20.13$, $P < 0.001$; Appendix: Table A8). RWC was higher for seedlings grown under direct sunlight (62.68 ± 1.35) than for those grown in the shade of nurse trees

(55.55 ± 1.56). Time had a significant effect on RWC of seedlings across species (Appendix: Table A8). The time \times microenvironment interaction was significant for the RWC of *Agave salmiana* seedlings ($F = 3.0$, $P = 0.020$), in that RWC was higher for nursed seedlings on days 7 and 105 (85.33 ± 1.38 and 88.59 ± 0.81) than for seedlings grown under direct sunlight on day 7 (85.57 ± 0.92).

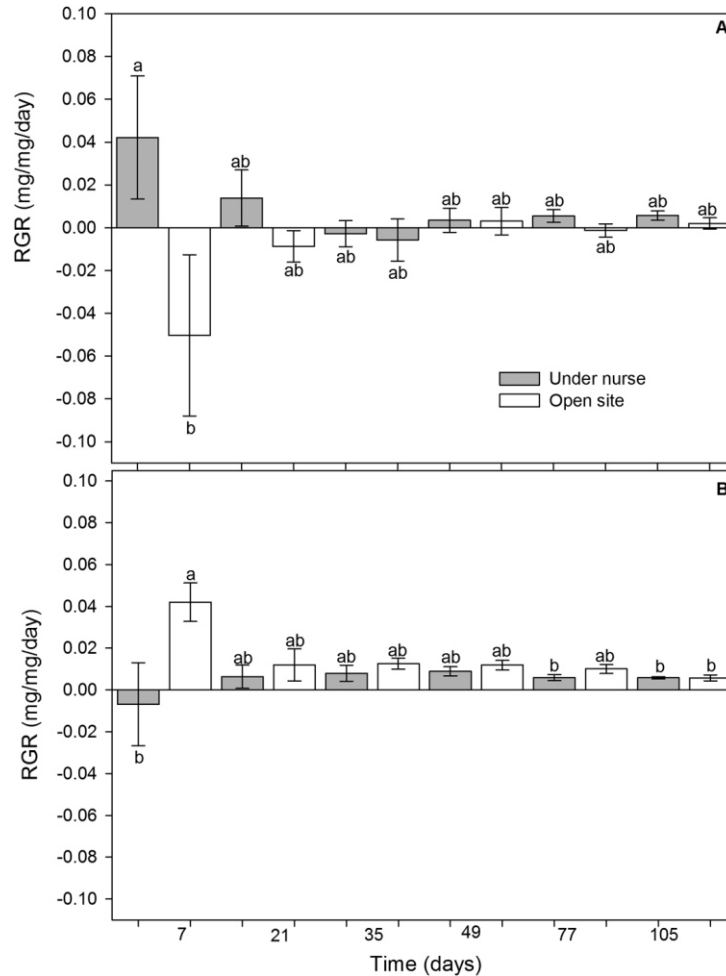


Fig. 4. Effect of microenvironment \times time interaction on relative growth rate (RGR) (mean \pm SE) for (A) *Yucca filifera* and (B) *Agave salmiana*. Different letters indicate statistical differences ($P < 0.05$).

DISCUSSION.

Lower Φ_{PSII} , ETR, LAR, R/S ratio, and RWC, but higher RGR and NAR, were expected for seedlings grown under direct sunlight than for those grown under nurse plants. This hypothesis was partially fulfilled, in that Φ_{PSII} of

seedlings from all species was greater under nurse plants than in open spaces, which means that seedlings in open spaces had higher stress. The Φ_{PSII} has become an important tool for determining the level of stress on plant photosynthetic processes (Maxwell and Johnson 2000).

This is the first field experiment evaluating variables of chlorophyll fluorescence for succulent species as mechanisms of nurse effect, so there are no other field results to compare, however our expectations were generally met. Yang *et al.* (2010) evaluated chlorophyll fluorescence parameters for seedlings of the non-succulents *Schima superba*, *Michelia macclurei*, and *Castanopsis fissa* from South China, under a nurse plant (*Rhodomyrtus tomentosa*) and in open sites. Authors found that *M. macclurei* had higher maximum photochemical efficiency of Φ_{PSII} (Fv/Fm) for seedlings under *R. tomentosa*, whereas Fv/Fm was lower at open spaces, which indicates that nurse plant efficiently helps the photosynthetic complex to adequately function. Similar results were found by Rodríguez-Calcerrada *et al.* (2008) for *Quercus petraea* and *Q. pirenaica*, also non-succulent plants. Liu *et al.* (2014) also studied the beneficial effects of a native shrub (*Rhodomyrtus tomentosa*) on seedling establishment of two tree species in Tropical China. They found that photoinhibition was reduced for *Castanopsis fissa* seedlings under medium canopies and for *Syzygium hancei* seedlings under large canopies. The different response between species is in agreement with our results in that our species did not respond equally to treatments.

Contrary to our hypothesis, the other response variable of chlorophyll fluorescence, ETR, was greater across species for seedlings grown under direct sunlight. Highly succulent tissues have greatly enlarged vacuoles that occupy more than 90% of the cell volume, helping to improve their water storage capacity (Ogburn and Edwards 2010). This capacity could explain why we did not find differences in RWC between treatments (under nurse plants and under direct sunlight) for most species. The size of the vacuole

determines the capacity to store malic acid (De Mattos and Lüttge 2001), which is also required as a source of CO₂ to maintain a high level of electron transport (Barker and Adams 1997). Thus, high ETR at excess radiation indicates down regulation of PSII, rather than photoinhibition or photodamage (Cheeseman *et al.* 1997, Rossa and von Willert 1999).

Higher RGR and lower R/S was expected for seedlings grown under direct sunlight than for those grown under nurse plants as a result of a lower photosynthesis rate for shaded seedlings. We did not find an effect of time to harvest and shade on R/S for any of the studied species, but R/S values were low in general, similar to findings by Miquelajauregui and Valverde (2010) for seedlings of two cactus species, *Neobuxbaumia macrocephala* and *N. mezcalaensis*, under shade and well lit conditions, indicating that more biomass was allocated to the shoot development than to the root.

Higher RGR was expected for seedlings grown under direct sunlight. However this was the case for only *Agave salmiana*. These results are similar to findings by Ruedas *et al.* (2000), that found higher RGR for seedlings of *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) at full solar radiation than under 40% light; and to Miquelajauregui and Valverde (2010), that found higher RGR for two columnar cacti (*Neobuxbaumia macrocephala* and *N. mezcalaensis*) at high solar radiation ($189 \pm 38 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) than under the shade ($76 \pm 4.7 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). In contrast, seedlings of two species, *Y. filifera* and *M. geometrizzans*, had higher RGR under nurse plants, which implies that for these species the microenvironment under nurse plants is a safer site to establish than under direct sunlight. These results are in agreement with findings by Cardillo and Bernal (2006) for seedlings of the non-succulent *Quercus suber*. Delgado-Sánchez *et al.* (2013) found higher RGR for watered seedlings of *Opuntia streptacantha* (Cactaceae) under shade than under high solar radiation.

Higher NAR was expected for seedlings grown under direct sunlight than for those grown under nurse plants as a result of a lower photosynthesis rate for

shaded seedlings. However, NAR was not affected by time, light or their interaction. Our findings are in contrast to results by Cardillo and Bernal (2006) for seedlings of the non-succulent *Quercus suber*. These differences may be by the type of species evaluated, having lower growth and photosynthetic area the succulent species than *Quercus* spp. seedlings.

Higher LAR, the morphological component of the RGR, was expected for seedlings grown under nurse plants than for those grown under direct sunlight, because seedlings in the shade might require a higher leaf area to capture light for photosynthesis (Kitajima 1994). However, two species (*Echinocactus platyacanthus* and *Stenocactus coptonogonus*), had lower LAR under nurse trees than under direct sunlight and the other species were not affected by the treatment.

In conclusion, succulent seedlings grown under nurse plants had higher Φ_{PSII} and lower ETR than those grown under direct sunlight. RWC, R/S ratio, and RGR and its components varied in response to microenvironments for some species but not consistently. In this study we transplanted seedlings under nurse plants and in open spaces. The physiological and morphological response of seedlings from seeds sown in the field remains to be evaluated, but higher survival has been found under nurse plants for seedlings grown from seeds than for those in open spaces (Flores *et al.* 2004). This is the first study evaluating growth responses at both physiological and morphological levels for seedlings of succulent species under nurse plants and under high solar radiation. These results give us a better comprehension of the mechanisms of succulent seedlings to survive under environmental stresses, and they could have important implications for planning reforestation practices and rural land uses, as well as for predicting the impact of climate change on natural desert regeneration. In here we have shown that succulent seedlings may be responding to elevated radiation not necessarily with morphology, but also with physiological changes to compensate growth.

ACKNOWLEDGMENTS.

R. M. Pérez-Sánchez was sponsored by CONACYT (211824) for his Doctorate studies. Funds for research came from CONACYT (No. CB-2010-156205) and PAICYT-UANL. We thank A. Ponce, E. Rosas, M. Ávila, M. Cortina, and J. P. Rodas for their help in field work.

LITERATURE CITED.

- Adams III, W. W., O. O. Muller, C. M. Cohu, and B. Demmig-Adams. 2013. May photoinhibition be a consequence, rather than a cause, of limited plant productivity? *Photosynthesis Research* 117:31–44.
- Aragón-Gastélum, J. L., J. Flores, L. Yáñez-Espinosa, E. Badano, H. M. Ramírez-Tobías, J. P. Rodas-Ortiz, and C. González-Salvatierra. 2014. Induced climate change impairs photosynthetic performance in *Echinocactus platyacanthus*, an especially protected Mexican cactus species. *Flora* 209:499–503.
- Barker, D. H., and W. W. Adams III. 1997. The xanthophyll cycle and energy dissipation in differently oriented faces of the cactus *Opuntia macrorhiza*. *Oecologia* 109:353–361.
- Cardillo, E., and C. J. Bernal. 2006. Morphological response and growth of cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings at different shade levels. *Forest Ecology and Management* 222:296–301.
- Cheeseman, J. M., L. B. Herendeen, A. T. Cheeseman, and B. F. Clough. 1997. Photosynthesis and photoprotection in mangroves under field conditions. *Plant, Cell and Environment* 20:579–588.
- Cornic, G. 1994. Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. Pages 297–314 in N. R. Baker and J. R. Bowyer, editors. *Photoinhibition of photosynthesis: From molecular mechanisms to the field*. Bios Scientific Publishers, Oxford, UK.

- Delgado-Sánchez, P., L. Yáñez-Espinosa, J. F. Jiménez-Bremont, L. Chapa-Vargas, and J. Flores. 2013. Ecophysiological and anatomical mechanisms behind the nurse effect: Which are more important? A multivariate approach for cactus seedlings. *PLoS One* 8(11):e81513.
- De Mattos, E. A., and U. Lüttge. 2001. Chlorophyll fluorescence and organic acid oscillations during transition from CAM to C₃-photosynthesis in *Clusia minor* L. (Clusiaceae). *Annals of Botany* 88:457–463.
- Ehleringer, J. 1981. Leaf absorptances of Mohave and Sonoran Desert plants. *Oecologia* 49:366–370.
- Fenner, M., and K. Thompson. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Flexas, J., and H. Medrano. 2002. Energy dissipation in C₃ plants under drought. *Functional Plant Biology* 19:1209–1215.
- Flores, J., O. Briones, A. Flores, and S. Sánchez-Colón. 2004. Effect of predation and solar radiation on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments* 58:1–18.
- Flores, J., and E. Jurado. 1998. Germination and early growth traits of 14 plant species native to northern Mexico. *Southwestern Naturalist* 43:40–46.
- Flores, J., and E. Jurado. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14:911–916.
- Franco, A. C., and P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77:870–886.
- García-Chávez, J. H., C. Montaña, Y. Perroni, V. J. Sosa, and J. B. García-Licona. 2014. The relative importance of solar radiation and soil origin in cactus seedling survivorship at two spatial scales: plant association and microhabitat. *Journal of Vegetation Science* 25:668–680.

- Genty, B., J. M. Briantais, and N. R. Baker. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990:87–92.
- Ibáñez, I., and E. W. Schupp. 2001. Positive and negative interactions between environmental conditions affecting *Cercocarpus ledifolius* seedlings survival. *Oecologia* 129:543–550.
- INEGI. 2002. Síntesis de información geográfica del estado de San Luis Potosí. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México, D.F., México.
- Jurado, E., and M. Westoby. 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology* 80:407–416.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98:419–428.
- Kitajima, K., and M. Fenner. 2000. Ecology of seedling regeneration. Pages 331–359 in M. Fenner, editor. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Second edition. CABI, Wallingford, UK.
- Liu, N., W. Zhu, Z. Sun, L. Yang, S. Yuan, and H. Ren. 2014. Canopy size dependent facilitations from the native shrub *Rhodomyrtus tomentosa* to the early establishment of native trees *Castanopsis fissa* and *Syzygium hancei* in Tropical China. *Restoration Ecology* 22:509–516.
- Martínez-Berdeja, A., and T. Valverde. 2008. Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanism behind the nurse effect. *Journal of Arid Environments* 72:1766–1774.
- Maxwell, K., and G. N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51:659–668.

- Miquelajáuregui, Y., and T. Valverde. 2010. Survival and early growth of two congeneric cacti that differ in their level of rarity. *Journal of Arid Environments* 74:1624–1631.
- Munguía-Rosas, M. A., and V. J. Sosa. 2008. Nurse plants vs Nurse objects: The effects of woody plants and rocky cavities on the recruitment of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus. *Annals of Botany* 101:175–185.
- Muro-Pérez, G., E. Jurado, J. Flores, J. Sánchez-Salas, J. García-Pérez, and E. Estrada. 2012. Positive effects of native shrubs on three specially protected cacti species in Durango, México. *Plant Species Biology* 27:53–58.
- Ogburn, R., and E. J. Edwards. 2010. The ecological water-use strategies of succulent plants. *Advances in Botanical Research* 55:179–225.
- Pérez-Sánchez, R. M., E. Jurado, L. Chapa-Vargas, and J. Flores. 2011. Seed germination of Southern Chihuahuan Desert plants in response to elevated temperatures. *Journal of Arid Environments* 75:978–980.
- Reigosa-Roger, M. J. 2001. *Handbook of plant ecophysiology techniques*. Kluwer Academic, New York, New York, USA.
- Ritchie, R. J., and S. Bunthawin. 2010a. The use of pulse amplitude modulation (PAM) fluorometry to measure photosynthesis in a CAM orchid, *Dendrobium* spp. (D. cv. Viravuth Pink). *International Journal of Plant Science* 171:575–585.
- Ritchie, R. J., and S. Bunthawin. 2010b. Photosynthesis in pineapple (*Ananas comosus comosus* [L.] Merr) measured using PAM (pulse amplitude modulation) fluorometry. *Tropical Plant Biology* 3:193–203.
- Roberts, A., H. Griffiths, A. M. Borland, and F. Reinert. 1996. Is crassulacean acid metabolism activity in sympatric species of hemi-epiphytic stranglers

such as *Clusia* related to carbon cycling as a photoprotective process? *Oecologia* 106:28–38.

Rodríguez-Calcerrada, J., J. A. Pardos, L. Gil, P. B. Reich, and I. Aranda. 2008. Light response in seedlings of a temperate (*Quercus petraea*) and a sub-Mediterranean species (*Quercus pyrenaica*): contrasting ecological strategies as potential keys to regeneration performance in mixed marginal populations. *Plant Ecology* 195:273–285.

Romo-Campos, R., J. L. Flores-Flores, J. Flores, and G. Álvarez-Fuentes. 2013. Factores abióticos involucrados en la facilitación entre leñosas y suculentas en el altiplano mexicano. *Botanical Sciences* 91:319–333.

Rossa, B., and D. J. von Willert. 1999. Physiological characteristics of geophytes in semi-arid Namaqualand, South Africa. *Plant Ecology* 142:121–132.

Ruedas, M., T. Valverde, and A. S. Castillo. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66:25–35.

Sokal, R. R., and F. J. Rohlf. 1995. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman, New York, New York, USA.

Stemke, J. A., and L. S. Santiago. 2011. Consequences of light absorptance in calculating electron transport rate of desert and succulent plants. *Photosynthetica* 49:195–200.

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

Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, S. A. Madrid, Spain.

- Valladares, F., and R. W. Pearcy. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment* 20:25–36.
- Yang, L., N. Liu, and J. Wang. 2009. Facilitation by two exotic *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium* as nurse plants in South China. *Forest Ecology and Management* 257:1786–1793.
- Yang, L., H. Ren, N. Liu, and J. Wang. 2010. The shrub *Rhodomyrtus tomentosa* acts as a nurse plant for seedlings differing in shade tolerance in degraded land of South China. *Journal of Vegetation Science* 21:262–272.

SUPPLEMENTAL MATERIAL

APPENDIX A

Tabla A1. Effect of microenvironment, time, and their interaction on quantum yield of photosystem II photochemistry (Φ_{PSII}) for the seven species studied. An asterisk indicates significant effect ($P < 0.05$).

Category and statistic	Al	As	Ep	Fh	Mg	Sc	Yf
Microenvironment							
F	0.058	0.399	0.075	1.014	3.783	0.356	0.384
P	0.101	0.530	0.785	0.319	0.058	0.553	0.538
Under nurse plants							
Mean	0.254	0.286	0.152	0.214	0.253	0.610	0.848
SE	0.021	0.012	0.009	0.024	0.033	0.047	0.046
Open site							
Mean	0.246	0.274	0.149	0.179	0.195	0.636	0.897
SE	0.022	0.016	0.009	0.012	0.018	0.038	0.066
Time (days)							
F	1.450	0.996	2.275	1.793	7.386	0.759	2.381
P	0.224	0.430	0.062	0.132	<0.001*	0.584	0.052
7							
Mean	0.315	0.255	0.151	0.192	0.156	0.577	0.640
SE	0.048	0.029	0.016	0.016	0.016 ^b	0.065	0.060
21							
Mean	0.204	0.284	0.142	0.223	0.191	0.731	0.806
SE	0.027	0.031	0.012	0.067	0.023 ^{ab}	0.111	0.094
35							
Mean	0.290	0.325	0.175	0.232	0.381	0.543	0.815
SE	0.041	0.014	0.008	0.021	0.080 ^a	0.073	0.046
49							
Mean	0.239	0.270	0.126	0.158	0.171	0.575	0.951
SE	0.042	0.022	0.015	0.015	0.022 ^b	0.059	0.122
77							

Tabla A1. Effect of microenvironment, time, and their interaction on quantum yield of photosystem II photochemistry (Φ_{PSII}) for the seven species studied. An asterisk indicates significant effect ($P < 0.05$).

Category and statistic	Al	As	Ep	Fh	Mg	Sc	Yf
Mean	0.209	0.270	0.135	0.145	0.140	0.676	0.963
SE	0.023	0.025	0.018	0.014	0.011 ^b	0.075	0.076
105							
Mean	0.243	0.275	0.177	0.229	0.305	0.635	1.059
SE	0.025	0.018	0.015	0.031	0.029 ^a	0.043	0.127
Microenvironment × Time (day:							
F	0.616	0.941	1.767	0.804	2.640	0.556	0.247
P	0.688	0.463	0.138	0.552	0.035*	0.733	0.939
Under nurse plants/7 d							
Mean	0.365	0.255	0.184	0.197	0.173	0.614	0.695
SE	0.055	0.038	0.020	0.024	0.009 ^{bc}	0.094	0.097
Under nurse plants/21 d							
Mean	0.200	0.309	0.135	0.307	0.237	0.796	0.718
SE	0.040	0.036	0.017	0.127	0.031 ^{abc}	0.205	0.087
Under nurse plants/35 d							
Mean	0.310	0.296	0.175	0.246	0.529	0.572	0.782
SE	0.075	0.016	0.017	0.034	0.123 ^a	0.144	0.085
Under nurse plants/49 d							
Mean	0.217	0.264	0.138	0.159	0.158	0.483	0.950
SE	0.027	0.037	0.029	0.018	0.033 ^{bc}	0.015	0.144
Under nurse plants/77 d							
Mean	0.215	0.306	0.126	0.130	0.131	0.614	0.917
SE	0.029	0.016	0.022	0.019	0.022 ^c	0.095	0.105
Under nurse plants/105 d							
Mean	0.215	0.287	0.157	0.246	0.289	0.582	1.027
SE	0.033	0.027	0.023	0.046	0.040 ^{abc}	0.039	0.121
Open site/7 d							
Mean	0.264	0.254	0.118	0.188	0.140	0.540	0.585
SE	0.077	0.048	0.013	0.025	0.031 ^{bc}	0.097	0.071
Open site/21 d							
Mean	0.209	0.258	0.149	0.139	0.145	0.667	0.894
SE	0.041	0.053	0.018	0.015	0.022 ^{bc}	0.105	0.168
Open site/35 d							
Mean	0.271	0.354	0.175	0.219	0.233	0.514	0.849
SE	0.044	0.013	0.004	0.029	0.056 ^{abc}	0.055	0.043
Open site/49 d							
Mean	0.260	0.277	0.114	0.157	0.184	0.667	0.953
SE	0.084	0.029	0.008	0.026	0.032 ^{bc}	0.106	0.215
Open site/77 d							
Mean	0.203	0.234	0.143	0.160	0.148	0.739	1.009
SE	0.039	0.044	0.032	0.019	0.007 ^{bc}	0.119	0.118
Open site/105 d							
Mean	0.271	0.264	0.197	0.211	0.321	0.688	1.090
SE	0.036	0.024	0.019	0.046	0.044 ^{ab}	0.075	0.241

Note: Species abbreviations are: Al, *A. lechuguilla*; As, *A. salmiana*; Ep, *E. platyacanthus*; Fh, *F. histrix*; Mg, *M. geometrizans*; Sc, *S. coptonogonus*; Yf, *Y. filifera*.

Tabla A2. Table A2. Effect of microenvironment, time, and their interaction on electronic transport rate (ETR) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) for the seven species studied. An asterisk indicates significant effect ($P < 0.05$).

Category and statistic	Al	As	Ep	Fh	Mg	Sc	Yf
Microenvironment							
F	3.660	1.680	2.150	1.890	0.050	20.130	0.100
P	0.062	0.200	0.149	0.175	0.827	<0.001*	0.753
Under nurse plants							
Mean	81.979	80.576	61.013	53.603	62.797	55.553	82.271
SE	1.182	1.015	2.111	2.214	1.770	1.559 ^b	0.940

Tabla A2. Table A2. Effect of microenvironment, time, and their interaction on electronic transport rate (ETR) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) for the seven species studied. An asterisk indicates significant effect ($P < 0.05$).

Category and statistic	Al	As	Ep	Fh	Mg	Sc	Yf
Open site							
Mean	80.040	79.385	63.956	55.939	63.312	62.682	82.002
SE	0.836	0.889	1.850	2.030	2.081	1.351 ^a	0.930
Time (days)							
F	12.020	12.470	12.050	25.380	14.690	9.110	17.810
P	<0.001*	<0.001*	<0.001*	<0.001*	<0.001*	<0.001*	<0.001*
7							
Mean	87.209	85.454	76.736	72.202	72.184	68.068	88.788
SE	0.999 ^a	0.784 ^a	1.103 ^a	2.743 ^a	1.614 ^a	1.296 ^a	0.698 ^a
21							
Mean	80.264	77.716	61.666	48.025	56.968	55.903	79.243
SE	0.752 ^{bc}	1.204 ^b	2.197 ^{bc}	1.732 ^{cd}	2.072 ^{bc}	2.026 ^c	1.281 ^b
35							
Mean	79.129	79.082	55.547	46.785	65.510	57.384	81.364
SE	0.998 ^c	1.272 ^b	2.649 ^c	1.809 ^{cd}	4.169 ^{ab}	1.725 ^{bc}	0.514 ^b
49							
Mean	79.041	75.247	61.799	54.389	55.809	56.506	77.916
SE	1.237 ^c	1.423 ^b	1.814 ^{bc}	2.348 ^{bc}	1.489 ^{bc}	3.021 ^{bc}	1.316 ^b
77							
Mean	75.469	78.230	52.705	45.480	53.982	52.452	79.215
SE	1.915 ^c	0.823 ^b	2.908 ^c	2.340 ^d	1.511 ^c	2.314 ^c	1.137 ^b
105							
Mean	84.946	84.154	66.455	61.746	73.873	64.393	86.291
SE	1.684 ^{ab}	1.641 ^a	3.518 ^{ab}	1.565 ^b	1.168 ^a	2.683 ^{ab}	0.860 ^a
Microenvironment × Time (day:							
F	2.040	3.000	1.060	1.370	0.450	0.840	0.570
P	0.089	0.020*	0.394	0.253	0.808	0.526	0.719
Under nurse plants/7 d							
Mean	87.859	85.334	75.242	72.564	73.064	66.367	88.515
SE	1.833	1.379 ^{ab}	1.474	1.432	1.390	2.208	0.270
Under nurse plants/21 d							
Mean	81.194	77.060	64.997	46.225	59.087	53.062	78.316
SE	0.816	0.941 ^c	2.920	1.653	2.732	1.052	1.661
Under nurse plants/35 d							
Mean	80.298	79.296	53.503	46.135	64.101	55.591	81.450
SE	1.238	1.415 ^{bc}	1.448	3.217	4.475	2.628	0.938
Under nurse plants/49 d							
Mean	78.444	75.727	57.699	50.378	55.590	50.439	77.770
SE	2.057	2.124 ^c	2.156	2.672	2.315	4.513	2.151
Under nurse plants/77 d							
Mean	74.889	77.444	50.909	42.074	52.293	48.612	79.997
SE	3.536	1.145 ^c	5.806	2.620	1.686	2.773	1.543
Under nurse plants/105 d							
Mean	89.193	88.594	63.729	64.245	72.645	59.249	87.578
SE	0.530	0.808 ^a	6.621	1.611	1.924	3.472	0.726
Open site/7 d							
Mean	86.559	85.574	78.229	71.840	71.303	69.770	89.063
SE	0.960	0.923 ^{ab}	1.479	5.633	3.067	1.110	1.443
Open site/21 d							
Mean	79.335	78.371	58.335	49.825	54.848	58.743	80.170
SE	1.204	2.329 ^{bc}	2.766	3.025	3.100	3.651	2.049
Open site/35 d							
Mean	77.959	78.867	57.592	47.436	66.920	59.177	81.277
SE	1.504	2.293 ^{bc}	5.233	2.044	7.564	2.209	0.555
Open site/49 d							
Mean	79.639	74.767	65.899	58.401	56.028	62.574	78.062
SE	1.573	2.117 ^c	1.326	3.104	2.173	1.516	1.777
Open site/77 d							
Mean	76.050	79.016	54.501	48.886	55.671	56.292	78.434

Tabla A2. Table A2. Effect of microenvironment, time, and their interaction on electronic transport rate (ETR) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) for the seven species studied. An asterisk indicates significant effect ($P < 0.05$).

Category and statistic	Al	As	Ep	Fh	Mg	Sc	Yf
SE	1.959	1.196 ^{bc}	1.655	3.460	2.450	3.004	1.771
Open site/105 d							
Mean	80.700	79.713	69.182	59.247	75.102	69.538	85.004
SE	1.863	1.269 ^{bc}	2.851	2.303	1.297	2.665	1.404

Note: Species abbreviations are: Al, *A. lechuguilla*; As, *A. salmiana*; Ep, *E. platyacanthus*; Fh, *F. hystrix*; Mg, *M. geometrizans*; Sc, *S. coptonogonus*; Yf, *Y. filifera*.

Tabla A3. Effect of microenvironment, time, and their interaction on relative growth rate (RGR; $\text{mg day}^{-1} \text{mg}^{-1}$) for *A. lechuguilla* (Al), *A. salmiana* (As), *E. platyacanthus* (Ep) and *F. hystrix* (Fh). An asterisk indicates significant effect ($P < 0.05$).

Category and statistic	Al	As	Ep	Fh
Microenvironment				
F	19.050	7.919	7.521	31.100
P	0.002*	0.023*	0.025*	0.001*
Under nurse plants				
Mean	0.613	0.608	0.664	0.668
SE	0.041 ^a	0.020 ^a	0.022 ^a	0.031 ^a
Open site				
Mean	0.363	0.528	0.578	0.425
SE	0.041 ^b	0.020 ^b	0.022 ^b	0.031 ^b
Time (days)				
F	3.470	1.535	2.377	2.710
P	0.011*	0.201	0.056	0.034*
7				
Mean	0.523	0.594	0.604	0.607
SE	0.045 ^a	0.047	0.028	0.044 ^a
21				
Mean	0.542	0.571	0.635	0.567
SE	0.030 ^a	0.035	0.026	0.030 ^{ab}
35				
Mean	0.510	0.530	0.606	0.484
SE	0.047 ^{ab}	0.042	0.027	0.017 ^b
49				
Mean	0.446	0.591	0.626	0.506
SE	0.043 ^{ab}	0.044	0.036	0.039 ^b
77				
Mean	0.379	0.491	0.567	0.525
SE	0.042 ^b	0.039	0.035	0.040 ^{ab}
105				
Mean	0.526	0.632	0.687	0.592
SE	0.044 ^a	0.029	0.009	0.034 ^a
Microenvironment × Time (day)				
F	1.420	1.047	1.476	2.040
P	0.237	0.404	0.219	0.094
Under nurse plants/7 d				
Mean	0.641	0.663	0.659	0.679
SE	0.063	0.067	0.039	0.063
Under nurse plants/21 d				
Mean	0.707	0.624	0.717	0.681
SE	0.042	0.049	0.037	0.042
Under nurse plants/35 d				
Mean	0.680	0.626	0.670	0.676
SE	0.067	0.059	0.039	0.024

Tabla A3. Effect of microenvironment, time, and their interaction on relative growth rate (RGR; $\text{mg day}^{-1} \text{mg}^{-1}$) for *A. lechuguilla* (Al), *A. salmiana* (As), *E. platyacanthus* (Ep) and *F. hystrix* (Fh). An asterisk indicates significant effect ($P < 0.05$).

Category and statistic	Al	As	Ep	Fh
Under nurse plants/49 d				
Mean	0.586	0.626	0.619	0.648
SE	0.061	0.063	0.051	0.055
Under nurse plants/77 d				
Mean	0.462	0.496	0.609	0.611
SE	0.059	0.055	0.049	0.056
Under nurse plants/105 d				
Mean	0.602	0.615	0.710	0.710
SE	0.062	0.041	0.013	0.048
Open site/7 d				
Mean	0.406	0.524	0.549	0.534
SE	0.063	0.067	0.039	0.063
Open site/21 d				
Mean	0.377	0.518	0.554	0.453
SE	0.042	0.049	0.037	0.042
Open site/35 d				
Mean	0.341	0.434	0.542	0.291
SE	0.067	0.059	0.039	0.024
Open site/49 d				
Mean	0.306	0.556	0.633	0.363
SE	0.061	0.063	0.051	0.055
Open site/77 d				
Mean	0.297	0.486	0.525	0.438
SE	0.059	0.055	0.049	0.056
Open site/105 d				
Mean	0.450	0.649	0.663	0.474
SE	0.062	0.041	0.013	0.048

Table A4. Effect of microenvironment, time, and their interaction on relative growth rate (RGR; $\text{mg day}^{-1} \text{mg}^{-1}$) for *Myrtillocactus geometrizans* (Mg), *S. coptonogonus* (Sc), and *Y. filifera* (Yf). An asterisk indicates significant effect ($P < 0.05$).

Category and statistic	Mg	Sc	Yf
Microenvironment			
F	10.190	35.320	26.940
P	0.013*	<0.001*	0.001*
Under nurse plants			
Mean	0.606	0.691	0.525
SE	0.027 ^a	0.025 ^a	0.029 ^a
Open site			
Mean	0.482	0.500	0.309
SE	0.027 ^b	0.025 ^b	0.029 ^b
Time (days)			
F	1.490	3.940	4.540
P	0.215	0.005*	0.002*
7			
Mean	0.554	0.552	0.531
SE	0.040	0.028 ^c	0.050 ^a
21			
Mean	0.527	0.529	0.314
SE	0.036	0.053 ^c	0.039 ^c
35			
Mean	0.543	0.564	0.369
SE	0.027	0.027 ^c	0.043 ^{bc}

Table A4. Effect of microenvironment, time, and their interaction on relative growth rate (RGR; $\text{mg day}^{-1} \text{mg}^{-1}$) for *Myrtillocactus geometrizans* (Mg), *S. coptonogonus* (Sc), and *Y. filifera* (Yf). An asterisk indicates significant effect ($P < 0.05$).

Category and statistic	Mg	Sc	Yf
49			
Mean	0.564	0.652	0.368
SE	0.027	0.024 ^{ab}	0.042 ^{bc}
77			
Mean	0.491	0.606	0.433
SE	0.037	0.020 ^{bc}	0.035 ^{abc}
105			
Mean	0.585	0.671	0.484
SE	0.014	0.027 ^{ab}	0.033 ^{ab}
Microenvironment × Time (day:			
F	3.360	0.300	5.090
P	0.013*	0.908	0.001*
Under nurse plants/7 d			
Mean	0.586	0.646	0.628
SE	0.056 ^{abc}	0.039	0.070 ^a
Under nurse plants/21 d			
Mean	0.680	0.651	0.474
SE	0.051 ^a	0.075	0.055 ^{ab}
Under nurse plants/35 d			
Mean	0.626	0.677	0.623
SE	0.038 ^{ab}	0.038	0.060 ^a
Under nurse plants/49 d			
Mean	0.594	0.730	0.440
SE	0.038 ^{ab}	0.034	0.060 ^{ab}
Under nurse plants/77 d			
Mean	0.535	0.698	0.451
SE	0.052 ^{abc}	0.028	0.049 ^{ab}
Under nurse plants/105 d			
Mean	0.615	0.742	0.530
SE	0.020 ^{ab}	0.038	0.047 ^{ab}
Open site/7 d			
Mean	0.522	0.457	0.434
SE	0.056 ^{abc}	0.039	0.070 ^{ab}
Open site/21 d			
Mean	0.374	0.407	0.154
SE	0.051 ^c	0.075	0.055 ^{cd}
Open site/35 d			
Mean	0.460	0.450	0.116
SE	0.038 ^{bc}	0.038	0.060 ^d
Open site/49 d			
Mean	0.533	0.574	0.296
SE	0.038 ^{abc}	0.034	0.060 ^{bcd}
Open site/77 d			
Mean	0.447	0.513	0.414
SE	0.052 ^{bc}	0.028	0.049 ^{abc}
Open site/105 d			
Mean	0.556	0.600	0.438
SE	0.020 ^{abc}	0.038	0.047 ^{ab}

Tabla A5. Effect of microenvironment, time, and their interaction on net assimilation rate (NAR; $\text{mg day}^{-1} \text{cm}^{-2}$) for the seven species studied. An asterisk indicates significant effect ($P < 0.05$).

Category and statistic	Al	As	Ep	Fh	Mg	Sc	Yf
Microenvironment							
F	11.67	51.04	133.40	34.91	93.34	40.31	11.09
P	0.009*	<0.001*	<0.001*	<0.001*	<0.001*	<0.001*	0.010*
Under nurse plants							
Mean	78.503	82.383	77.161	81.699	75.677	93.854	58.410
SE	12.943 ^b	8.510 ^b	8.205 ^b	8.920 ^b	9.543 ^b	9.012 ^b	8.0812 ^b
Open site							
Mean	136.477	183.490	211.190	150.377	174.177	174.777	103.643
SE	12.943 ^a	8.510 ^a	8.205 ^a	8.920 ^a	9.543 ^a	(9.012) ^a	8.0812 ^a
Time (days)							
F	4.34	0.93	6.50	3.79	0.83	2.51	3.73
P	0.003*	0.475	<0.001*	0.007*	0.538	0.045*	0.007*
7							
Mean	118.930	160.630	195.530	202.170	155.920	172.100	121.960
SE	16.712 ^{abc}	14.844	29.001 ^a	27.672 ^a	14.102	24.702 ^a	19.674 ^b
21							
Mean	153.340	154.240	168.190	109.370	128.590	133.410	73.440
SE	25.984 ^a	23.455	23.698 ^{ab}	11.856 ^b	27.330	18.162 ^{ab}	9.779 ^{ab}
35							
Mean	134.290	143.740	193.390	106.010	152.280	151.210	68.440
SE	23.304 ^{ab}	18.967	14.233 ^a	8.677 ^b	15.327	14.576 ^{ab}	11.074 ^{ab}
49							
Mean	93.190	125.110	102.243	98.698	116.270	113.323	60.900
SE	19.513 ^{abc}	25.548	14.349 ^b	12.059 ^b	17.750	7.842 ^{ab}	5.164 ^{ab}
77							
Mean	67.120	102.540	104.710	96.490	104.050	129.360	86.750
SE	7.514 ^c	7.592	6.424 ^b	9.544 ^b	8.514	11.823 ^{ab}	9.390 ^a
105							
Mean	78.070	111.360	100.990	83.490	92.450	106.490	74.670
SE	7.993 ^{bc}	8.968	4.286 ^b	7.449 ^b	3.130	8.111 ^b	5.096 ^a
Microenvironment × Time (day)							
F	2.20	1.57	2.20	2.13	3.53	1.82	21.24
P	0.073	0.192	0.0.78	0.082	0.010*	0.130	<0.001*
Under nurse plants/7 d							
Mean	54.860	73.760	113.400	131.120	79.540	133.500	23.540
SE	23.635	20.993	41.013	39.134	19.943 ^{bcd}	34.934	27.823 ^c
Under nurse plants/21 d							
Mean	127.460	125.520	75.040	58.620	99.820	62.800	77.600
SE	36.747	33.170	33.515	16.768	38.651 ^{bcd}	25.685	13.829 ^{ab}
Under nurse plants/35 d							
Mean	100.300	66.180	96.060	66.580	55.360	90.740	79.540
SE	32.956	26.795	20.128	12.272	21.675 ^d	20.613	15.660 ^{ab}
Under nurse plants/49 d							
Mean	57.600	80.420	52.325	79.375	66.440	91.625	45.280
SE	27.595	36.130	20.292	17.053	25.103 ^{cd}	11.090	7.303 ^b
Under nurse plants/77 d							
Mean	65.980	73.540	64.360	85.140	82.420	108.240	68.920
SE	10.627	10.736	9.085	13.497	12.040 ^{bcd}	16.721	13.279 ^{ab}
Under nurse plants/105 d							
Mean	64.820	74.880	61.780	69.360	70.480	76.220	55.580
SE	11.303	12.682	6.061	10.535	4.427 ^{bcd}	11.471	7.207 ^b
Open site/7 d							
Mean	183.000	247.500	277.660	273.220	232.300	210.700	220.380
SE	23.635	20.993	41.013	39.134	19.943 ^a	34.934	27.823 ^a
Open site/21 d							
Mean	179.220	182.960	261.340	160.120	157.360	204.020	69.280
SE	36.747	33.170	33.515	16.768	38.651 ^{abc}	25.685	13.829 ^b
Open site/35 d							
Mean	168.280	221.300	290.720	145.440	249.200	211.680	57.340
SE	32.956	26.795	20.128	12.272	21.675 ^a	20.613	15.660 ^b

Tabla A5. Effect of microenvironment, time, and their interaction on net assimilation rate (NAR; $\text{mg day}^{-1} \text{cm}^{-2}$) for the seven species studied. An asterisk indicates significant effect ($P < 0.05$).

Category and statistic	Al	As	Ep	Fh	Mg	Sc	Yf
Open site/49 d							
Mean	128.780	169.800	152.160	118.020	166.100	135.020	76.520
SE	27.595	36.130	20.292	17.053	25.103 ^{ab}	11.090	7.303 ^b
Open site/77 d							
Mean	68.260	131.540	145.060	107.840	125.680	150.480	104.580
SE	10.627	10.736	9.085	13.497	12.040 ^{abc}	16.721	13.279 ^{ab}
Open site/105 d							
Mean	91.320	147.840	140.200	97.620	114.420	136.760	93.760
SE	11.303	12.682	6.061	10.535	4.427 ^{abcd}	11.471	7.207 ^{ab}

Note: Species abbreviations are: Al, *A. lechuguilla*; As, *A. salmiana*; Ep, *E. platyacanthus*; Fh, *F. histrix*; Mg, *M. geometrizans*; Sc, *S. coptonogonus*; Yf, *Y. filifera*.

Tabla A6. Effect of microenvironment, time, and their interaction on leaf area rate (LAR; cm^2/mg) for the seven species studied. An asterisk indicates significant effect ($P < 0.05$).

Category and statistic	Al	As	Ep	Fh	Mg	Sc	Yf
Microenvironment							
F	2.788	7.142	0.031	2.072	4.894	0.958	6.298
P	0.101	0.010*	0.860	0.156	0.032*	0.333	0.016*
Under nurse plants							
Mean	0.006	0.005	0.012	-0.011	-0.002	0.000	0.011
SE	0.004	0.003 ^b	0.004	0.006	0.007 ^b	0.005	0.006 ^a
Open site							
Mean	0.013	0.016	0.011	0.001	0.006	0.006	-0.010
SE	0.004	0.003 ^a	0.003	0.006	0.006 ^a	0.004	0.007 ^b
Time (days)							
7							
Mean	5.614	0.632	1.540	0.754	0.366	1.955	0.098
P	<0.001*	0.677	0.195	0.587	0.870	0.103	0.992
7							
Mean	0.036	0.018	0.026	-0.022	-0.004	0.025	-0.004
SE	0.010 ^a	0.013	0.012	0.024	0.023	0.016	0.027
21							
Mean	-0.003	0.009	0.006	-0.002	-0.002	-0.004	0.003
SE	0.006 ^b	0.005	0.008	0.007	0.011	0.006	0.008
35							
Mean	0.006	0.010	0.014	0.003	-0.002	-0.004	-0.004
SE	0.004 ^b	0.002	0.014	0.006	0.007	0.003	0.005
49							
Mean	0.009	0.010	0.008	-0.010	0.005	0.003	0.003
SE	0.003 ^b	0.002	0.008	0.002	0.003	0.004	0.004
77							
Mean	0.005	0.008	0.006	-0.000	0.007	-0.001	0.002
SE	0.002 ^b	0.001	0.006	0.002	0.002	0.002	0.002
105							
Mean	0.004	0.006	0.006	0.001	0.009	0.002	0.004
SE	0.002 ^b	0.001	0.005	0.002	0.002	0.002	0.002
Microenvironment × Time (day)							
F	0.203	3.421	0.120	1.229	1.651	0.115	2.868
P	0.960	0.010*	0.987	0.310	0.165	0.989	0.024*
Under nurse plants/7 d							
Mean	0.031	-0.007	0.030	-0.050	-0.030	0.022	0.042
SE	0.018	0.020 ^b	0.017	0.033	0.037	0.028	0.029 ^a
Under nurse plants/21 d							
Mean	-0.009	0.006	0.003	-0.007	0.011	-0.011	0.014
SE	0.007	0.006 ^b	0.015	0.013	0.005	0.008	0.013 ^{ab}
Under nurse plants/35 d							
Mean	0.001	0.008	0.015	-0.006	-0.012	-0.006	-0.003
SE	0.006	0.004 ^{ab}	0.008	0.010	0.007	0.004	0.006 ^{ab}
Under nurse plants/49 d							

Tabla A6. Effect of microenvironment, time, and their interaction on leaf area rate (LAR; cm²/mg) for the seven species studied. An asterisk indicates significant effect (P < 0.05).

Category and statistic	Al	As	Ep	Fh	Mg	Sc	Yf
Mean	0.009	0.009	0.008	-0.007	0.003	0.003	0.003
SE	0.004	0.002 ^{ab}	0.003	0.004	0.003	0.005	0.006 ^{ab}
Under nurse plants/77 d							
Mean	0.001	0.006	0.007	0.000	0.008	-0.005	0.006
SE	0.002	0.001 ^b	0.003	0.002	0.005	0.003	0.003 ^{ab}
Under nurse plants/105 d							
Mean	0.002	0.006	0.006	0.002	0.010	0.000	0.006
SE	0.002	0.001 ^b	0.001	0.003	0.004	0.002	0.002 ^{ab}
Open site/7 d							
Mean	0.042	0.042	0.023	0.007	0.021	0.028	-0.050
SE	0.013	0.009 ^a	0.017	0.035	0.027	0.019	0.038 ^b
Open site/21 d							
Mean	0.003	0.012	0.010	0.004	-0.014	0.002	-0.009
SE	0.009	0.008 ^{ab}	0.009	0.008	0.021	0.009	0.007 ^{ab}
Open site/35 d							
Mean	0.011	0.013	0.012	0.011	0.009	-0.003	-0.006
SE	0.005	0.003 ^{ab}	0.005	0.007	0.011	0.004	0.010 ^{ab}
Open site/49 d							
Mean	0.008	0.012	0.008	-0.013	0.007	0.002	0.003
SE	0.005	0.002 ^{ab}	0.004	0.003	0.005	0.008	0.006 ^{ab}
Open site/77 d							
Mean	0.010	0.010	0.006	-0.001	0.005	0.004	-0.001
SE	0.003	0.002 ^{ab}	0.001	0.003	0.002	0.003	0.003 ^{ab}
Open site/105 d							
Mean	0.006	0.006	0.005	-0.001	0.008	0.004	0.002
SE	0.002	0.001 ^b	0.001	0.002	0.002	0.002	0.003 ^{ab}

Note: Species abbreviations are: Al, *A. lechuguilla*; As, *A. salmiana*; Ep, *E. platyacanthus*; Fh, *F. histrix*; Mg, *M. geometrizzans*; Sc, *S. coptonogonus*; Yf, *Y. filifera*.

Tabla A7. Effect of microenvironment, time, and their interaction on root to shoot (R/S) ratio for the seven species studied. An asterisk indicates significant effect (P < 0.05).

Category and statistic	Al	As	Ep	Fh	Mg	Sc	Yf
Microenvironment							
F	1.887	0.001	0.243	2.059	1.164	1.610	2.736
P	0.176	0.929	0.624	0.158	0.286	0.211	0.105
Under nurse plants							
Mean	0.158	0.145	0.068	-0.032	-0.007	-0.012	0.421
SE	0.100	0.072	0.019	0.025	0.037	0.031	0.178
Open site							
Mean	0.250	0.405	0.055	0.017	0.047	0.037	-0.344
SE	0.062	0.069	0.015	0.022	0.031	0.022	0.278
Time (days)							
F	3.524	40.930	0.997	0.401	0.183	1.361	0.496
P	0.009*	<0.001*	0.430	0.846	0.968	0.256	0.778
7							
Mean	0.719	0.392	0.109	-0.043	-0.029	0.115	-0.089
SE	0.239 ^a	0.285 ^a	0.048	0.093	0.129	0.094	0.971
21							
Mean	-0.074	0.221	0.047	0.000	0.002	-0.038	0.035
SE	0.126 ^d	0.114 ^b	0.042	0.032	0.056	0.043	0.289
35							
Mean	0.130	0.279	0.091	0.023	0.008	-0.029	-0.203
SE	0.102 ^{bc}	0.062 ^{bc}	0.029	0.029	0.043	0.020	0.250

Tabla A7. Effect of microenvironment, time, and their interaction on root to shoot (R/S) ratio for the seven species studied. An asterisk indicates significant effect ($P < 0.05$).

Category and statistic	Al	As	Ep	Fh	Mg	Sc	Yf
49							
Mean	0.238	0.311	0.047	-0.037	0.028	0.018	0.225
SE	0.080 ^b	0.046 ^{cd}	0.015	0.010	0.020	0.030	0.161
77							
Mean	0.118	0.272	0.042	0.002	0.048	-0.010	0.096
SE	0.053 ^{bc}	0.056 ^d	0.013	0.006	0.018	0.020	0.116
105							
Mean	0.094	0.175	0.032	0.009	0.065	0.017	0.167
SE	0.038 ^c	0.023 ^{cd}	0.007	0.009	0.016	0.014	0.080
Microenvironment × Time (day:							
F	0.363	1.860	0.287	1.187	1.484	0.131	0.729
P	0.871	0.119	0.918	0.330	0.213	0.985	0.605
Under nurse plants/7 d							
Mean	0.736	-0.164	0.140	-0.151	-0.177	0.086	1.522
SE	0.449	0.397	0.073	0.129	0.208	0.172	0.821
Under nurse plants/21 d							
Mean	-0.218	0.176	0.026	-0.017	0.057	-0.086	0.507
SE	0.207	0.131	0.070	0.058	0.026	0.060	0.390
Under nurse plants/35 d							
Mean	0.052	0.211	0.103	-0.018	-0.072	-0.045	-0.156
SE	0.182	0.103	0.051	0.041	0.048	0.032	0.231
Under nurse plants/49 d							
Mean	0.294	0.271	0.051	-0.024	0.012	0.017	0.141
SE	0.124	0.071	0.023	0.015	0.020	0.037	0.228
Under nurse plants/77 d							
Mean	0.025	0.195	0.047	0.003	0.061	-0.048	0.266
SE	0.064	0.051	0.026	0.006	0.034	0.025	0.131
Under nurse plants/105 d							
Mean	0.061	0.184	0.040	0.014	0.079	0.002	0.246
SE	0.050	0.020	0.012	0.014	0.029	0.019	0.099
Open site/7 d							
Mean	0.701	0.949	0.079	0.065	0.119	0.144	-1.700
SE	0.234	0.231	0.067	0.129	0.143	0.099	1.507
Open site/21 d							
Mean	0.070	0.266	0.068	0.017	-0.054	0.010	-0.438
SE	0.137	0.200	0.054	0.034	0.110	0.060	0.337
Open site/35 d							
Mean	0.209	0.347	0.079	0.065	0.087	-0.013	-0.251
SE	0.103	0.066	0.032	0.036	0.054	0.026	0.476
Open site/49 d							
Mean	0.183	0.350	0.043	-0.050	0.044	0.019	0.308
SE	0.108	0.060	0.022	0.011	0.035	0.050	0.247
Open site/77 d							
Mean	0.212	0.3488	0.037	0.000	0.036	0.029	-0.074
SE	0.066	0.092	0.007	0.011	0.016	0.022	0.170
Open site/105 d							
Mean	0.127	0.167	0.024	0.003	0.052	0.032	0.089
SE	0.058	0.044	0.007	0.012	0.013	0.020	0.126

Note: Species abbreviations are: Al, *A. lechuguilla*; As, *A. salmiana*; Ep, *E. platyacanthus*; Fh, *F. histrix*; Mg, *M. geometrizzans*; Sc, *S. coptonogonus*; Yf, *Y. filifera*.

Tabla A8. Effect of microenvironment, time, and their interaction on relative water content (RWC) (%) for the seven species studied. An asterisk indicates significant effect ($P < 0.05$).

Category and statistic	Al	As	Ep	Fh	Mg	Sc	Yf
Microenvironment							
F	2.483	0.160	4.295	1.978	0.788	15.510	0.002
P	0.122	0.688	0.044*	0.166	0.379	<0.001*	0.967
Under nurse plants							
Mean	0.038	0.032	0.147	0.185	0.146	0.114	0.023
SE	0.002	0.002	0.009 ^b	0.010	0.010	0.005 ^b	0.001
Open site							
Mean	0.041	0.032	0.173	0.206	0.155	0.149	0.024
SE	0.002	0.002	0.012 ^a	0.012	0.012	0.009 ^a	0.002
Time (days)							
F	7.118	38.67	8.370	4.488	8.162	5.22	9.480
P	<0.001*	<0.001*	<0.001*	0.002*	<0.001*	0.001*	<0.001*
7							
Mean	0.046	0.050	0.236	0.267	0.216	0.159	0.037
SE	0.003 ^{ab}	0.003 ^a	0.014 ^a	0.020 ^a	0.014 ^a	0.013 ^a	0.004 ^a
21							
Mean	0.049	0.037	0.175	0.179	0.167	0.117	0.024
SE	0.002 ^a	0.002 ^b	0.018 ^{ab}	0.009 ^b	0.013 ^{ab}	0.007 ^{ab}	0.001 ^b
35							
Mean	0.040	0.031	0.133	0.163	0.155	0.154	0.024
SE	0.002 ^{abc}	0.001 ^{bc}	0.019 ^{bc}	0.011 ^b	0.031 ^{bc}	0.016 ^a	0.002 ^b
49							
Mean	0.033	0.027	0.152	0.210	0.131	0.135	0.019
SE	0.002 ^c	0.001 ^c	0.013 ^{bc}	0.021 ^{ab}	0.006 ^{bc}	0.014 ^{ab}	0.002 ^b
77							
Mean	0.032	0.022	0.115	0.176	0.119	0.100	0.017
SE	0.002 ^c	0.001 ^d	0.010 ^c	0.013 ^b	0.009 ^{bc}	0.009 ^b	0.001 ^b
105							
Mean	0.037	0.026	0.151	0.179	0.116	0.125	0.019
SE	0.003 ^{bc}	0.002 ^{cd}	0.013 ^{bc}	0.020 ^b	0.008 ^c	0.010 ^{ab}	0.001 ^b
Microenvironment × Time (day):							
F	0.611	1.710	1.492	0.780	1.091	0.250	0.256
P	0.692	0.151	0.210	0.569	0.377	0.937	0.935
Under nurse plants/7 d							
Mean	0.042	0.054	0.198	0.266	0.244	0.137	0.033
SE	0.003	0.004	0.009	0.026	0.016	0.010	0.005
Under nurse plants/21 d							
Mean	0.050	0.036	0.194	0.177	0.152	0.109	0.025
SE	0.005	0.002	0.025	0.018	0.012	0.011	0.002
Under nurse plants/35 d							
Mean	0.039	0.032	0.118	0.171	0.137	0.134	0.024
SE	0.004	0.002	0.012	0.015	0.014	0.010	0.002
Under nurse plants/49 d							
Mean	0.030	0.027	0.145	0.187	0.129	0.110	0.019
SE	0.002	0.002	0.019	0.022	0.006	0.010	0.002
Under nurse plants/77 d							
Mean	0.032	0.021	0.102	0.161	0.107	0.090	0.018
SE	0.002	0.001	0.009	0.019	0.013	0.004	0.002
Under nurse plants/105 d							
Mean	0.035	0.023	0.128	0.150	0.105	0.107	0.019
SE	0.002	0.002	0.017	0.017	0.011	0.008	0.002
Open site/7 d							
Mean	0.050	0.046	0.273	0.267	0.188	0.180	0.040
SE	0.005	0.003	0.007	0.035	0.015	0.022	0.008
Open site/21 d							
Mean	0.048	0.038	0.156	0.181	0.182	0.126	0.024
SE	0.003	0.003	0.025	0.007	0.023	0.009	0.002
Open site/35 d							
Mean	0.040	0.030	0.147	0.154	0.174	0.173	0.024
SE	0.003	0.001	0.036	0.017	0.063	0.029	0.003

Tabla A8. Effect of microenvironment, time, and their interaction on relative water content (RWC) (%) for the seven species studied. An asterisk indicates significant effect ($P < 0.05$).

Category and statistic	Al	As	Ep	Fh	Mg	Sc	Yf
Open site/49 d							
Mean	0.037	0.026	0.159	0.233	0.132	0.159	0.019
SE	0.004	0.002	0.019	0.036	0.011	0.022	0.004
Open site/77 d							
Mean	0.032	0.022	0.128	0.191	0.130	0.111	0.017
SE	0.003	0.002	0.017	0.016	0.013	0.017	0.002
Open site/105 d							
Mean	0.040	0.029	0.175	0.209	0.126	0.144	0.019
SE	0.006	0.002	0.014	0.034	0.009	0.014	0.002

Note: Species abbreviations are: Al, *A. lechuguilla*; As, *A. salmiana*; Ep, *E. platyacanthus*; Fh, *F. histrix*; Mg, *M. geometrizans*; Sc, *S. coptonogonus*; Yf, *Y. filifera*.

X. Anexo B.

Combined effect of water potential and temperature on seed germination and seedling development of cacti from a mesic argentine ecosystem.

FLORA

D.E. Gurvich^a, R. Pérez-Sánchez^b, K. Bauk^a, E. Jurado^b, M.C. Ferrero^a, G. Funes^a, J. Flores^c

^a Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (FCEFYN, CONICET-Universidad Nacional de Córdoba), Av. Vélez Sarsfield 1611, CC495, CP5000, Córdoba, Argentina

^b Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, A.P. 41, Carretera Nacional No. 85, Km 145, C.P. 67700, Linares, N.L., Mexico

^c Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., Camino a la Presa San José No. 2055. Col. Lomas 4a. Sección, C.P. 78216, San Luis Potosí, S.L.P., Mexico

Article history:

Received 24 June 2016

Received in revised form 5 December 2016

Accepted 8 December 2016

Edited by Hermann Heilmeyer

Available online 10 December 2016

© 2016 Elsevier GmbH. All rights reserved.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2016.12.003>

0367-2530/© 2016 Elsevier GmbH. All rights reserved

Corresponding author. E-mail address: degurvich@gmail.com (D.E. Gurvich).

Abstract

Global climatic change will be associated with an increase of droughts and heat waves, which can affect seed germination and plant population dynamics. Cactus species from mesic ecosystems are likely to be more affected by these events than species from arid ecosystems. The aim of the study was to assess the combined effect of water potentials and temperatures on seed germination and seedling traits in six globose cactus species from Córdoba Mountains: *Echinopsis candicans*, *Gymnocalycium bruchii*, *G. capillense*, *G. mostii*, *G. quehlianum* and *Parodia mammulosa*. A factorial experiment was performed in which four water potential levels (0, -0.2, -0.4 and -0.6 MPa) were combined with two temperature levels (25 and 32 °C). Germination (%) and mean germination time (T_{50}) were recorded and seedling shape (width and length) was measured. In general, a decrease in water potential and an increase in temperature resulted in low germination, with different behaviors among species. At 32 °C and low water potentials, germination was low or null for almost all species. There was not a clear trend in the response of T_{50} to the treatments. Seedling development was highly and negatively affected by the combination of factors, particularly at low water potentials. The responses of the analyzed cactus species to low water potential were similar to those of cactus species from more arid ecosystems. Our results suggest that the studied species would be severely affected by changes in temperature and precipitation as predicted under a climate change scenario.

Resumen

El cambio climático global se asociará con un aumento de las sequías y las olas de calor, que pueden afectar la germinación de semillas y las dinámicas poblacionales de las plantas. Es probable que las especies de cactus de los ecosistemas mesicos sean más afectadas por estos eventos que las especies de ecosistemas áridos. El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto combinado de potenciales hídricos y temperaturas sobre la

germinación de semillas y las características de plántulas en seis especies de cactus globosos de las montañas de Córdoba: *Echinopsis candicans*, *Gymnocalycium bruchii*, *G. capillense*, *G. mostii*, *G. quehlianum* y *Parodia mammulosa*. Se realizó un experimento factorial en el que se combinaron cuatro niveles de potenciales hídricos (0, -0.2, -0.4 y -0.6 MPa) con dos niveles de temperatura (25 y 32°C). Se registraron la germinación (%) y el tiempo medio de germinación (T_{50}) y se midió la forma de la plántula (anchura y longitud). En general, una disminución del potencial hídrico y un aumento de la temperatura dieron como resultado una baja germinación, con diferentes comportamientos entre especies. A 32°C y bajos potenciales hídricos, la germinación fue baja o nula para casi todas las especies. No hubo una clara tendencia en la respuesta de la T_{50} a los tratamientos. El desarrollo de las plántulas fue altamente y negativamente afectado por la combinación de factores, particularmente en los bajos potenciales hídricos. Las respuestas de las especies de cactus analizadas a bajo potencial hídrico fueron similares a las de especies de cactus de ecosistemas más áridos. Nuestros resultados sugieren que las especies estudiadas se verían gravemente afectadas por los cambios en la temperatura y la precipitación, como se predijo en un escenario de cambio climático.

Keywords:

Climate change, germination characteristics, seedling traits, cactaceae, Córdoba mountains

1. Introduction

Seed germination is a critical stage in the life-cycle of most plantspecies (Baskin and Baskin, 2001a). In slow growing species, like succulents, seed germination plays an important role in maintaining population dynamics (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Rainfall in arid and semiarid ecosystems is extremely variable in space and time, and droughts are common; thus, the soil is rarely maintained at its field water capacity (McGinnies, 1979; Whitford, 2002). In these environments, succulent species, such as cacti, developed germination strategies to cope with these constraints (Dubrovsky, 1996; Rojas-Aréchiga and Vázquez-Yanes, 2000). Even though most non-epiphytic cacti species inhabit arid or semiarid areas, many species inhabit more mesic environments such as those in southern Brazil, Uruguay and Córdoba Mountains in Argentina (Dutra Saraiva and Souza, 2012; Gurvich *et al.*, 2014). The germination biology of cactus species from mesic environments is not well known (Gurvich *et al.*, 2008 De la Rosa-Manzano and Briones, 2010); it has been suggested that cacti from those environments would not be adapted to germinate at drier conditions (Contreras-Quiroz *et al.*, 2016).

Water availability and temperature are the most important factors in determining seed germination (Baskin and Baskin, 2014). Cacti from arid ecosystems, whose seeds are subjected to high temperatures and highly variable soil moisture, have likely developed adaptations to cope with these conditions. For example, cactus species from arid environments germinate well at high wáter potentials and some of them can germinate at relatively low wáter potentials (up to -0.8 or -1 MPa; De la Barrera and Nobel, 2003; Guillén *et al.*, 2011). Germination of some species is higher at lower water potentials than at field capacity (Flores and Briones, 2001). Many arid zone cacti can germinate at rather high temperaturas (Gurvich *et al.*, 2008; Pérez-Sánchez *et al.*, 2011). However, few studies have analyzed the combined effect of these two factors (Ramírez-Padilla and Valverde, 2005; Meiado *et*

al., 2010; Simão *et al.*, 2010). Bauk *et al.* (2017) studied one species along an elevation gradient in central Argentina and found that the combination of high temperatures and low water potentials has strong negative effects on germination: populations at higher altitudes (cooler and wetter climatic conditions) were more strongly affected by the combination of high temperature and low water potential than lower-elevation populations. Global climate change is expected to increase not only mean values of climate parameters, but also the frequency of extreme events (McCarthy *et al.*, 2001; Gurvich *et al.*, 2002). Particularly, droughts and heat waves are expected to increase in number and duration, which could have profound effects on seeds in the soil and on plant population dynamics (Ooi *et al.*, 2009). These effects are expected to be very important for cactus species from mesic environments, as they would be less adapted to heat and drought than species from arid environments.

Recent studies have found inter- and intraspecific differences in the size and shape of cactus seedlings (Sosa Pivatto *et al.*, 2014; Bauk *et al.*, 2015; Flores *et al.*, 2016). Species with heavy sedes not only present large seedlings but also are usually columnar in shape (Sosa Pivatto *et al.*, 2014), which might be advantageous for light capture. Bauk *et al.* (2015) found intraspecific differences in seedling shape in *Gymnocalycium monvillei* along an elevation gradient. These studies highlight that seedling traits are important in determining the early success of individuals. However, none of them analyzed how environmental conditions during germination, such as different temperatures and water potentials, can affect seedling traits (Flores *et al.*, 2016).

The Córdoba Mountains region in central Argentina is an important center of cactus diversity and endemism (Gurvich *et al.*, 2006, 2014). The climate of the Mountains is mesic in terms of temperature and precipitation (De Fina, 1992; Contreras-Quiroz *et al.*, 2016). The aim of this study was to analyze the combined effect of water potential and temperature on germination

characteristics (germination percentage and mean germination time, T_{50}) and seedling shape of six globose cactus species. Our main hypothesis is that seed germination and seedling traits of cactus species from a mesic environment would be negatively affected by high temperatures and low water potentials.

2. Materials and methods

2.1. Studied species and study area

We analyzed seed germination for six common cactus species that grow in Córdoba Mountains: *Echinopsis candicans* (Salm-Dyck) Hunt, *Gymnocalycium bruchii* (Spegazzini) Hosseus, *G. capillense* (Schick) Hosseus, *G. mostii* (Gürke) Britton & Rose, *G. quehlianum* (F. Haage ex Quehl) Vaupel ex Hosseus and *Parodia mammulosa* (Lemaire) Taylor. Representative species of different genera were selected based on their abundance in the area. All *Gymnocalycium* species are endemic to Córdoba Mountains, whereas the other species have a wider geographical distribution, being endemic to Argentina. Seed collection sites were close to the city of Capilla del Monte (30°52'09"S, 64°33'30"W). Mean annual temperature and precipitation are 16.5°C and 750 mm (De Fina, 1992; Giorgis *et al.*, 2015). Climate is warm temperate with dry winters and hot summers (Wca) according to Köppen-Geiger classification system (Kottek *et al.*, 2006). Daily maximum temperatures during the warm season, when germination and establishment occurs, vary between 23 and 28°C. Vegetation of the area is a mosaic of shrublands and grasslands, cacti species are mainly found in rocky outcrops (Gurvich *et al.*, 2014). All species flower from spring to early summer, and fruits are mature from summer to early autumn (Gurvich *et al.*, 2008; Giorgis *et al.*, 2015). Mature fruits from 20 individuals (one or two fruits per individual) were collected from each species from December to February. Seeds were air-dried and stored in the laboratory at ambient conditions until the start of the experiments, four months after collection.

2.2. Germination experiment

We performed a factorial experiment in which four water potential treatments (0, -0.2, -0.4 and -0.6 MPa) were combined with two temperature levels (25 and 32 °C). The water potential values chosen are within the range of those reported during the rainy season for different soil types in semi-arid ecosystems (i.e., from -0.34 to -0.80 MPa; Ramírez-Padilla and Valverde, 2005). These temperatures were selected because 25 °C is the optimal germination temperature for these species (Gurvich *et al.*, 2008) and also because it is close to the maximum mean temperature of the warmer months (De Fina, 1992), and 32 °C simulates a high temperature scenario expected for the region (Nuñez, 2006). The water potential of polyethylene glycol (PEG) solutions at the different temperatures was determined following Vilella *et al.* (1991). Temperature treatments were performed in different germination chambers simultaneously. PEG 6000 was dissolved in distilled water and placed in a shaker bed at 20 °C for 16 h. Petri dishes of 0 MPa treatment contained 2 ml distilled water each. The water potentials of PEG solutions at each temperature were verified using a dew point micro-voltmeter (HR33T; Wescor Inc., Logan, UT, USA).

Seeds were set to germinate in Petri dishes. There were five Petri dishes per treatment with 20 seeds for each species. Each dish included filter paper and a PEG 6000 solution, which is harmless to seeds and mimics variations in soil moisture availability (Hardegree and Emmerich, 1994; De Villalobos and Peláez, 2001; Zeng *et al.*, 2010). Seeds were set to germinate in germination chambers under a 12-h photoperiod. All dishes were sealed with plastic wrap to pre-vent evaporation. Germination was evaluated daily for 30 days; this time period exceeds that suggested by Baskin and Baskin (2001b) of about two weeks, because most of the seeds germinate within 10 days or less. We also used this time span to simulate the expected number of germinated seeds after a single rainfall event (Jurado and Westoby, 1992; Flores and Briones, 2001; Tobe *et al.*, 2001). Protrusion of the radicle was the criterion

for seed germination. The evaluated response variables were final germination percentage and mean germination time (T_{50}). T_{50} was calculated as:

$$T_{50} = \frac{\sum n_i t_i}{\sum n_i}$$

Where: n_i is the number of seeds newly germinated at time i and t_i is the period elapsed from the beginning of the germination test, expressed as number of days (Ellis and Roberts, 1978).

2.3. Seedling measurements

Thirty days after germination, seven seedlings per treatment were measured following Sosa Pivatto *et al.* (2014). Digital photographs were taken of each seedling, and seedling height and width were measured using BIO7 software.

2.4. Statistical analyses

To analyze germination percentage we performed generalized linear models, assuming binomial error distribution and using Logit link function. We evaluated the effect of temperature and water potential, and of their interaction. For T_{50} we performed the analysis only for replicates with germination $\geq 20\%$. Because germination was null at some levels of temperature and water potential, we considered the combination of both explanatory variables as one factor (different combinations of the explanatory variables are different levels). We performed a linear model (one-way ANOVA) and when errors did not meet the homoscedasticity assumption, we added a variance function to the model.

Since in many treatments germination was low and some seeds germinated but did not develop, we obtained seedling trait data for only three treatments: 25 °C/0 MPa, 25 °C/-0.2 MPa and 32 °C/0 MPa. To analyze these results we performed linear models using the combination of both variables as one

factor. When necessary, we added variance function to meet homoscedasticity assumption.

To explore differences among treatments in all analyses, we performed a *post-hoc* DGC test (Di Rienzo *et al.*, 2002) when we found significant effect of factors or interactions. All statistical analyses were performed using Infostat v. 2015 (Di Rienzo *et al.*, 2015; [http:// www.infostat.com.ar](http://www.infostat.com.ar)).

3. Results

We found a significant interaction effect of temperature and water potential on germination percentage in all species but *G. bruchii* ($p < 0.05$, see Appendix 1 in Supplementary material for complete model details). In general, germination percentage was higher at high water potentials (i.e. 0 MPa, sometimes -0.2 MPa) and at 25 °C (sometimes also at 32 °C; Fig. 1). No germination was recorded at -0.4 or -0.6 MPa at 32 °C. We did not find a significant effect of interaction of factors on germination percentage of *G. bruchii*. However, we found a significant effect of each principal factor ($p < 0.0001$). The pattern was similar to other species: germination was significantly higher at 25 °C (0.338 ± 0.037) than at 32 °C (0.000 ± 0.009) and significantly higher at 0 MPa (0.608 ± 0.041) than at lower water potentials (at -0.2 MPa, 0.225 ± 0.041 ; at -0.4 MPa, 0.000 ± 0.015 and at -0.6 MPa, 0.000 ± 0.006).

The effects of temperature \times water potential interaction on T_{50} were different among species (see Appendix 2 Supplementary material). *G. bruchii*, *G. mostii* and *P. mammulosa* did not show an effect of treatments on T_{50} ($p > 0.05$). For *E. candidans*, T_{50} was low at 25 °C/0 MPa (fastest germination) and high at 25 °C/ -0.2 MPa and 32 °C/0 MPa (Fig. 2). For *G. capillense*, T_{50} was low (i.e. fast germination) at 25 °C/0 MPa, 32 °C/0 MPa, and 32 °C/ -0.2 MPa, and high (i.e. slow germination) in the other treatments (Fig. 2). Finally,

G. quehlianum T₅₀ was higher at 25 °C/−0.4 MPa (slower germination) than in the other treatments (25 °C/0 and −0.2 MPa, and 32 °C/0 MPa).

The effect of light and water potential on seedling height and width was statistically significant for all species ($p < 0.05$, see Appendix 2 Supplementary material). In addition, all species showed a similar response pattern (Fig. 3). The smallest length and width values of seedlings of all species were recorded at 25 °C/−0.2 MPa (Fig. 3). In general, seedlings were taller at 32 °C/0 MPa than at 25 °C/0 MPa (in *G. bruchii*, *G. capillense* and *G. quehlianum*; Fig. 3). Only *P. mammulosa* seedlings were taller at 25 °C/0 MPa than at 32 °C/0 MPa. Seedling width was smaller at the 25 °C/0 MPa than at 32 °C/0 MPa only in *E. candicans*, whereas no differences were recorded between these treatments for other species (Fig. 3).

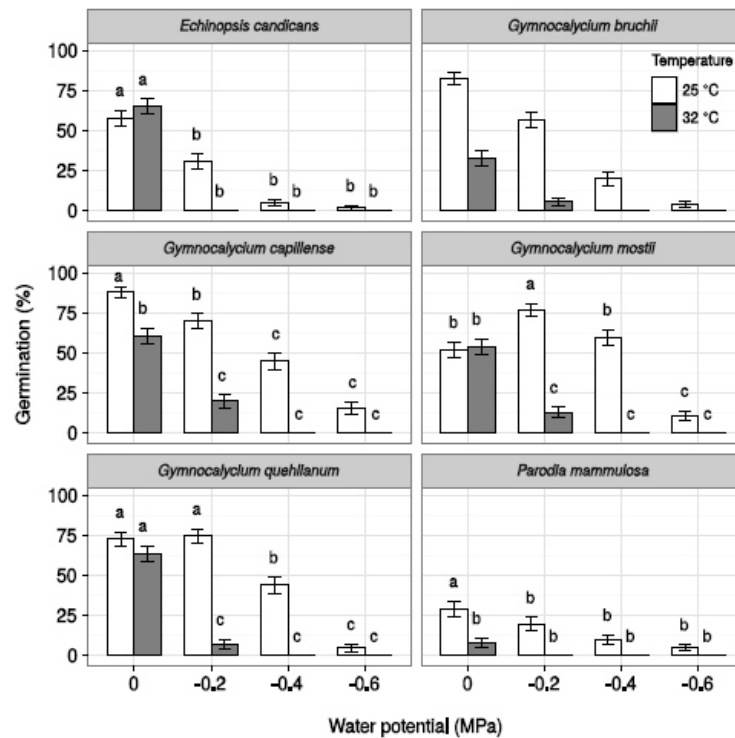


Fig.1. Germination percentage (% and standard error, $n = 5$) of the analyzed species: (a) *Echinopsis candicans*, (b) *Gymnocalycium bruchii*, (c) *G. capillense*, (d) *G. mostii*, (e) *G. quehlianum* and (f) *Parodia mammulosa*, under four water potentials (0 control, −0.2, −0.4 and −0.6 MPa) and at two temperatures (25 and 32°C). Different letters indicate significant differences for factor interaction effect (DGC post hoc test, $p < 0.05$).

0.05). Interaction was not significant for *G. bruchii*; however principal factors present significant effect on this species (see main text for detailed results).

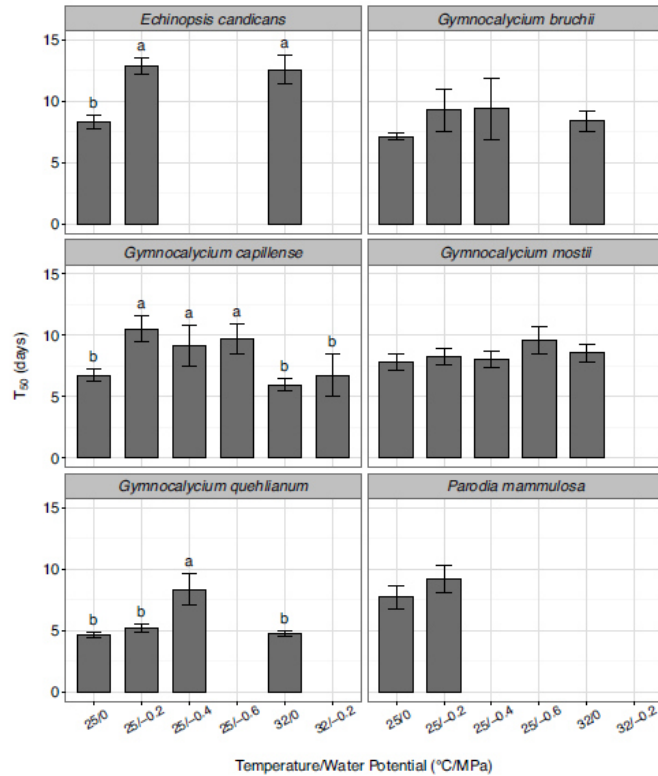


Fig.2. Mean germination time (T_{50} and standard error) of the analyzed species: (a) *Echinopsis candicans*, (b) *Gymnocalycium bruchii*, (c) *G. capillense*, (d) *G. mostii*, (e) *G. quehlianum* and (f) *Parodia mammulosa*, under four water potentials (0 control, -0.2, -0.4 and -0.6 MPa) at 25 and 32°C. T_{50} was not calculated when germination was less than 20%. Different letters indicate significant differences among treatments (DGC post hoc test, $p < 0.05$).

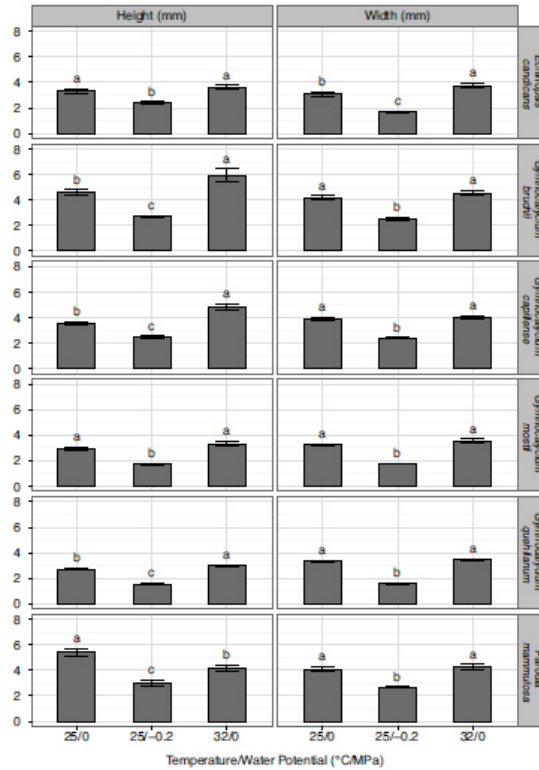


Fig.3. Seedling height and width (mm and standard error) of the analyzed species: (a) *Echinopsis candicans*, (b) *Gymnocalycium bruchii*, (c) *G. capillense*, (d) *G. mostii*, (e) *G. quehlianum* and (f) *Parodia mammulosa*. These measurements were only taken in three treatments, 25°C/0 MPa, 25°C/-0.2 MPa and 32°C/0 MPa. Different letters indicate significant differences among treatments ($p \leq 0.05$).

4. Discussion

For all but one species (*G. mostii*) maximum germination was obtained in distilled water (0 MPa), and low water potentials (mainly -0.4 and -0.6 MPa) reduced germination. Similar results have been found for another mesic cactus species: *Rhipsalis baccifera* from humid montane forest in Mexico (de la Rosa-Manzano and Briones, 2010). However, similar patterns were observed for cacti from dry and semiarid environments as well: *Stenocereus queretaroensis* from West Central Mexico (De la Barrera and Nobel, 2003); *Neobuxbaumia tetetzo*, *N. mezcalensis* and *N. macrocephala* from Tehuacan Valley (Ramírez-Padilla and Valverde, 2005); *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru* from Brazil (Meiado *et al.*, 2010); *Stenocereus pruinosus* from

Tehuacan Valley (Guillén *et al.*, 2011); *Pilosocereus arrabidae* from Brazil (Martins *et al.*, 2012); and *Stenocereus stellatus* from Tehuacan Valley, Mexico (Rodríguez-Morales *et al.*, 2013).

The germination pattern of *G. mostii* (highest germination at -0.2 MPa) was also a common pattern found in the literature for cacti from arid environments, e.g. for *Neobuxbaumia tetetzo* and *Pachycereus hollianus* (Flores and Briones, 2001), as well as *Polaskia chichipe*, *Myrtillocactus schenckii*, *Escontria chiotilla*, and *Polaskia chende* (Guillén *et al.*, 2011), all these species from Tehuacan Valley. For the latter species, total germination was relatively high in treatments from 0 to -0.8 MPa, and it was nearly 40% even in the treatment testing the lowest water potential (-1.0 MPa). Overall, in agreement with results reported in the literature, our results suggest that there is not a clear pattern of germination response to low water potentials in cactus species from arid or mesic environments. Response seems to be species-specific and even intraspecific differences were detected (Flores and Briones, 2001; Ramírez-Padilla and Valverde, 2005; Bauk *et al.*, 2017). These patterns could be related to the microenvironmental conditions of the areas which species, or populations, inhabit (Contreras-Quiroz *et al.*, 2016) as well as to taxon origin (Anderson, 2001; Charles, 2009). Moreover, germination of cactus species is more affected by low water potentials than germination of some species of other growth forms. In a review of 243 plant species of different growth forms and origins, Dürr *et al.* (2015) found that many species can germinate well in a range of water potentials from -1.0 to -1.5 MPa; at these values, most cactus species do not germinate or present a very limited germination. These results suggest that tolerance to dry conditions during cactus germination and early development is uncoupled from the high tolerance of adult plants.

In agreement with previous investigations in the study area, we found that some species could germinate well at high temperatures (Gurvich *et al.*, 2008). These results are consistent with other studies of cacti, in which

although best germination occurs at ca. 25 °C, many species germinate well up to 40 °C (Rojas-Aréchiga and Vázquez-Yanes, 2000; De la Barrera and Nobel, 2003). However, the combination of high temperature and low water potential deeply affected germination; this result was not previously recorded in the literature (Kaufmann and Ross, 1970). The combination of both factors is similar to the situation in field conditions; in this case, there would be a decrease in the germination window of species, which could alter species demography (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

We also found different behaviors among species. For example, *G. mostii* and *G. quehlianum* exhibited a high germination at -0.2 MPa, and were less affected by the high temperature than the other species. *E. candicans* presented high germination at 32 °C and high water potential in comparison with the other species, but was strongly affected by low water potentials. These results suggest that different cactus species would respond differentially to environmental changes. The differences among species could be related to microenvironmental variations and taxon origin. For example, *G. mostii* inhabits more open and rocky outcrops than the other species; hence, its seeds are likely subjected to warmer and drier conditions (Gurvich *et al.*, 2006). In a recent study, *G. mostii* was the only species of the area that presented hydration memory (Contreras-Quiroz *et al.*, 2016). *Gymnocalycium quehlianum* belongs to the Trichomosemineum subgenus; species of this group inhabit low areas in west-central Argentina (Monte Desert and arid Chaco biogeographical regions), where conditions are much warmer and drier than in the surrounding mountain areas where other species of the genus are found (Charles, 2009). In Córdoba Mountains this species occurs between 400 and 1200 m a.s.l., being more abundant at lower altitudes (Pamela Martino, unpublished data).

Even though all the studied species presented some germination at low water potentials, seedling development was negatively affected. Thirty days after germination, only seedlings of the -0.2 MPa/25 °C treatment were alive.

This means that even if species had the ability to germinate at low water potential, the stress imposed to seedlings would affect their growth and survival. Similar results were found by Kin *et al.* (2015), who analyzed seedling growth of *Pterocactus tuberosus* germinated under different water potentials. These results suggest that under field conditions seedling establishment would be negatively affected by these stressful conditions.

5. Conclusion

This research adds new information about the effects of combined high temperatures and low water potential on the germination and seedling growth of cacti from Central Argentina. We found that germination under low water potentials of cacti from mesic ecosystems was similar to that of species from arid ecosystems, and that response was species-specific. We also found a very important effect of the combination of low water potentials and high temperatures, which negatively affected seed germination. Seedling development was much more negatively affected by treatments than germination, and this could seriously limit seedling establishment (Flores *et al.*, 2004; Pérez-Sánchez *et al.*, 2015). This result is particularly relevant in relation to climate change expected in the area. Actual tendencies indicate an increase of both temperatures and precipitation in the region (de la Casa and Nasello, 2012). The balance of both factors would determine species establishment: if temperature increment is high and precipitation is low, a failure of seedling establishment is expected.

Acknowledgments

This work was supported by grants from Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas of Argentina (CONICET, PIP 11220110100873) and the Research Committee of the Cactus and Succulent Society of America. DE Gurvich and G Funes are researches at CONICET. Jorgelina Brasca assisted with the English version of the manuscript. The comments of two anonymous reviewers greatly improved the quality of the article.

Appendix A.

Supplementary dataSupplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2016.12.003>.

References

Anderson, E.F., 2001. The Cactus Family. Timber Press, Portland, Oregon.

Baskin, C., Baskin, J.M., 2001a. A geographical perspective on germination ecology: tropical and subtropical zones. VII. Hot semideserts and deserts. In: Baskin, C., Baskin, J.M. (Eds.), *Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego, pp. 293–329.

Baskin, C., Baskin, J.M., 2001b. Ecological meaningful germination studies. II. Guidelines for laboratory studies on germination ecology. Q. Length of germination test period. In: Baskin, C., Baskin, J.M. (Eds.), *Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*, vol. 19. Academic Press, San Diego.

Baskin, C.C., Baskin, J.M., 2014. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*, 2nd edn. Academic Press, San Diego, CA.

Bauk, K., Sánchez, R., Zeballos, S.R., Las Peñas, M.L., Flores, J., Gurvich, D.E., 2015. Are seed mass and seedling size and shape related to altitude?: Evidence in *Gymnocalycium monvillei* (Cactaceae). *Botany* 93, 529–533.

Bauk, K., Flores, J., Ferrero, C., Pérez-Sánchez, R., Las Peñas, M.L., Gurvich, D.E., 2017. Germination characteristics of *Gymnocalycium monvillei* (Cactaceae) along its entire altitudinal range. *Botany*, <http://dx.doi.org/10.1139/cjb-2016-0154> (in press).

Charles, G., 2009. *Gymnocalycium* in Habitat and Culture. Charles, Bank, Bridge, Stamford, England.

Contreras-Quiroz, M., Pando-Moreno, M., Jurado, E., Flores, J., Bauk, K., Gurvich, D.E., 2016. Is seed hydration memory dependent on climate? Testing this hypothesis with Mexican and Argentinian cacti species. *J. Arid Environ.* 130, 94–97.

Dürr, C., Dickieb, J.B., Yangc, X.Y., Pritchard, H.B., 2015. Ranges of critical temperature and water potential values for the germination of species worldwide: contribution to a seed trait database. *Agric. For. Meteorol.* 200, 222–232.

De Fina, A., 1992. Aptitud agroclimática de la República Argentina. Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria, Buenos Aires.

De Villalobos, A.E., Peláez, D.V., 2001. Influences of temperature and water stress on germination and establishment of *Prosopis caldenia* Burk. *J. Arid Environ.* 49, 321–328.

De la Barrera, E., Nobel, P.S., 2003. Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. *J. Arid Environ.* 53, 297–306.

De la Casa, A., Nasello, O., 2012. Tendencias parciales de los días de lluvias y la intensidad media anual en la provincia de Córdoba, Argentina. *Meteorológica* 37, 67–77.

De la Rosa-Manzano, E., Briones, O., 2010. Germination response of the epiphytic cactus *Rhipsalis baccifera* (JS Miller) Stearn to different light conditions and water availability. *Int. J. Plant Sci.* 171, 267–274.

Di Rienzo, J.A., Guzmán, A.W., Casanoves, F., 2002. A multiple-comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree. *J. Agric. Biol. Environ. Syst.* 7, 129–142.

Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W., 2015. InfoStat Versión 2015. Grupo InfoStat. FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina <http://www.infostat.com.ar>.

Dubrovsky, J.G., 1996. Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *Am. J. Bot.* 3, 624–632.

Dutra Saraiva, D., Souza, A.F., 2012. Effects of environmental factors and plantation forest on endangered cactus diversity and composition in subtropical South America grasslands. *Perspect. Plant Ecol.* 14, 267–274.

Ellis, R.H., Roberts, E.H., 1978. Towards a rational basis for testing seed quality. In: Hebblethwaite, P.F. (Ed.), *Seed Production*. Butterworth, London, pp. 605–636.

Flores, J., Briones, O., 2001. Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. *J. Arid Environ.* 47, 485–497.

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

Flores, J., González-Salvatierra, C., Jurado, E., 2016. Effect of light on seed germination and seedling shape of succulent species from Mexico. *J. Plant Ecol.* 9, 174–179.

Giorgis, M.A., Astegiano, J., Cingolani, A.M., Gurvich, D.E., 2015. Flowering phenology, fruit set and seed mass-number trade-off of five co-existing *Gymnocalycium* (Cactaceae) species from Córdoba Mountains, Argentina. *J. Torrey Bot. Soc.* 142, 220–230.

Godínez-Álvarez, H., Valverde, T., Ortega-Baés, P., 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Bot. Rev.* 69, 173–201.

Guillén, S., Terrazas, T., De la Barrera, E., Casas, A., 2011. Germination differentiation patterns of wild and domesticated columnar cacti

in a gradient of artificial selection intensity. *Genet. Resour. Crop Evol.* 58, 409–423.

Gurvich, D.E., Díaz, S., Falczuk, V., Pérez-Harguindeguy, N., Cabido, M., Thorpe, C., 2002. Foliar resistance to simulated extreme temperature events in contrasting plant functional and chorological types. *Glob. Change Biol.* 8, 1139–1145.

Gurvich, D.E., Demaio, P., Giorgis, M.A., 2006. The diverse globose cacti community of the Argentina's Sierras Chicas: ecology and conservation. *Cactus Succulent J.* 78, 224–230.

Gurvich, D.E., Funes, G., Giorgis, M.A., Demaio, P., 2008. Germination characteristics of four Argentinean endemics *Gymnocalycium* (Cactaceae) species with different flowering phenologies. *Nat. Area J.* 28, 104–108.

Gurvich, D.E., Zeballos, S.R., Demaio, P.H., 2014. Diversity and composition of cactus species along an altitudinal gradient in the Sierras del Norte Mountains (Córdoba, Argentina). *S. Afr. J. Bot.* 93, 142–147.

Hardegree, S.P., Emmerich, W.E., 1994. Seed germination response to polyethylene glycol solution depth. *Seed Sci. Technol.* 22, 1–7.

Jurado, E., Westoby, M., 1992. Germination biology of selected Central Australian plants. *Aust. J. Ecol.* 17, 341–348.

Kaufmann, M.R., Ross, K.J., 1970. Water potential, temperature, and kinetin effects on seed germination in soil and solute systems. *Am. J. Bot.* 57, 413–419.

Kin, A.G., Mazzola, M.B., Cenizo, V.J., 2015. Seed germination and seedling growth of the geophytic *Pterocactus tuberosus* (Cactaceae). *J. Torrey Bot. Soc.* 142, 283–291.

Kottek, M., Grieser, J., Beck Ch Rudolf, B., Rubel, F., 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Met. Zeitschrift* 15, 259–263.

Martins, L.S.T., Pereira, T.S., Carvalho, A.S.D.R., Barros, C.F., De Andrade, A.C.S., 2012. Seed germination of *Pilosocereus arrabidae* (Cactaceae) from a semiarid región of south-east Brazil. *Plant Species Biol.* 27, 191–200.

McCarthy, J.J., Canziani, O.F., Leary, N.A., *et al.*, 2001. *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge.

McGinnies, W.G., 1979. General description of desert areas. In: Goodall, D.W., Peery, R.A., Howes, K.M. (Eds.), *Arid Land Ecosystems: Structure, Functioning and Management*, vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 5–19.

Meiado, M.V., De Albuquerque, L.S.C., Rocha, E.A., Rojas-Aréchiga, M., Leal, I.R., 2010. Seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to environmental factors. *Plant Species Biol.* 25, 120–128.

Núñez, M.N., 2006. El clima esperado para la Argentina hacia fines del siglo XXI. *Ciencia Hoy* 16, 16–21.

Ooi, M.K.J., Auld, T.D., Denham, A.J., 2009. Climate change and bet-hedging: interactions between increased soil temperatures and seed bank persistence. *Glob. Change Biol.* 15, 2375–2386.

Pérez-Sánchez, R.M., Jurado, E., Chapa-Vargas, L., Flores, J., 2011. Seed germination of Southern Chihuahuan Desert plants in response to elevated temperatures. *J. Arid Environ.* 75, 978–980.

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

Ramírez-Padilla, C.A., Valverde, T., 2005. Germination responses of three congeneric cactus species (*Neobuxbaumia*) with differing degrees of rarity. *J. Arid Environ.* 61, 333–343.

Rodríguez-Morales, J., Guillén, S., Casas, A., 2013. Consecuencias de la domesticación de *Stenocereus stellatus* en el tamaño de las semillas y en la germinación en un gradiente de estrés hídrico. *Bot. Sci.* 91, 485–492.

Rojas-Aréchiga, M., Vázquez-Yanes, C., 2000. Cactus seed germination: a review. *J. Arid Environ.* 44, 85–104.

Simão, E., Takaki, M., Cardoso, V.J.M., 2010. Germination response of *Hylocereus setaceus* (Salm-Dyck ex DC.) Ralf Bauer (Cactaceae) seeds to temperature and reduced water potentials. *Braz. J. Biol.* 70, 135–144.

Sosa Pivatto, M., Funes, G., Ferreras, A.E., Gurvich, D.E., 2014. Seed mass, germination and seedling traits for some central Argentinian cacti. *Seed Sci. Res.* 24, 71–77.

Tobe, K., Zhang, L., Qiu, G.Y., Shimizu, H., Omasa, K., 2001. Characteristics of seed germination in five non-halophytic Chinese desert shrub species. *J. Arid Environ.* 47, 191–201.

Villela, F.A., Doni Filho, L., Sequeira, E.L., 1991. Tabela de potencial osmótico em função da concentração de polietileno glicol 6.000 e da temperatura. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 26, 1957–1968.

Whitford, W.G., 2002. *Ecology of Desert Systems*. Academic Press, San Diego.

Zeng, Y.J., Wang, Y.R., Zhang, J.M., 2010. Is reduced seed germination due to water limitation a special survival strategy used by xerophytes in arid dunes? *J. Arid Environ.* 74, 508–511.

Supplementary data

Appendix A

Appendix 1. Generalized linear model assessing the effect of temperature, water potential and their interaction (Temperature x Water potential) on germination percentage of each of the six species under study. (df) degrees of freedom; (Resid. df) residual degrees of freedom; (Resid. Dev) residual deviance. p-value of χ^2 test used to evaluate the significance of explanatory variables. In bold, p-values used to interpret results.

Species	Response variable	Germination Percentage				
	Explanatory variables	df	Deviance	Resid. df	Resid. Dev	p-value
<i>Echinopsis candicans</i>	Temperature	1	7.511	38	370.702	0.0061
	Water potential	3	299.725	35	70.977	<0.0001
	Temperature x Water potential	3	47.494	32	23.483	<0.0001
<i>Gymnocalycium bruchii</i>	Temperature	1	109.137	38	299.390	<0.0001
	Water potential	3	257.773	35	41.617	<0.0001
	Temperature x Water potential	3	5.619	32	35.998	0.1317
<i>Gymnocalycium capillense</i>	Temperature	1	104.520	38	331.037	<0.0001
	Water potential	3	278.009	35	53.028	<0.0001
	Temperature x Water potential	3	21.023	32	32.005	0.0001
<i>Gymnocalycium mostii</i>	Temperature	1	102.846	38	294.996	<0.0001
	Water potential	3	156.754	35	138.242	<0.0001
	Temperature x Water potential	3	93.788	32	44.454	<0.0001
<i>Gymnocalycium quehlianum</i>	Temperature	1	94.640	36	366.345	<0.0001
	Water potential	3	260.819	33	105.526	<0.0001
	Temperature x Water potential	3	57.287	30	48.239	<0.0001
<i>Parodia mammulosa</i>	Temperature	1	53.890	38	69.920	<0.0001
	Water potential	3	38.740	35	31.180	<0.0001
	Temperature x Water potential	3	10.440	32	20.740	0.0152

Appendix 2. F and p-value of linear models assessing the effect of treatments consisting of combinations of temperature and water potential (different levels for each species, see text) on mean germination time (T_{50}) and seedling height and width. In bold, significant p-values used to interpret results.

Species	T_{50}		Height		Width	
	F	p-value	F	p-value	F	p-value
<i>Echinopsis candicans</i>	16.1419	0.0005	30.91	<0.0001	75	<0.0001
<i>Gymnocalycium bruchii</i>	1.429	0.2763	52.6296	<0.0001	60.91	<0.0001
<i>Gymnocalycium capillense</i>	4.502	0.0078	71.78	<0.0001	110.44	<0.0001
<i>Gymnocalycium mostii</i>	0.547	0.7036	63.3191	<0.0001	169.2076	<0.0001
<i>Gymnocalycium quehlianum</i>	3.416	0.0449	215.17	<0.0001	264.93	<0.0001
<i>Parodia mammulosa</i>	0.981	0.3674	20.9842	<0.0001	65.8332	<0.0001

XI. Conclusiones generales.

En conclusión, plántulas suculentas cultivadas bajo plantas nodrizas tuvieron alto Φ_{PSII} y baja ETR que aquellas desarrollándose bajo la luz del sol directa. RWC, proporción R/S, así como RGR y sus componentes variaron en respuesta a microambientes para algunas especies, pero no siempre. En este estudio se trasplantaron plántulas bajo plantas nodrizas y en espacios bajo la luz solar directa. La respuesta fisiológica y morfológica de plántulas desde semillas sembradas en el campo aún debe ser evaluado, pero mayor supervivencia se ha encontrado bajo plantas nodrizas para plántulas cultivadas a partir de semillas que para aquellas en espacios abiertos (Flores *et al.* 2004). Este es el primer estudio que evalúa las respuestas de crecimiento, tanto a nivel fisiológico como morfológico, en plántulas de especies suculentas bajo plantas nodriza y bajo alta radiación solar. Estos resultados nos dan una mejor comprensión de los mecanismos de plántulas suculentas para sobrevivir bajo estrés ambiental, y esto podría tener implicaciones importantes para la planificación de prácticas de reforestación y usos rurales de la tierra, así como para predecir el impacto del cambio climático sobre la regeneración natural del desierto. Aquí se ha demostrado que las plántulas suculentas pueden estar respondiendo a la radiación elevada no necesariamente con la morfología, sino también con cambios fisiológicos para compensar el crecimiento.

La investigación aquí presentada añade información sobre los efectos combinados de temperatura y potencial hídrico en la germinación y crecimiento de plántulas de las montañas del centro de Argentina. Se detectó que la germinación a bajos potenciales hídricos en cactáceas de ambientes méxicos fue similar a la de especies de ambientes áridas de la misma familia. Con estos resultados se espera un fracaso en el establecimiento de las especies estudiadas ante un posible cambio climático, esperando una baja en la precipitación y aunemnto en las temperaturas.

XII. Perspectivas.

Se presenta aquí el primer experimento de campo evaluando variables de fluorescencia de la clorofila para especies suculentas como mecanismos de efecto nodriza, así que no hay otros resultados de campo para comparar; sin embargo, en general se cumplieron nuestras expectativas. Por ello es indispensable seguir evaluando más especies que habiten zonas áridas y semiáridas, y así poder tener un panorama más amplio del comportamiento de estas especies.

Para poder tener un entendimiento del comportamiento del establecimiento de especies de las montañas del centro de Argentina, es indispensable evaluar también las etapas de plántula en condiciones de temperaturas y potenciales hídricos.