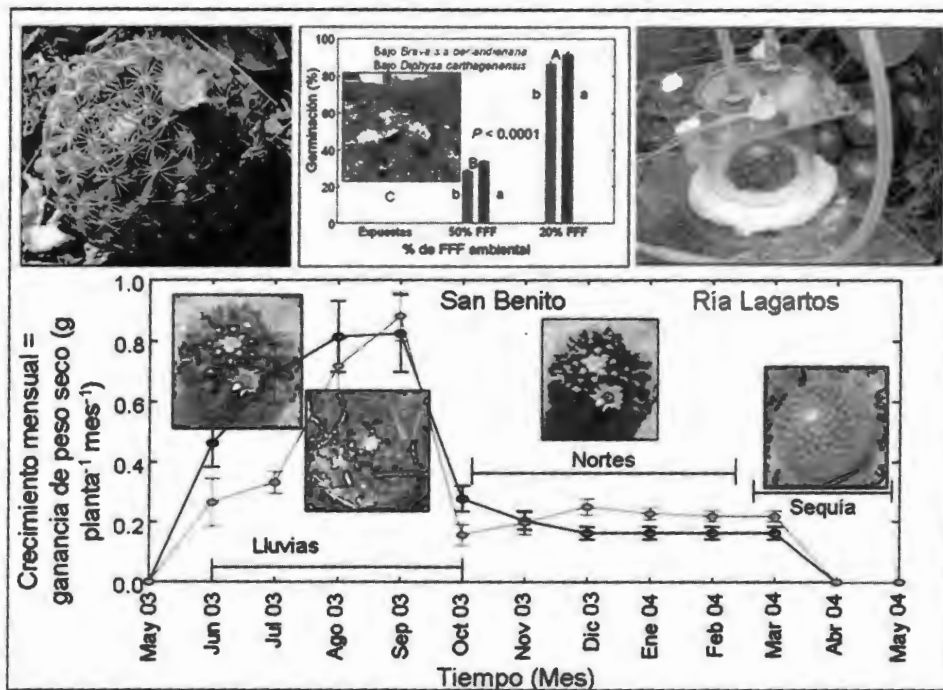


103gr4 qb.

DOCTORADO EN CIENCIAS Y BIOTECNOLOGÍA DE PLANTAS

Microambiente, asimilación de CO₂, crecimiento, germinación y establecimiento de *Mammillaria gaumeri* (Cactaceae), especie rara y endémica de la costa norte de Yucatán



M.C. José Carlos Cervera Herrera

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C.

**DOCTORADO EN CIENCIAS Y
BIOTECNOLOGÍA DE PLANTAS**

**Microambiente, asimilación de CO₂, crecimiento,
germinación y establecimiento de *Mammillaria
gaumeri* (Cactaceae), especie rara y endémica
de la costa norte de Yucatán**

Tesis que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias presenta:

M.C. José Carlos Cervera Herrera

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C.

Mérida, Yucatán, México

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó en la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, bajo la dirección de los doctores José Luis Andrade Torres y Eric Alexander Graham Walls. Gracias a ambos por sus enseñanzas, su apoyo incondicional, pero sobre todo por su amistad.

Agradezco al Centro de Investigación Científica de Yucatán todo el apoyo brindado, tanto económico, como de tiempo e infraestructura durante mi formación. Asimismo, agradezco el apoyo económico recibido a través de becas al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, beca crédito No. 144376), al Fondo Mixto CONACYT-Gobierno del Estado de Yucatán y a UC-MEXUS-CONACYT, instituciones, que junto con PIFOP-CONACYT, financiaron el trabajo realizado.

A mi comité tutorial, integrado por los doctores Armando Escamilla Bencomo (q.e.p.d), Rafael Durán García y Paula Jackson, mi respeto y agradecimiento, ya que su dedicación permitió que este trabajo llegara a buen término. A los doctores Roger Orellana, Juan Manuel Dupuy, Erick De la Barrera y Oscar Briones, por su completísima revisión del manuscrito. Sus sugerencias y críticas aumentaron la calidad del trabajo.

A Téc. José Luis Simá Gómez, gracias por tantas horas compartidas. Sin tu colaboración este trabajo no hubiera podido realizarse. Gracias por tu esfuerzo, tus ideas y sugerencias, gracias por estar conmigo paso a paso.

A la doctora Martha Méndez por compartir sus ideas y sitios de trabajo. Gracias por ser tan entusiasta y por apoyarme siempre. A la doctora Celene Espadas gracias por las sugerencias, mapas y las discusiones acerca de las áreas de endemismo. Al doctor Jorge Argáez, por su ayuda con parte de los análisis estadísticos.

A Paulino Simá y Filogonio May, por su ayuda en la identificación de especies. A Roberth Us Gabriel Dzib, Alfredo Dorantes y Miguel Fernández, gracias por tenderme la mano durante el trabajo de campo.

A Armando Escamilla Bencomo, tu excelencia como ser humano me acompañará siempre. La calidad, la integridad y el compromiso que pedías y otorgabas estará presente en todos los aspectos de mi vida.

Al amor de mi vida. María Fernanda, tu compromiso, tu aliento, y tu amor son el motor que me lleva a ser mejor cada día. Gracias por coincidir y compartir conmigo todo lo que te hace ser tan maravillosa.

A mis padres Alicia, Carlos, Gloria Liz y Rafael.
Gracias por tanto amor, confianza, paciencia, comprensión.
Gracias por enseñarme que no hay mayor éxito que una familia unida.

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN GENERAL	5
Objetivos	7
Literatura citada	8
Capítulo I. Seasonal patterns of CO₂ uptake and optimal light microhabitats for <i>Mammillaria gaumeri</i>, a rare cactus endemic to northern Yucatan	13
1.1 Introduction	13
1.2 Materials and methods	14
1.2.1 Field sites	14
1.2.2 Microclimate and gas exchange	15
1.2.3 Growth	16
1.2.4 Statistical analysis	17
1.3 Results	18
1.3.1 Light microenvironment	18
1.3.2 Microclimate	19
1.3.3 Gas exchange	22
1.3.4 Growth	24
1.4 Discussion	24
1.5 Literature cited	30
Capítulo II. Microhabitats, germination and establishment for <i>Mammillaria gaumeri</i> (Cactaceae), a rare species from Yucatan	35
2.1 Introduction	35
2.2 Materials and methods	37
2.2.1 Study site	37
2.2.2 Seeds	38
2.2.3 Field experiments	38

2.2.4 Laboratory experiments	39
2.3 Results	41
2.3.1 Microclimate in open sites and under shrubs	41
2.3.2 Germination experiments	42
2.3.3 Seedling survival in the field	44
2.3.4 Extreme temperature tolerance	47
2.4 Discussion	49
2.5 Literature cited	53
Capítulo III. Vía metabólica de asimilación de carbono, fotosíntesis y concentración de pigmentos fotosintéticos en plántulas de <i>Mammillaria gaumeri</i>, una cactácea rara y endémica del norte de Yucatán	59
3.1 Introducción	59
3.2 Materiales y métodos	63
3.2.1 Semillas	63
3.2.2 Plántulas	63
3.2.3 Acidez tisular	63
3.2.4 Pigmentos fotosintéticos	64
3.2.5 Relación volumen/superficie	64
3.2.6 Análisis estadístico	65
3.3 Resultados	65
3.3.1 Acidez tisular	65
3.3.2 Pigmentos fotosintéticos	65
3.3.3 Relación volumen/superficie	68
3.4 Discusión	68
3.5 Literatura citada	74
DISCUSIÓN GENERAL	77
Literatura citada	82
CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS	87

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1.1. Distribution of <i>Mammillaria gaumeri</i> and field sites.	15
Fig. 1.2. Sigmoid regression between plant size and areole dry weight.	17
Fig. 1.3. (A) Frequency of <i>Mammillaria gaumeri</i> individuals encountered with respect to the percentage of total daily photosynthetic photon flux (PPF) received, relative to the PPF measured 5 m above the ground. (B) Distribution of light microenvironments at San Benito and Ría Lagartos.	20
Fig. 1.4. Linear regression between plant size and percentage of total daily photosynthetic photon flux received, relative to the PPF measured 5 m above the ground.	21
Fig. 1.5. Daily time courses of air temperature, photosynthetic photon flux, soil water potential, and water vapour pressure deficit, during clear days in the dry, rainy and "northwinds" seasons for San Benito and Ría Lagartos.	23
Fig. 1.6. Instantaneous net CO ₂ uptake of <i>Mammillaria gaumeri</i> in the field on clear days in San Benito and Ría Lagartos in the dry, rainy and "northwinds" seasons.	25
Fig. 1.7. Average monthly growth for <i>Mammillaria gaumeri</i> in Ría Lagartos and San Benito from May 2003 to May 2004.	26
Fig. 1.8. Annual dry weight gain for <i>Mammillaria gaumeri</i> individuals of different plant sizes receiving four different percentages of total daily photosynthetic photon flux.	27
Fig. 2.1. Germination for <i>Mammillaria gaumeri</i> seeds after 15 d in the field at open sites and under the canopy of <i>Bravaisia berlandieriana</i> in San Benito and <i>Diphyssa carthagenensis</i> in Ría Lagartos receiving 50% and 20% of the total PPF.	44
Fig. 2.2. Effect of temperature on the final germination for <i>Mammillaria gaumeri</i> .	45
Fig. 2.3. Effect of PPF level on the final germination for <i>Mammillaria gaumeri</i> .	45
Fig. 2.4. Effect of substrate water potential on the final germination for <i>Mammillaria gaumeri</i> .	46
Fig. 2.5. Survivorship curves for <i>Mammillaria gaumeri</i> seedlings planted during the rainy season in (A) Ría Lagartos at open sites and under the canopy of <i>D. carthagenensis</i>	47

- and (B) in San Benito at open sites and under the canopy of *B. berlandieriana*.
- Fig. 2.6. Effect of PPFD level on the volume/surface relationship 48
Mammillaria gaumeri seedlings planted during the rainy season in open sites and under the canopy of *D. carthagenensis* in Ria Lagartos and *B. berlandieriana* in San Benito, receiving 50% and 20% of total PPF.
- Fig. 2.7. Effect of high and low temperature treatments on the 50
uptake of neutral red into chlorenchyma cells for newly germinated *Mammillaria gaumeri* seedlings maintained in a growth chamber for 4 wk at the indicated diurnal/nocturnal temperatures.
- Fig. 3.1. Ciclo diario de la acidez tisular en plántulas de 66
Mammillaria gaumeri de una semana de edad creciendo bajo los flujos de fotones para fotosíntesis (FFF) indicados.
- Fig. 3.2. Ciclo diario de la acidez tisular en plántulas de 67
Mammillaria gaumeri de cuatro semanas de edad creciendo bajo los flujos de fotones para fotosíntesis (FFF) indicados.
- Fig. 3.3. Acidez tisular en plántulas de *Mammillaria gaumeri* de 68
una semana de edad creciendo bajo cuatro tratamientos de flujo de fotones para fotosíntesis (FFF).
- Fig. 3.4. Acidez tisular en plántulas de *Mammillaria gaumeri* de 70
cuatro semanas de edad creciendo bajo cuatro tratamientos de flujo de fotones para fotosíntesis (FFF).
- Fig. 3.5. Efecto de cuatro tratamientos de flujo de fotones para 72
fotosíntesis (FFF) sobre la relación volumen/superficie (v/s) en plántulas de *Mammillaria gaumeri* de cuatro semanas de edad.

LISTA DE ABREVIATURAS Y UNIDADES

δe	Déficit de presión de vapor de agua
ΔH^+	Valor delta ácido
μmol	Micromol
ψ	Potencial hídrico del sustrato
ψ_s	Potencial hídrico del suelo
$^{\circ}\text{C}$	Grados Celsius
ANCOVA	Análisis de covarianza
ANOVA	Análisis de varianza
CO_2	Bióxido de carbono
CAM	Metabolismo ácido de las Crasuláceas
cm	Centímetro
d	Día
ES	Error estándar
FFF	Flujo de fotones para fotosíntesis
Ha	Hectárea
LT_{50}	Temperatura letal
m	Metro
min	Minuto
mm	Milímetro
mmol	Milimol
MPa	Megapascales
N	Normalidad
NaOH	Hidroxido de sodio
nm	Nanómetro
PEPC	Fosfoenol piruvato carboxilasa
PPF	Photosynthetic photon flux
RuBP	Ribulosa 1,5 bifosfato
Rubisco	Ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa
UICN	Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza
kPa	Kilopascales
s	Segundo
SE	Standard error
v/s	Relación volumen superficie
v/v	Concentración volumen/volumen
W	Watt
wk	Week

RESUMEN

Mammillaria gaumeri es una cactácea rara y endémica de la costa norte de Yucatán. Es considerada amenazada debido a su distribución restringida, a su baja tasa de crecimiento, el escaso reclutamiento de nuevos individuos a las poblaciones y a la fragmentación del hábitat. Con el fin de ayudar a obtener un plan de manejo efectivo para esta especie, se planteó un estudio acerca de los microhábitats óptimos para la asimilación de carbono y crecimiento, para la germinación de semillas y para el establecimiento de plántulas. Se realizaron mediciones simultáneas de micrometeorología y asimilación neta de CO₂ durante las estaciones de sequía, lluvias y "nortes" en una comunidad de matorral de duna costera y en otra de selva baja caducifolia. Mensualmente se determinó el crecimiento mediante el registro de las areolas nuevas y una ecuación de regresión tipo sigmoideo en la que se relacionó el tamaño de la planta y el peso seco de una areola, lo que permitió calcular la ganancia de peso seco para todos los tamaños de plantas.

Los patrones de asimilación de carbono fueron consistentes con los mostrados por plantas con el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM). La reducción en el potencial hídrico del suelo y el incremento en el déficit de presión de vapor condujeron a una reducción en la asimilación neta de CO₂ total diaria desde 18 mmol CO₂ m⁻² d⁻¹ para plantas bien hidratadas, hasta 1.3 mmol CO₂ m⁻² d⁻¹ para plantas con 30 días de sequía. Además, la ganancia anual de peso seco se incrementó linealmente con el tamaño de la planta y al incrementarse el flujo de fotones para fotosíntesis (FFF) incidente de 0 al 80% del total ambiental. Las plantas que recibieron >80% del FFF ambiental total presentaron la menor ganancia de peso seco. Los patrones estacionales de asimilación de CO₂ y crecimiento, reflejaron los déficits hídricos del suelo y de la atmósfera.

Los microhábitats óptimos de luz para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas fueron diferentes a aquéllos óptimos para la asimilación de carbono y el crecimiento de individuos adultos. La germinación de las semillas está finamente sincronizada con el microambiente característico de la estación lluviosa: la germinación es máxima cuando el potencial hídrico del suelo está entre -0.2 y 0.0 MPa y cuando el régimen térmico es de 30/20 °C. La germinación máxima (91.5 ± 0.38 %) y la mayor supervivencia de plántulas ocurrieron en

microhábitats que recibían el 20% del FFF total ambiental. Las plántulas que crecieron en esta condición tuvieron una mayor relación volumen/superficie (más agua almacenada en los tejidos). La fotosíntesis CAM se presentó inmediatamente después de la germinación y podría permitir la mayor ganancia de carbono porque con esta ruta, a niveles bajos de luz, se reducen las pérdidas por respiración mediante el reciclamiento del CO₂ producido internamente. La disponibilidad de agua es el factor limitante para el establecimiento de plántulas en ambientes áridos y semiáridos; sin embargo, debido a la baja tolerancia de las plántulas a las temperaturas extremas, una combinación de factores microambientales determina cuándo y dónde las plántulas pueden establecerse.

Perturbaciones de baja magnitud como aquéllas que provocan microhábitats medianamente expuestos podrían ser benéficas para el crecimiento y conservación de esta especie rara, ya que el mantenimiento de las poblaciones está basado principalmente en la longevidad. Sin embargo, si se incrementa la germinación y el establecimiento de plántulas a través de la conservación de la vegetación original, especialmente de las plantas nodriza, y mediante el desarrollo de un programa de irrigación *in situ* durante períodos críticos, también se podría incrementar el tamaño poblacional.

ABSTRACT

Mammillaria gaumeri is a rare, endemic globular cactus from northern Yucatan, which is considered threatened due to its restricted distribution, its low growth rates, the scarce recruitment of new individuals and habitat fragmentation. To help obtaining effective management plans for this species, a study on the optimal microhabitats for CO₂ uptake and growth, seed germination and seedling establishment was planned. Simultaneous measurements of micrometeorology and net CO₂ uptake were made during the dry, rainy, and "northwinds" seasons in both a coastal dune and a dry forest. Monthly growth was determined by monitoring the production of areoles and a sigmoid equation relating plant size and dry weight of an areole, to calculate dry weight gain for any plant size.

Patterns of CO₂ uptake in the three seasons were consistent with the crassulacean acid metabolism (CAM). The reduction in soil water potential and the increase in water vapour pressure deficit led to a reduction in net daily CO₂ uptake from 18 mmol CO₂ m⁻² d⁻¹ for well-watered plants, to 1.3 mmol CO₂ m⁻² d⁻¹ after 30 d of drought. Also, dry weight gain was maximum during the rainy season and there was no growth during the dry season. Annual dry weight gain increased linearly with plant size and with the percent of daily total ambient photosynthetic photon flux (PPF). Plants receiving > 80% of ambient PPF had the smallest dry weight gain. Seasonal patterns of CO₂ uptake and growth for *M. gaumeri* reflected soil and atmospheric water deficits. Optimal growth was achieved in exposed microhabitats receiving 60-80% of ambient PPF.

Light microhabitats for seed germination and seedling survival were different from those for growth and CO₂ uptake of adult individuals. Microclimatic requirements for seed germination are synchronized with those typical of the rainy season: germination was optimal at a soil water potential of -0.2 to 0.0 MPa and at a day/night temperature of 30/20 °C. Maximum germination (91.5 ± 0.38 %) and seedling survival (210 d) occurred in microhabitats receiving 20% of total ambient PPF. Seedlings growing under this condition had a greater volume/surface area relationship (more water stored within their tissues) than those receiving 50% of total ambient PPF. Seedlings exhibited CAM right after germination which might allow a higher carbon gain under low light levels due to reduction of losses by respiration through recycling of

internally produced CO₂. Water availability is the limiting factor for seedling establishment in arid and semi-arid environments; however, because *M. gaumeri* seedlings had a low tolerance to extreme temperatures, a combination of microclimatic factors determined where and when a seedling could establish and survive.

Low magnitude disturbances such as clearing of small areas resulting in more exposed microhabitats may be beneficial for growth and conservation of this rare species, since maintenance of its populations is based mainly on longevity. However, increasing seed germination and seedling survival through protection of native vegetation, especially nurse plants, and the development of an *in situ* irrigation program, can also increase population size.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La pérdida o reducción del hábitat natural de una especie causada por las actividades humanas puede reducir los tamaños poblacionales de las especies vegetales y provocar la extinción local o global de algunas de ellas, especialmente a las especies raras, consideradas las más vulnerables (Primack *et al.*, 2001). El grado de rareza y la vulnerabilidad de las especies a la extinción involucran al menos tres aspectos: la amplitud del área de distribución geográfica, la especificidad en requerimientos ambientales y los tamaños poblacionales (Kruckeberg & Rabinowitz, 1985). Así, especies con distribución restringida, alta especificidad de hábitat y tamaño poblacional pequeño son más raras y más vulnerables a la destrucción del hábitat, que especies de distribución más amplia, con requerimientos de hábitat menos específicos y mayores tamaños poblacionales.

México es el centro de diversificación más importante de la familia Cactaceae, la cual tiene una alta proporción de especies raras y amenazadas (Hernández & Godínez-Álvarez, 1994). El 40% de las aproximadamente 700 especies que crecen en el país están incluidas en la Norma Oficial Mexicana de protección de especies nativas de flora y fauna silvestre (Diario Oficial de la Federación, 2001; De la Barrera y Andrade, 2005). Además, 45.7% de las cactáceas están incluidas en el Libro Rojo de IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, Walter & Gillet, 1998). Sin embargo, la inclusión de estas especies en las listas de las agencias de conservación muy frecuentemente se ha basado en observaciones aisladas y en muy pocos datos científicos (Contreras & Valverde, 2002).

A pesar de los avances en relación a la fisiología de la germinación de semillas (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000), biología reproductiva (Méndez *et al.*, 2005), establecimiento de plántulas y demografía (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003), aún se sabe muy poco acerca de cómo proteger y manejar poblaciones de cactáceas; la conservación de especies raras y amenazadas se ha limitado a la evaluación de sus localidades y a los esfuerzos de re-establecimiento, con los datos meteorológicos de estaciones cercanas (Higgins *et al.*, 1997; Wiser *et al.*, 1998; Leirana-Alcocer & Parra-Tabla, 1999; Pfab & Witkowski, 2000). Prácticamente no existen estudios de los microambientes *in situ* ni su relación con la fisiología y el crecimiento de

estas especies. Los pocos estudios de demografía de cactáceas endémicas y amenazadas (Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Rae & Ebert, 2002; Méndez *et al.*, 2004) no permiten contestar la pregunta de cómo estas especies se desempeñan en condiciones naturales, sino que manejan los cambios poblacionales en términos de destrucción del hábitat y distribución actual.

La fisiología ecológica vegetal puede contribuir a la conservación de especies ya que se ocupa de los atributos fisiológicos particulares de una especie en el contexto de su ambiente natural. Esta disciplina contribuye a entender cómo los procesos fisiológicos afectan a la supervivencia, al crecimiento y a la reproducción de los individuos bajo las condiciones particulares del hábitat donde crecen (Zotz, 2000). Esta disciplina también estudia los rangos de tolerancia, los mecanismos de apropiación y la utilización de los recursos, la adaptación al estrés y la plasticidad de estos mecanismos ante un ambiente físico cambiante (Vázquez-Yanes, 1999). La aproximación ecofisiológica ha sido y es aún una herramienta muy poderosa. Por ejemplo, para cultivares con metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM), se ha llegado a un entendimiento tan detallado acerca de los efectos de la variación en la luz, la temperatura y la humedad del suelo sobre la tasa de asimilación de carbono, tanto de agaves como el tequilero y el henequén, como de cactáceas como la pitahaya y el nopal, que ha sido posible modelar su productividad bajo diferentes escenarios (Acevedo *et al.*, 1983; Nobel, 1985; García de Cortázar & Nobel, 1992; Nobel *et al.*, 1998; Nobel & De la Barrera, 2004). En contraste, existe muy poca información básica sobre la fisiología, las tasas de crecimiento *in situ*, y los requerimientos ambientales de cactáceas raras y amenazadas.

Mammillaria gaumeri (Britton y Rose) Orcutt es una cactácea globular rara y endémica del matorral de duna costera y de la selva baja caducifolia espinosa de la costa norte de Yucatán (Durán *et al.*, 1998). Se le considera amenazada ya que estas comunidades vegetales han sido fragmentadas por la urbanización, la ganadería y la agricultura (Flores & Espejel 1994), actividades que pueden modificar el ambiente físico de un ecosistema ya que alteran la estructura de la vegetación (Chen *et al.*, 1999). Estudios previos sobre los factores que afectan la abundancia, distribución y supervivencia de plántulas de esta especie sugieren que los microambientes óptimos para el crecimiento de adultos y el establecimiento de plántulas son diferentes, ya que los adultos tienen mayor tamaño en ambientes expuestos y el establecimiento

ocurre únicamente en ambientes sombreados (Leirana-Alcocer & Parra-Tabla 1999).

Las restricciones impuestas a la germinación de semillas y a la supervivencia de plántulas debidas a la radiación elevada, las temperaturas extremas y la escasez de agua, pueden ser reducidas por la sombra provista por la copa de arbustos perennes, frecuentemente llamadas plantas nodriza (Franco & Nobel, 1989). Sin embargo, un estudio demográfico reciente mostró que el reclutamiento de nuevos individuos es un evento raro, ya que las poblaciones están compuestas principalmente por individuos adultos y en la mayoría de las poblaciones no existen plántulas (López-Jiménez, 2001).

Por otro lado, se ha demostrado que la supervivencia de cactáceas está positivamente correlacionada con la edad y el tamaño del individuo (Schmalzel *et al.*, 1995; Godínez-Álvarez *et al.*, 1999), así que las tasas de crecimiento de los individuos podrían ser utilizadas para predecir su supervivencia. El tiempo de floración también depende de la biomasa individual (García de Cortázar & Nobel, 1992; Bowers, 1996), y también existe una relación positiva entre el tamaño de la planta y la producción de frutos (Rae, 1995; Bullock & Martijena, 1998). Esto sugiere, entonces, que la supervivencia y posible expansión de las poblaciones de cactáceas raras y amenazadas dependería de la productividad primaria de sus miembros.

Debido a que se le ha dado poca atención a la variabilidad en el microambiente o a los patrones de respuesta de las plantas a la heterogeneidad microambiental (Bell & Lechowics, 1994), muchos estudios ecológicos de plantas amenazadas carecen de este tipo de aproximación, que podría ser útil para generar la información suficiente para evaluar las tasas vitales de la población y poder aplicar los modelos de conservación de manera más efectiva (Doak & Mills, 1994; Schemske *et al.*, 1994). En este estudio, se caracterizaron los microambientes de dos poblaciones, así como la fisiología de *Mammillaria gaumeri* con el fin de determinar:

- ◆ Los requerimientos microambientales óptimos para la germinación y el establecimiento de plántulas.
- ◆ El efecto de tres niveles de sombra provista por dos especies de arbustos perennes sobre la disponibilidad de agua, temperatura y luz.

- ◆ La vía fotosintética y la asimilación neta de CO₂ de plántulas.
- ◆ El crecimiento de plántulas, su capacidad de almacenamiento de agua y su tolerancia a temperaturas extremas.
- ◆ Los patrones estacionales de la asimilación neta de CO₂ de individuos adultos.
- ◆ El crecimiento anual de individuos adultos de diferente tamaño, en diferentes microambientes de luz.

La información generada permitirá responder las siguientes preguntas:

¿Cuáles son los microhábitats óptimos para la germinación de semillas, para el establecimiento de plántulas y para el crecimiento de individuos adultos? ¿cuán específicos y cuán diferentes son los requerimientos para cada estadio? ¿cuáles son las principales causas de mortalidad de plántulas? ¿cuál es la tolerancia de las plántulas a temperaturas extremas? los arbustos perennes ¿mejoran el microambiente para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas? ¿en qué períodos ocurre la mayor ganancia de carbono?

Finalmente, el estimar la diversidad microambiental dentro y entre poblaciones, así como la tasa de crecimiento, permitirá determinar sitios y períodos particulares de estrés o alta productividad, establecer planes de manejo que pudieran ser efectivos y que aumenten el establecimiento de plántulas y la tasa de crecimiento de adultos. Además, contribuirá a los esfuerzos de propagación que actualmente se llevan a cabo en el Centro de Investigación Científica de Yucatán y en la localización de sitios para la posible re-introducción de esta especie amenazada y así ayudar a aumentar la probabilidad de éxito de los programas de manejo.

LITERATURA CITADA

Acevedo E, Badilla I, Nobel PS. 1983. Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* **72**: 775-780.

LITERATURA CITADA

- Acevedo E, Badilla I, Nobel PS. 1983.** Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* **72**: 775-780.
- Bell G, Lechowicz M. 1994.** Spatial heterogeneity at small scales and how plants respond to it. In: Caldwell M, Pearcy R, eds. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. San Diego: Academic Press.
- Bowers JE. 1996.** More flowers or new cladodes? Environmental correlates and biological consequences of sexual reproduction in a Sonoran Desert prickly pear cactus, *Opuntia engelmannii*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **123**: 34-40.
- Bullock SH, Martijena NE. 1998.** Growth and reproduction in forest trees of the cactus *Opuntia excelsa*. *Biotropica* **30**: 553-558.
- Chen J, Saunders SC, Crow TR, Naiman RJ, Brosofske KD, Mroz GM, Brookshire BL, Franklin JF. 1999.** Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology. *BioScience* **49**: 288-297.
- Contreras C, Valverde T. 2002.** Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* **51**: 89-102.
- De la Barrera E, Andrade JL. 2005.** Challenges to plant mega-diversity: how environmental physiology can help. *New Phytologist* **167**: 5-8.
- Diario Oficial de la Federación. 2001.** Norma Oficial Mexicana que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras, y las sujetas a protección especial y que establece especificaciones para su protección. NOM-059-ECOL. 2001. México, Distrito Federal.
- Doak D, Mills L. 1994.** A useful role for theory in conservation. *Ecology* **75**: 615-626.
- Durán R, Trejo-Torres JC, Ibarra G. 1998.** Endemic phytotaxa of the Peninsula of Yucatán. *Harvard Papers in Botany* **3**: 263-273.
- Esparza-Olguín L, Valverde T, Elena Vilchis-Anaya E. 2002.** Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Conservation Biology* **103**: 349-359.

- García de Cortázar V, Nobel PS. 1991.** Prediction and measurement of high annual productivity for *Opuntia ficus-indica*. *Agricultural and Forest Meteorology* **56**: 261-272.
- García de Cortázar V, Nobel PS. 1992.** Biomass and fruit production for the prickly pear cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **117**: 558-562
- Godínez-Alvarez H, Valiente-Banuet A, Banuet LV. 1999.** Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, México. *Canadian Journal of Botany/Revue Canadienne de Botanique* **77**: 203-208.
- Godínez-Álvarez H, Valverde T, Ortega-Baes P. 2003.** Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* **69**: 173-203.
- Hernández HM, Godínez-Álvarez H. 1994.** Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botanica Mexicana* **26**: 33-52.
- Higgins SI, Azorin EJ, Morris MJ. 1997.** A dynamic ecological model as a tool for conflict resolution in an invasive-alien-plant, biological control and native-plant scenario. *Ecological Economics* **22**: 141-154.
- Kruckeberg AR, Rabinowitz D. 1985.** Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* **16**: 447-479.
- Leirana-Alcocer J, Parra-Tabla V. 1999.** Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *Journal of Arid Environments* **41**: 421-428.
- López-Jiménez L. 2001.** *Distribución, abundancia y estructura poblacional de Mammillaria gaumeri Orcutt, especie rara y endémica de Yucatán.* Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico Agropecuario No. 2. Conkal, Yucatán, México.
- Méndez M, Durán R, Dorantes A, Dzib G, Simá L, Simá P, Orellana R. 2005.** Floral demography and reproductive system of *Pterocereus gaumeri*, a rare columnar cactus endemic to Mexico. *Journal of Arid Environments* **62**: 363-376.
- Méndez M, Durán R, Olmsted I. 2004.** Population dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a rare and endemic columnar cactus of Mexico. *Biotropica* **36**: 492-504.

- Pterocereus gaumeri*, a rare columnar cactus endemic to Mexico. *Journal of Arid Environments* 62: 363-376.
- Méndez M, Durán R, Olmsted I. 2004.** Population dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a rare and endemic columnar cactus of Mexico. *Biotropica* 36: 492-504.
- Nobel PS. 1985.** PAR, water and temperature limitations on the productivity of cultivated *Agave fourcroydes* (Henequen). *Journal of Applied Ecology* 22: 157-173.
- Nobel PS, Castañeda M, North G, Pimienta-Barrios E, Ruiz A. 1998.** Temperature influences on leaf CO₂ exchange, cell viability and cultivation range for *Agave tequilana*. *Journal of Arid Environments* 39: 1-9.
- Nobel PS, De la Barrera E. 2004.** CO₂ uptake by the cultivated hemiepiphytic cactus, *Hylocereus undatus*. *Annals of Applied Biology* 144: 1-8.
- Pfaff MF, Witkowski ETF. 2000.** A simple population viability analysis of the critically endangered *Euphorbia clivicola* R.A. Dyer under four management scenarios. *Biological Conservation* 96: 263-270.
- Primack R, Rozzi R, Feisinger P, Dirzo R, Massardo F. 2001.** *Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Rae JG. 1995.** Aspects of the population and reproductive ecology of the endangered fragrant prickly-apple cactus [*Cereus eriophorus* var. *fragrans* (Small) L. Benson]. *Castanea* 60: 225-269.
- Rae JG, Ebert TA, 2002.** Demography of the endangered fragrant prickly-apple cactus, *Harrisia fragrans*. *International Journal of Plant Sciences* 163: 631-640.
- Rojas-Aréchiga M, Vázquez-Yanes C. 2000.** Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* 44: 85-104.
- Schemske DW, Husband BC, Ruckelshaus MH, Goodwillie C, Parker IM, Bishop JG. 1994.** Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- Schmalzer RJ, Reichenbacher FW, Rutman S. 1995.** Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño* 42: 332-348.
- Vázquez-Yanes C. 1999.** La fisiología ecológica de las plantas. En: *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*.

- Wiser SK, Peet RK, White OS. 1998.** Prediction of rare-plant occurrence: A southern Appalachian example. *Ecological Applications* **8**: 909-920.
- Zotz G. 2000.** Size-related intraspecific variability in physiological traits of vascular epiphytes and its importance for plant physiological ecology. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **3**: 19-28.

CAPÍTULO 1.

Seasonal patterns of CO₂ uptake and optimal light microhabitats for *Mammillaria gaumeri*, a rare cactus endemic to northern Yucatan.

1.1 INTRODUCTION

Mexico is the most important centre for diversity of the family Cactaceae, which is considered one of the most threatened taxa. Of the 850 species native to Mexico, 285 are enlisted in the National Government Document for the Protection of Flora and Fauna as threatened or in any degree of danger (NOM-059-ECOL-2001). *Mammillaria gaumeri* (Britton & Rose) Orcutt is a rare globular cactus endemic to the Yucatan Peninsula that occurs only in the northern coast (Fig. 1.1) and is restricted to the coastal sand dune scrubland and the tropical dry deciduous forest (Durán *et al.*, 1998). These plant communities are fragmented by human activities such as road construction, cattle range management, and agriculture (Flores and Espejel, 1994) that alter the vegetation, soil structure and microclimate (Chen *et al.*, 1999).

The influence of microclimatic factors on processes such as photosynthesis and respiration directly affect plant productivity (Jones, 1985). Additionally, the spatial and temporal variation of microclimatic factors affect diverse processes such as seedling and adult individuals' survival, clonal architecture, and growth habit (Kephart and Paladino, 1997); such microclimatic information could be vital for field studies and the elaboration of models and management plans for endangered plant species. However, little attention has been given to small-scale microclimatic variability or to plant responses to microclimatic heterogeneity (Bell and Lechowics, 1994). As a consequence, many ecological studies on threatened plants lack basic microclimatic information that is necessary to apply conservation models for effective management (Schemske *et al.*, 1994).

Strategies for conservation of rare and endangered plants also must take in account plant size, since mortality rates generally decrease with plant size, while fecundity and growth rates increase (Zotz, 2000). Because survival of cacti is positively correlated with age and size (Schmalzel *et al.*, 1995; Godínez-Alvarez *et al.*, 1999), individual growth

rates can be predictive of survival. Time of flowering also depends on individual biomass (García de Cortázar and Nobel, 1992; Bowers 1996), and a positive relationship exists between plant size and the production of fruits (Rae 1995; Bullock and Martijena, 1998). Because many cactus species can reproduce vegetatively as well as sexually, the survival and possible population growth of endangered and endemic species may depend directly on the primary productivity of its members. Therefore, determining how rapidly individuals in a population are growing and under which environmental stresses they are living are important considerations for understanding the dynamics of endemic populations of cactus.

Microclimate factors were simultaneously measured with net CO₂ uptake and growth for *M. gaumeri* in the field. The characterization of local microclimates and their influence on productivity was then used to predict individual plant growth rates under different conditions and determine particular periods of productivity and stress. This information will be useful for conservation and management plans, especially in propagation efforts and identification of appropriate sites for the reintroduction of this endangered species.

1.2 MATERIALS AND METHODS

1.2.1 Field sites

The climate of the northern coast of the Yucatan Peninsula is semi-arid with an average mean air temperature of 26 °C, a maximum of 45 °C, and a minimum of 10 °C (Thien *et al.*, 1982). The region receives < 700 mm average annual rainfall, most of which falls during the rainy season (June to October), with some precipitation in the “northwinds” season (November to February); a marked dry season occurs from March to May (Orellana, 1999). This study was conducted at San Benito (21°19'10" N, 89°30'40" W), a coastal dune scrubland, and Ría Lagartos (21°34'15" N, 88°06'40" W), a tropical dry deciduous forest (Fig. 1.1). The coastal dune vegetation of San Benito can reach from 3 to 5 m and common species are *Bravaisia berlandieriana* (Nees) T.F. Daniel (Acanthaceae), *Cordia sebestena* L. (Boraginaceae), *Coccoloba uvifera* (L.) L. (Polygonaceae), and several succulent plant species: *Agave angustifolia* Haw. (Agavaceae), *Acanthocereus tetragonus* (L.) Hummelinck (Cactaceae), *Opuntia dillenii* (Ker Gawl.) Haw. (Cactaceae), and *Myrmecophila christinae* var. *christinae* Carnevali & Gómez-Juárez (Orchidaceae). In the tropical dry deciduous forest, the

canopy height ranges from 10 to 15 m and most of the trees are leafless during the dry season. Most of the tree species in this community belong to the legume Family; some common tree species are *Acacia gaumeri* S.F. Blake, *Apoplanesia paniculata* C. Presl, *Caesalpinia gaumeri* Greenm., *Diphysa carthagenensis* Jacq, *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. and *Piscidia piscipula*. (L.) Sarg. Single (genets, non-aggregated) *M. gaumeri* individuals were encountered using a grid-like search pattern over one Ha for each site; all individuals encountered were mapped and initial measures were recorded during the last week of April 2003.

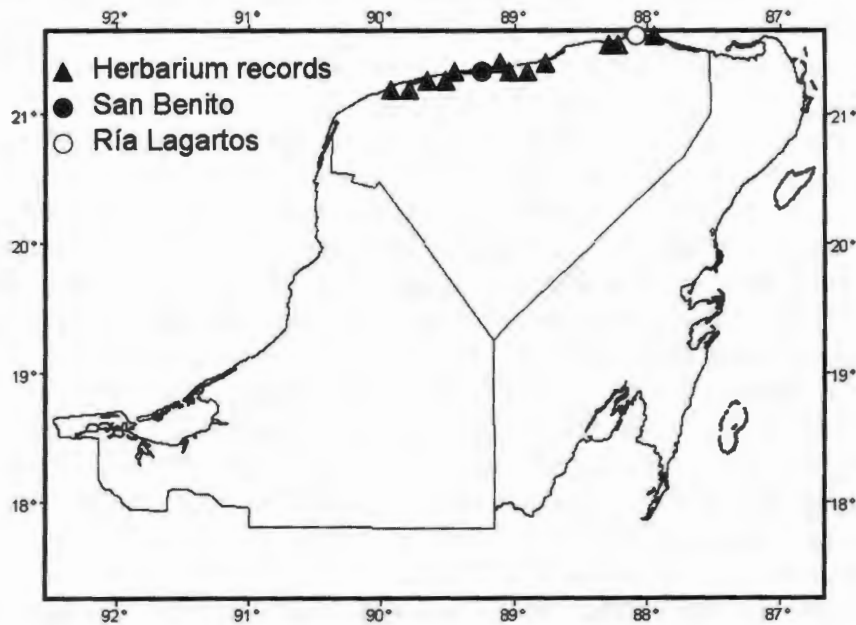


Fig. 1.1. Distribution of *Mammillaria gaumeri* and field sites: San Benito, a coastal dune scrubland (closed circles) and Ría Lagartos, a deciduous dry forest (open circles).

1.2.2 Microclimate and gas exchange

To characterize the local light microenvironment, photosynthetic photon flux (PPF) was measured during 48 h about 20 mm above 39 *M. gaumeri* individuals at each site. Twenty gallium arsenide phosphide photodiodes (Hamamatsu Corporation, Bridgewater, New Jersey, USA; Pontaller, 1990), previously calibrated against a quantum sensor (LI190S, LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA), were connected to a

datalogger (CR21X, Campbell Scientific Inc., Logan, Utah, USA) and measurements were made simultaneously with a reference sensor placed 5 m above the ground in an unshaded space. Also, the distribution of local light environments was measured along five 50 m transects: PPF was measured 20 cm above the ground in 40 randomly selected points across each transect using a quantum sensor (LI190s, LI-COR). Percentage of ambient light was calculated using the reference sensor placed 5 m above the ground.

In situ gas exchange was measured for 4 whole plants with a $1.0 \times 10^{-3} \text{ m}^3$ cylindrical acrylic chamber placed over the exposed stem which was sealed at the base of the stem with plastic putty. Four chambers were connected simultaneously to an infrared gas analyzer (LI-6400, LI-COR) via a set of solenoid valves and measurements were made automatically every 10 min for 72 h each season. For each replicate, the PPF 20 mm above each plant and plant temperature (measured with copper-constantan thermocouples 0.2 mm in diameter, inserted 2 mm within the plant) were recorded every five seconds by a data logger (CR21X, Campbell Scientific Inc., Logan, Utah, USA) equipped with a 32-channel multiplexer (AM416, Campbell Scientific) and 10-min means were stored in a solid-state storage module (SM192, Campbell Scientific). Additionally, during gas exchange, PPF (Par Lite, Kipp & Zonen, Delft, Holland), air temperature, and relative humidity (HPM45C-L Vaisala shielded probe, Campbell Scientific) were measured at 5 m above the ground in an open space. Water vapour pressure deficit was obtained using equations from Jones (1992). Soil samples were collected at a depth of 15 cm and soil water content was determined gravimetrically (Rundel and Jarrell, 1989). Soil water potential was estimated from moisture characteristic curves obtained with a WP4 water potential meter (Decagon Devices, Pullman, Washington, USA), as described in WP4 application note AN4101-10 (Decagon Devices).

1.2.3 Growth

Because stem height and diameter are not reliable measurements of growth for cacti, due to reversible changes in stem water content (Nobel, 1977; Mauseth, 2004), the production of new areoles, axillary buds (Gibson and Nobel, 1986), was used as an index. To facilitate visualization of recently produced areoles, spines were removed at the start of April 2003 from the trichome-covered apices of

39 plants at each site, for a region of about 50 mm in diameter. At the end of each month, the position of the areoles within the cleared region was recorded and newly developed areoles were counted. A regression between the diameter of the plant measured at the junction of the root and the stem and individual areole dry weight was used to calculate the dry weight of newly formed areoles. The regression was determined by removing areoles located closer to the trichome-covered area for 20 plants of different sizes and drying them at 80 °C for three days in a mechanical convection oven (Instrumentos Científicos, México City, México). The resulting sigmoid regression equation was $y = 0.181/(1 + e^{-(x - 6.36)/1.66})$ (Fig. 1.2, $r^2 = 0.9953$, $P < 0.01$).

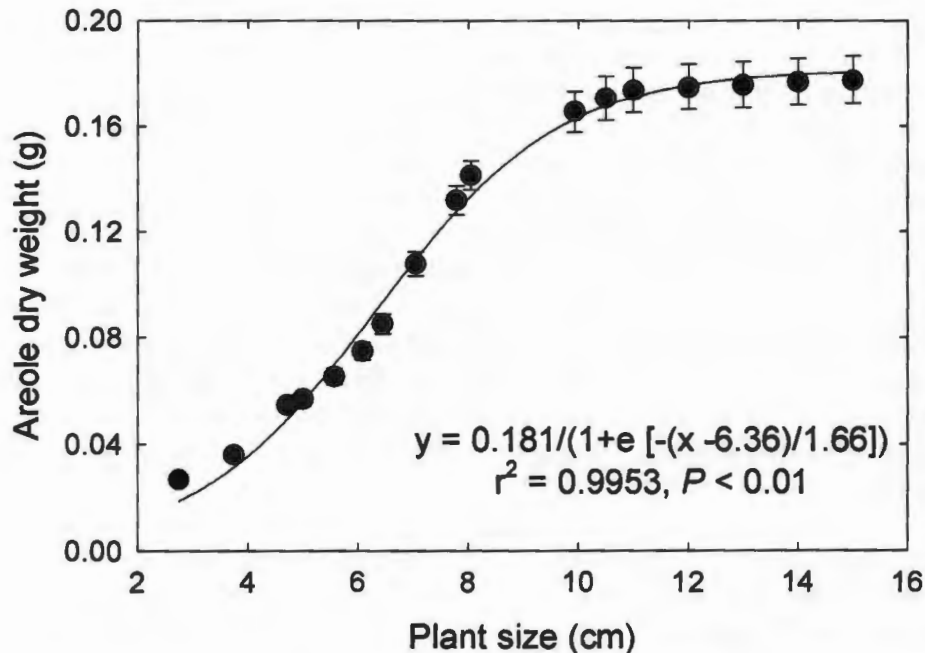


Fig. 1.2. Sigmoid regression between plant size (diameter at the junction between the stem and the root, cm) and areole dry weight (g). Symbols are mean dry weight \pm SE, $n = 10$.

1.2.4 Statistical analysis

The relationships between growth and plant size, and between plant size and PPF were evaluated by regression analysis and the slopes of the regression lines were compared with an analysis of covariance (ANCOVA, Zotz *et al.*, 2002). Percentages were transformed

by the arcsine of the square root before analysis to achieve linearity (Sokal and Rohlf, 1995). To compare net CO₂ uptake rates between sites and among seasons, a two-way repeated measures analysis of variance (ANOVA) was used. Means were compared with Tukey's test. The analyses were performed using Statistica v. 6.0 (StatSoft Inc., Tulsa, Oklahoma, USA).

1.3 RESULTS

1.3.1 Light microenvironment

The average daily photosynthetic photon flux (PPF) received by adult plants of *Mammillaria gaumeri* in San Benito was 55.3 ± 2.7 % (mean \pm S.E.) of ambient PPF measured above the canopy and in Ría Lagartos was 57.7 ± 4.0 % of ambient (Fig. 1.3; Student's *t* test: $t = 7.33$, $P > 0.05$). In both sites, individuals were normally distributed with respect to PPF interception (Fig. 1.3, panel A, Kolmogorov-Smirnoff test, $P = 0.4634$ and $P = 0.4965$, respectively for San Benito and Ría Lagartos): In San Benito light interception by *M. gaumeri* individuals peaked at 50-60% of ambient PPF and most of these individuals occurred under the canopy of ca 50 cm-tall plants of shrub species such as *Bravaisia berlanderiana* (Acanthaceae) and *Coccoloba uvifera* (Polygonaceae). In Ría Lagartos, light interception peaked at 40-50% of ambient PPF and most of these individuals occurred in a large gap (approximately 50 m² in area), under the canopy of *Diphysa carthagenensis* (Fabaceae) and *Enriquebeltrania crenatifolia*, (Miranda) Rzed. (Euphorbiaceae) located within the gap, averaging 1.3 m in height.

Local light microenvironment for both sites was also normally distributed (Fig. 1.3, panel B, Kolmogorov-Smirnoff test, $P = 0.3125$ and $P = 0.1401$, for San Benito and Ría Lagartos, respectively). In San Benito, most light microsites at a height of 20 cm received 20-40% of ambient PPF. These light microsites were common under the canopy of *Bravaisia berlanderiana* (Acanthaceae), *Coccoloba uvifera* (Polygonaceae), *Agave angustifolia* (Agavaceae), *Coccothrinax readii* H.J. Quero (Palmae) and grasses. In contrast, light microsites in Ría Lagartos were highly exposed since most of them received 70-90% of ambient PPF. These microsites were common at the edges of the gap and at the edges of vegetation islands within the gap. For each site, there were no statistical differences in the distribution of random light microenvironments and those above *M. gaumeri* individuals (Mann-

Whitney rank sum test, $t = 1488$, $P > 0.05$ for San Benito and $t = 1590$, $P > 0.05$, for Ría Lagartos).

In Ría Lagartos there was a strong correlation between % of ambient PPF received and plant size (Fig. 1.4, $r^2 = 0.73$, $P < 0.01$), whereas in San Benito the correlation was weak ($r^2 = 0.34$, $P < 0.01$). The average diameter of individuals in Ría Lagartos was 7.4 ± 0.3 cm and in San Benito was 6.6 ± 0.3 cm (t test, $t = 0.22$, $P < 0.05$). Maximum PPF received by an individual was 96.8%, which occurred at Ría Lagartos; the maximum PPF received by an individual at San Benito was 87.1% (Fig. 1.4). Individuals of mean diameter received an average of 62.7% PPF at Ría Lagartos and 52.0% PPF at San Benito.

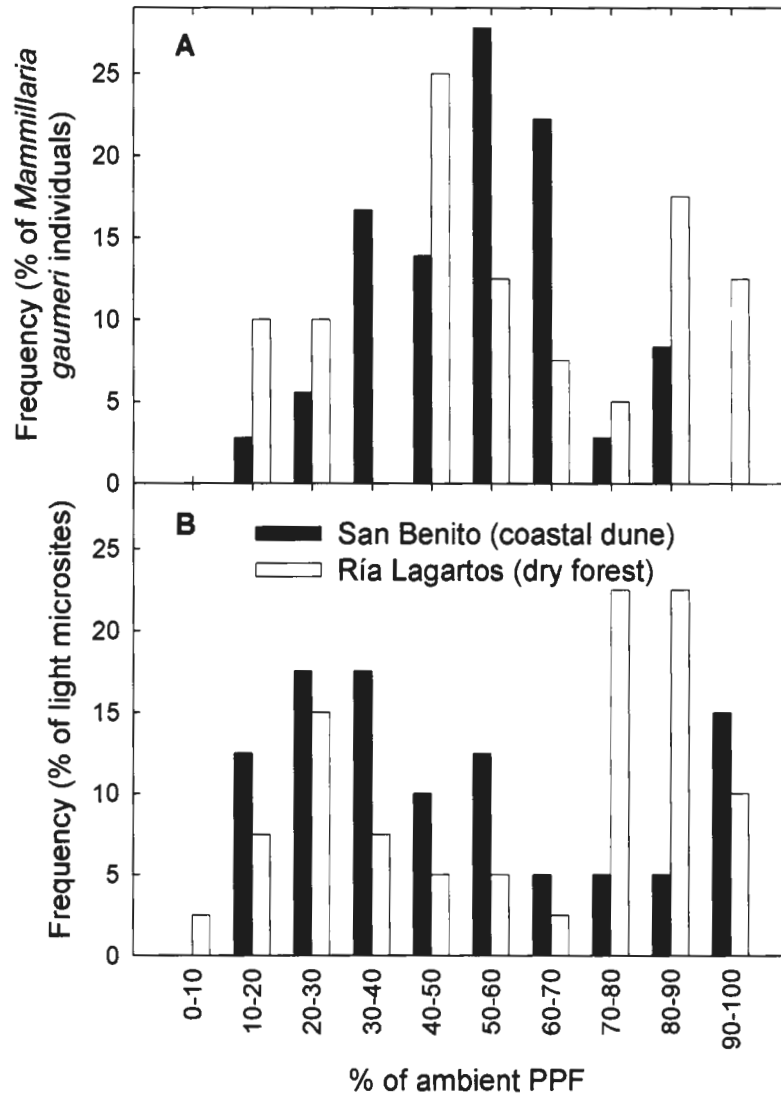
1.3.2 Microclimate

Average diurnal/nocturnal ambient temperatures were significantly different between seasons but not between sites (Fig. 1.5, panels A and B). During the dry season, average diurnal/nocturnal ambient air temperature was 34.3 ± 0.6 °C/ 26.3 ± 0.4 °C for Ría Lagartos and 34.6 ± 0.6 °C/ 26.4 ± 0.4 °C for San Benito (t test, $t = 0.391$, $P > 0.05$). For the rainy season, average diurnal/nocturnal ambient air temperature was 30.5 ± 0.5 °C/ 23.4 ± 0.4 °C for San Benito and 30.3 ± 0.6 °C/ 22.9 ± 0.4 °C for Ría Lagartos (t test, $t = 0.5$, $P > 0.05$), which was 11.8% lower than during the dry season (t test, $t = 9.45$, $P < 0.01$). During the "northwinds" season diurnal/ nocturnal temperatures were 27.4 ± 0.5 °C/ 18.9 ± 0.3 °C for Ría Lagartos and 27.1 ± 0.5 °C/ 18.1 ± 0.3 °C for San Benito (t test, $t = 1.16$, $P > 0.05$), a reduction of 25.1% compared to the dry season (t test, $t = -19.0$, $P < 0.01$).

During the dry season, total ambient PPF was 46.6 ± 3.4 moles of photons $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ for Ría Lagartos, similar to 46.6 ± 2.8 mol photons $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ for San Benito (Fig. 1.5, panels C and D, t test, $t = -0.235$, $P > 0.05$), with a photoperiod of 12 h and maximum instant PPF of ~ 2250 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. During the rainy season, the reduction in the maximum instant PPF (~ 2000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ compared to the dry season) led to an 18% decrease in total ambient PPF (t test, $t = 7.09$, $P < 0.01$). During the "northwinds" season, because of a photoperiod of only 11 h and maximum instant PPF of ~ 1500 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, there was a 25% reduction in total daily PPF compared to that of the dry season (t

test, $t = 7.17$, $P < 0.01$), resulting in 35.6 ± 2.4 mol photons $m^{-2} d^{-1}$ for Ría Lagartos and 32.3 ± 2.2 mol photons $m^{-2} d^{-1}$ for San Benito.

Fig.
(A)



1.3.

Frequency of *Mammillaria gaumeri* individuals encountered with respect to the percentage of total daily photosynthetic photon flux (PPF) received, relative to the PPF measured 5 m above the ground. Measurements were made 20 mm above individuals from Ría Lagartos (dry forest; $n = 39$) and San Benito (coastal dune; $n = 39$). (B) Distribution of light microenvironments (percentage of ambient PPF) along five 50 m transects at San Benito and Ría Lagartos ($n = 40$).

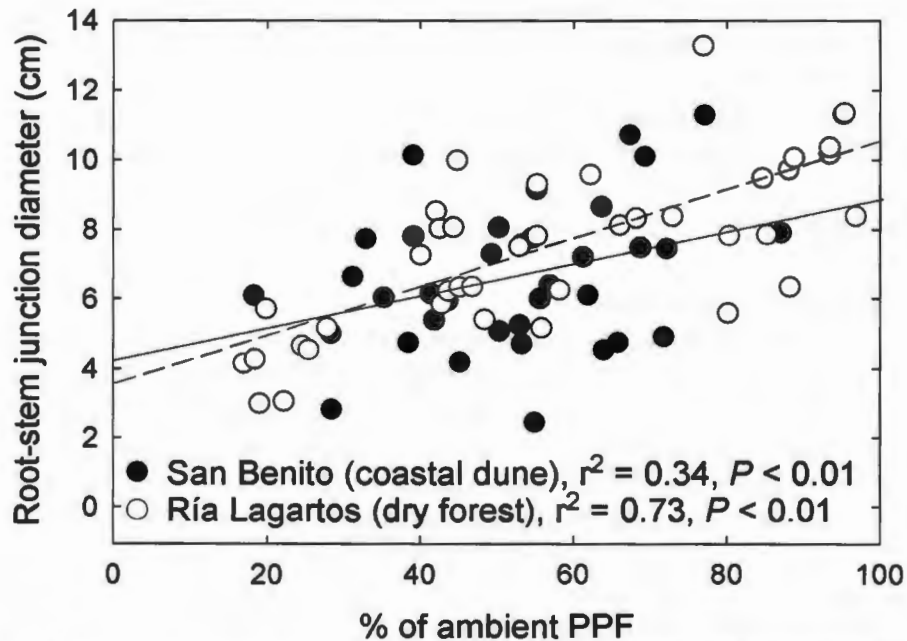


Fig. 1.4. Linear regression between plant size and percentage of total daily photosynthetic photon flux received, relative to the PPF measured 5 m above the ground.

After 30 d of drought during the dry season, the lowest soil water potential (ψ_s) occurred soon after midday and was -19.8 ± 1.6 MPa for Ría Lagartos and -22.4 ± 2.3 MPa for San Benito (t test, $t = 0.929$, $P > 0.05$; Fig. 1.5, panels E and F). Soil water potential did not vary greatly over a 24 h period compared to seasonal variation; maximum variation within 24 h was 2.5 MPa at Ría Lagartos during the dry season. For both sites during the rainy season, ψ_s was held constant near field capacity (-0.05 MPa), due to frequent rain events. During the “northwinds” season, average ψ_s was -2.32 ± 0.39 MPa for Ría Lagartos and -2.60 ± 0.25 for San Benito (t test, $t = 2.62$, $P > 0.05$), representing an 88.3% increase from the dry season (t test, $t = -9.46$, $P < 0.01$).

Water vapour pressure deficit (δe) was highest at about 1400 h for both locations during all three seasons (Fig. 1.5, panels G and H) and was not significantly different between sites. During the dry season, maximum and average δe were 4.6 ± 0.4 kPa, and 1.66 ± 0.1 kPa, for both sites (t test, $t = 0.221$, $P > 0.05$). During the rainy season, the

highest δe was 3.57 ± 0.32 kPa for the dry forest and 2.89 ± 0.33 kPa for the coastal dune and the average values were 1.1 ± 0.1 kPa and 0.9 ± 0.1 kPa, respectively (t test, $t = 1.22$, $P < 0.05$), about 35 % less than during the dry season (t test, $t = 4.64$, $P < 0.01$). For the northwinds season, highest and average δe were 3.02 ± 0.25 and 0.92 ± 0.1 kPa, respectively (t test, $t = 0.056$, $P > 0.05$), the latter being 44.6 % lower compared to the dry season (t test, $t = -12.7$, $P < 0.01$).

1.3.3 Gas exchange

Gas exchange patterns during all seasons were consistent with obligate crassulacean acid metabolism (CAM) (Fig. 1.6). During the dry season, for adult individuals receiving 70% ambient PPF and averaging 8.5 cm in diameter at the junction between the stem and the root, stomata were closed almost until midnight and maximum instantaneous net CO₂ assimilation rates occurred late in the dark period. Maximum rates were 0.52 ± 0.04 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for Ría Lagartos, Fig. 1.6, panel A, and 0.50 ± 0.05 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for San Benito, Fig. 1.6, panel B, t test, $t = 0.612$, $P > 0.05$). There were no statistical differences in total daily CO₂ fixed between sites: 1.33 ± 0.08 $\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ for Ría Lagartos and 1.38 ± 0.07 $\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ for San Benito (Two way repeated measures ANOVA, $F = 0.028$, $P > 0.05$); 12.57% and 13.15% of the carbon gain, respectively, was fixed in the light during the early morning.

For the rainy season, an average of about 97% of the total daily net CO₂ uptake occurred at night. Maximum instantaneous net CO₂ uptake rate was approximately 2.15 ± 0.14 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for both sites (Fig. 1.6, panels C and D) and total daily CO₂ uptake was 17.6 ± 0.27 $\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ for Ría Lagartos and 18.8 ± 0.31 $\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ for San Benito (Two way repeated measures ANOVA, $F = 0.028$, $P > 0.05$), thirteen-fold of that of the dry season (Two way repeated measures ANOVA, $F = 221.8$, $P < 0.01$).

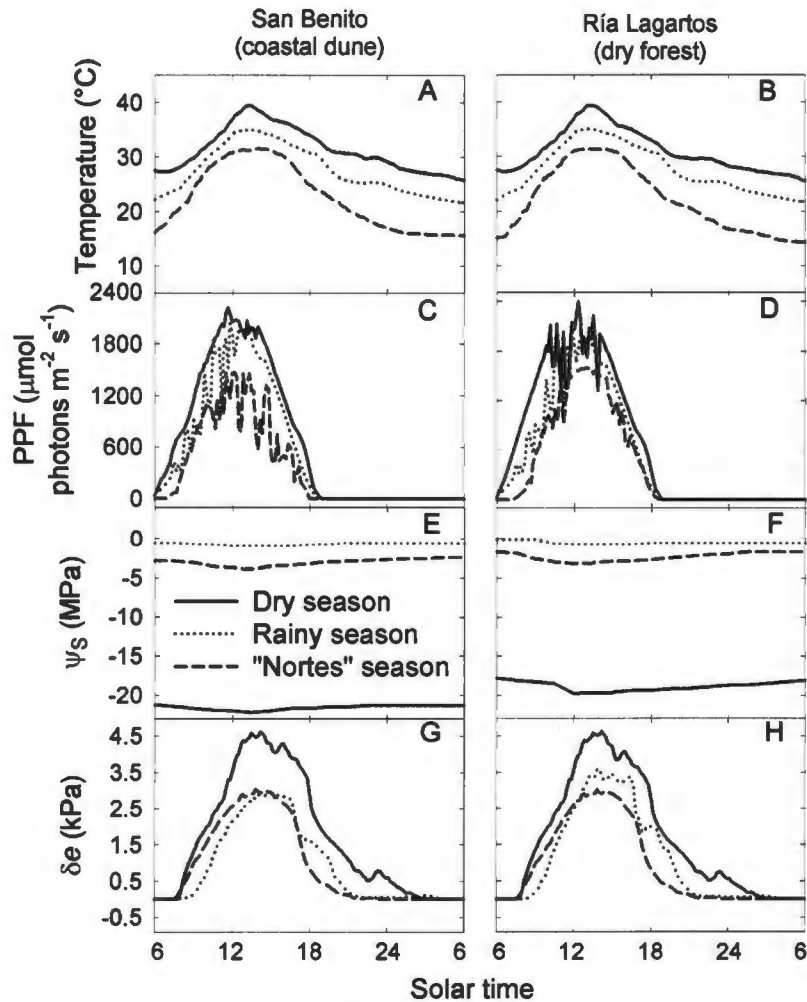


Fig. 1.5. Total daily net CO_2 uptake for *M. gaumeri* during the “northwinds” season was $11.21 \pm 0.17 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ for Ría Lagartos and $7.47 \pm 0.11 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ for San Benito (Fig. 1.6, panel E and F, Two-way Fig. 1.5). Daily time courses of (A) air temperature, (C) photosynthetic photon flux (PPF), (E) soil water potential (ψ_s), and (H) water vapour pressure deficit (δe), during clear days in the dry (26-30 April 2003), rainy (26-30 July 2003) and “northwinds” (26-30 November 2003) seasons for San Benito (coastal dune); and daily time courses of (B) air temperature, (D) photosynthetic photon flux (PPF), (F) soil water potential (ψ_s), and (H) water vapour pressure deficit (δe), during clear days in the dry (3-7 May 2003), rainy (3-7 August 2003) and “northwinds” (3-7 December 2003) seasons for Ría Lagartos (dry forest). Data are averages of three days.

repeated measures ANOVA, $F = 6.34$, $P < 0.01$), almost seven times higher compared to the dry season and 48.7% lower than the rainy season (Two-way repeated measures ANOVA, $F = 221.8$, $P < 0.01$). Similar to the rainy season, an average of 3.05% of the total daily net CO₂ uptake occurred during the early morning. Maximum instantaneous net CO₂ uptake rate was $1.29 \pm 0.07 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for Ría Lagartos and $0.79 \pm 0.08 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for San Benito, twice the values obtained for the dry season.

1.3.4 Growth

Mammillaria gaumeri individuals grew during both the rainy and northwinds seasons but not during the dry season, when no new areoles were produced (Fig. 1.7). Average monthly growth was maximum during August and September 2003, at the end of the rainy season with individuals in both sites gaining an average of $0.8 \pm 0.1 \text{ g plant}^{-1} \text{ month}^{-1}$ (t test, $t = 0.4$, $P > 0.05$). During the northwinds season, average dry weight gain was $0.2 \pm 0.02 \text{ g plant}^{-1} \text{ month}^{-1}$ in the dry forest, and 0.15 ± 0.02 in the coastal dune (t test, $t = 3.87$, $P < 0.01$).

Annual dry weight gain increased linearly with plant size regardless of light microenvironment (Fig. 8). Using the PPF classes (< 40 %, 40-60 %, 60-80 % and > 80 %) as a covariate, increases in ambient PPF from 0 % to 80 % resulted in increases in dry weight gain; however, plants receiving a PPF higher than 80 % of ambient had a significantly lower dry weight gain. (Fig. 1.8; Tukey's test following ANCOVA, DSH = 2.11 $P < 0.01$).

1.4 DISCUSSION

As for most plants from arid environments, the rainy season coincided with the maximum growth for *Mammillaria gaumeri*; there was no dry weight gain during the dry season (Pfitsch and Smith, 1988; Larcher, 1995; Cervantes *et al.*, 2005). For *Mammillaria gaumeri* the patterns of CO₂ uptake were consistent with obligated CAM during all three seasons. During the transition from the rainy season to the dry season, the reduction in soil water potential led to a reduction in net daily CO₂ uptake from $18 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ to $1.3 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; surprisingly, gas exchange still occurred for individuals after 30 d drought. Similarly, for *Agave fourcroydes* Lem. (Agavaceae), a CAM

species native to Yucatan, net daily CO₂ uptake was reduced but not abolished after 30 d of drought (Nobel, 1985). As reported for other

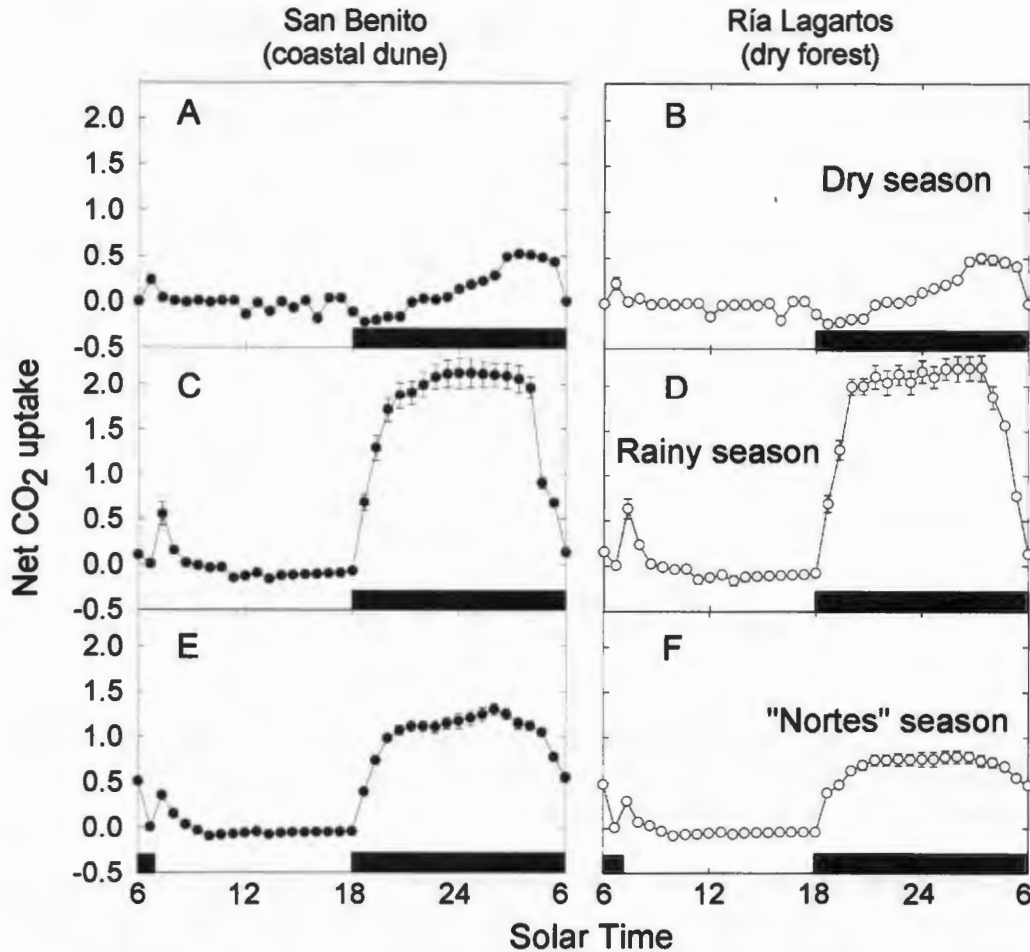


Fig. 1.6. Instantaneous net CO₂ uptake of *Mammillaria gaumeri* in the field on clear days in San Benito (coastal dune) in the (A) dry (26-30 April 2003), (C) rainy (26-30 July 2003) and (E) "northwinds" (26-30 November 2003) seasons and in Ría Lagartos (dry forest) in the (B) dry (3-7 May 2003), (D) rainy (3-7 August 2003) and (F) "northwinds" (3-7 December 2003) seasons. Dark bars indicate the dark period. Values are means \pm SE, $n = 4$ individuals per site, averaging 8.5 cm in diameter at junction between the stem and the root, and receiving and average of 70% of total daily photosynthetic photon flux.

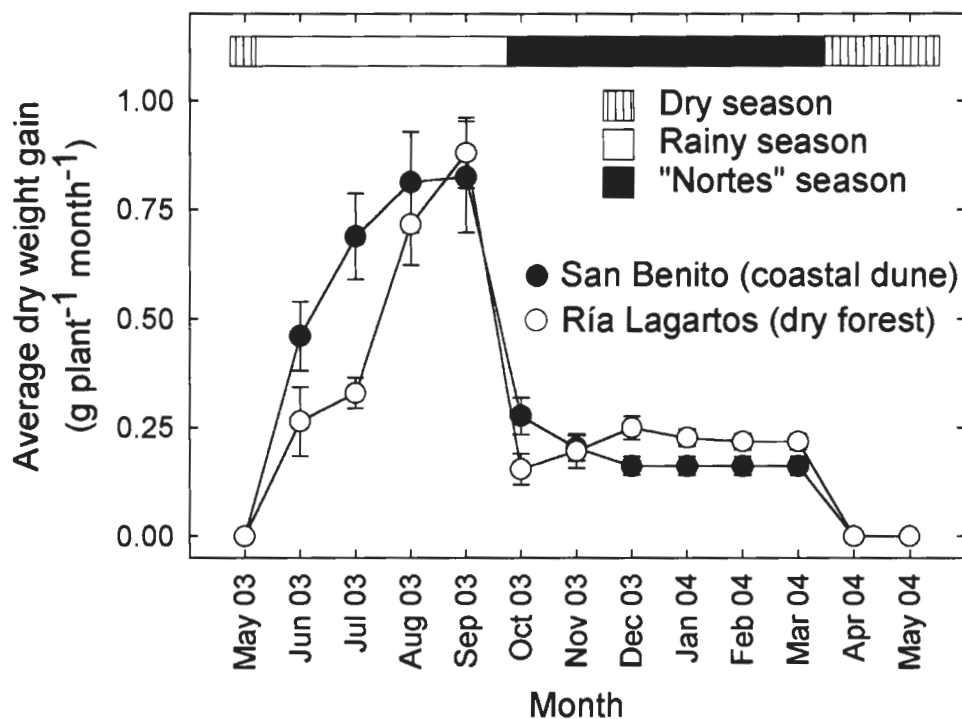


Fig. 1.7. Average monthly growth for *Mammillaria gaumeri* in Ría Lagartos (dry forest) and San Benito (coastal dune) from May 2003 to May 2004. Values are means \pm SE, $n = 39$ individuals per site.

CAM plants (Nobel, 1985), net CO₂ uptake for *M. gaumeri* began at the end of the light period, when relative humidity was high and vapour pressure deficit was at its minimum value. As the soil relative water content decreased, the percentage of net CO₂ uptake during the night, increased, most likely leading to significantly reduced water loss during gas exchange. Daytime stomatal closure avoids excess water loss during intense drought, and the fixation of internally produced CO₂ by respiration allows the maintenance of a positive carbon balance during drought, but without net dry weight gain (Ting, 1985; Lüttge, 2004). The response of *M. gaumeri* in this study (Figs. 1.6 and 1.7) is similar to other species adapted to seasonally dry regions (Andrade and Nobel,

1996; Schmidt and Zotz, 2001; Pierce *et al.*, 2002; Cervantes *et al.*, 2005).

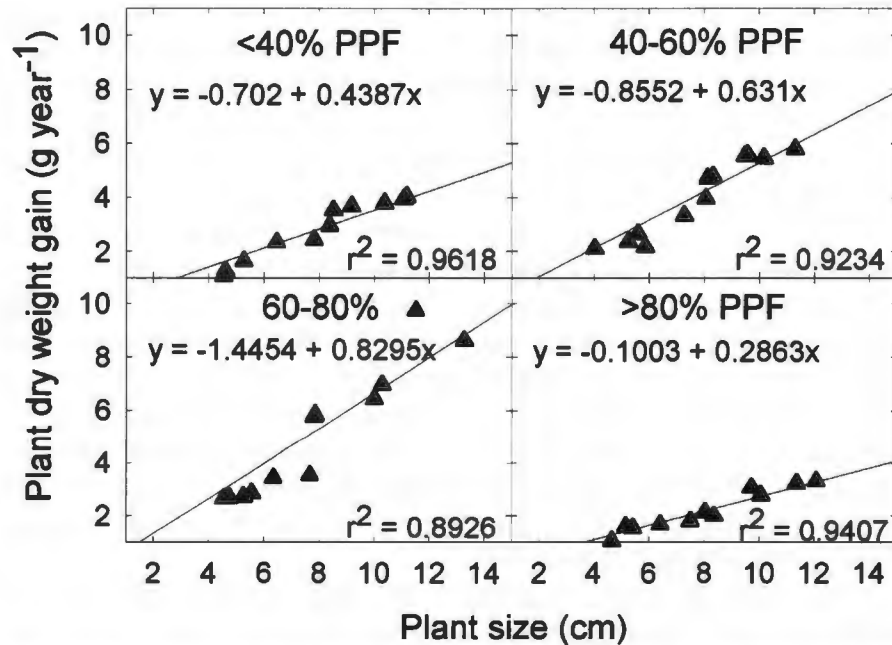


Fig. 1.8. Annual dry weight gain for *Mammillaria gaumeri* individuals of different plant sizes receiving four different percentages of total daily photosynthetic photon flux, $n = 4$ individuals per plant size (regardless of site) and % of ambient PPF received.

Although seasonal patterns of net CO₂ uptake and growth for *M. gaumeri* reflected soil and atmospheric water deficits, the results indicated that net CO₂ uptake and growth also depended on incident PPF. For cacti in arid environments, net CO₂ uptake tends to increase linearly with PPF and saturation occurs around 30 mol photons m⁻² d⁻¹ (Nobel, 1988). In the present study, during the rainy season, maximum net CO₂ uptake occurred for individuals receiving ~ 26.5 mol photons m⁻² d⁻¹ (70% of ambient PPF). A higher PPF during the dry season (34.7 mol photons m⁻² d⁻¹) led to a reduction on CO₂ uptake, possibly due to photoinhibition (Cervantes *et al.*, 2005). For *Hylocereus undatus* (Haw.) Britton & Rose, an hemiepiphytic cactus that co-occurs with some populations of *M. gaumeri* in tropical low deciduous dry forests, photoinhibition occurs at a total daily PPF of 20 mol photons m⁻² d⁻¹ (Nobel and De la Barrera, 2004), and for desert CAM species

photoinhibition can occur at 40 mol photons $m^{-2} d^{-1}$ (Nobel, 1988; Barker and Adams, 1997). The reduction of net CO_2 uptake during the “northwinds” season was most likely due to soil and atmospheric water deficits; the slight reduction in PPF during the “northwinds” season compared to the rainy season would have decreased net CO_2 uptake by only 8.5% (C. Cervera, unpublished data). Because growth increased linearly with PPF up to 80% of ambient, the optimal microhabitats for growth of adult individuals with regard to light were those that were moderately to very exposed, but not fully exposed.

Net CO_2 uptake was maximum near diurnal/nocturnal temperatures of 30/20 °C, similar to *Agave fourcroydes* (Nobel, 1985) and *Hylocereus undatus* (Nobel and De la Barrera, 2002). Total daily net CO_2 uptake during the “northwinds” season at day/night temperatures of 27/18 °C was 50% of the maximum achieved during the rainy season, possibly reflecting temperatures lower than optimal. High night temperatures during the dry season, in addition to water deficits, may have also resulted in a shift in the onset of net CO_2 uptake to four hours after the beginning of the dark period, similar to other tropical CAM species (Andrade and Nobel, 1996).

For tropical cacti, maximum net CO_2 uptake rates occur when diurnal/nocturnal temperatures are similar to the mean average temperature of the regions from where they are native (Nobel, 1988; Ravetta and McLaughlin, 1996; Nobel and De la Barrera, 2002). A recent phytogeographic analysis of taxa endemic to the Yucatan Peninsula suggests that a combination of dry, warm conditions of the northern coast of the Yucatan peninsula, together with relative climatic stability during the last 8,000 years and young soils, has resulted in a narrow endemism area, the Yucatan dry zone, a relict of a larger dry zone that occupied most of the Yucatan Peninsula (Espadas *et al.*, 2003). The Yucatan dry zone was established 5000 years ago in the northern coast, when the Peninsula had predominantly high perennial vegetation, and allowed the establishment and speciation of plants adapted to arid environments (Adams and Faure, 1997). The higher optimal nighttime temperatures, compared to desert CAM plants, for total daily net CO_2 uptake for *M. gaumeri* could thus reflect the temperatures characteristic of the region from where it is native.

Species are often endangered because human disturbances modify the vegetation structure of an ecosystem (Chen *et al.*, 1999), modifying species microhabitats. For example, for the coastal dune

scrubland, changes in shrub composition and density affect the population structure and seedling survival of the orchid *Myrmecophila christinae* (Rico-Gray and Thien, 1987). Because narrow areas of endemism such as the northern coast of the Yucatan peninsula are particularly threatened by human disturbances, the creation of protected natural areas will help preserve *M. gaumeri* as well as other endemic endangered cacti, such as *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) Th. MacDoug. & Miranda, *Nopalea gaumeri* Britton & Rose, *Nopalea inaperta* Schott ex Griffiths and *Pereskopsis scandens* Britton & Rose (Durán *et al.*, 1998; Méndez *et al.*, 2004).

Earlier work on factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *M. gaumeri* suggest that optimal microhabitats for seed germination and seedling establishment are different from those suitable for optimal growth (Leirana-Alcocer and Parra-Tabla, 1999). The results presented here support this hypothesis, demonstrating that optimal growth is achieved in exposed microhabitats receiving up to 80% of ambient PPF, whereas seed germination and seedling survival are maximal at 20% of ambient PPF, conditions which often occur in the shaded microhabitats under nurse plants (Cervera *et al.*, 2006).

Because increases in fecundity and seedling survival for two other *Mammillaria* species result in population growth (Contreras and Valverde, 2002; Valverde and Zavala-Hurtado, 2006) it is critical to avoid broad-scale disturbances (cattle-range management, agriculture) to the perennial shrubs that serve as nurse plants for *M. gaumeri*. However, because survival of cacti is positively correlated with age and size (Schmalzel *et al.*, 1995; Godínez-Álvarez *et al.*, 1999), fine-scale disturbances such as the harvest of *Coccothrinax readii*, that result in small clearings and more exposed microhabitats may enhance the growth of *M. gaumeri*. For example, for *Mammillaria pectinifera* F.A.C. Weber, the absence of disturbance resulted in a decrease in optimal microhabitat availability whereas promoting the colonization of patches with the appropriate levels of disturbance was recommended as a priority in management plans (Martorell and Peters, 2005). The conservation of *M. gaumeri*, may require a similar strategy, primarily because population maintenance is based largely on individual longevity rather than on recruitment.

Conservation efforts must include the identification of favourable sites for the reintroduction of *M. gaumeri* after *ex situ* propagation. Physiologically-based tools have accurately predicted the productivity of

Ferocactus acanthodes, a desert cactus, and of cultivated CAM plants such as *Agave fourcroydes* and *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. (Acevedo *et al.*, 1983; Nobel, 1985, 1986) and helped determine locations suitable for cultivation of edible cacti in California (Nobel *et al.*, 2002). Because the effects of light and temperature on net CO₂ uptake are masked by water availability, further work will be necessary to determine the independent effects of soil water potential, photosynthetic photon flux, and air temperature on net CO₂ uptake and thus refine our understanding of the areas that are optimal for the reintroduction for this endemic and threatened species.

1.5 LITERATURE CITED

- Acevedo E, Badilla I, Nobel PS. 1983.** Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* **72**: 775-780.
- Adams JM, Faure H. 1997.** Preliminary vegetation maps of the world since the last glacial maximum: An aid to archaeological understanding. *Journal of Archaeological Science* **24**: 623-647.
- Andrade JL, Nobel PS. 1996.** Habitat, CO₂ uptake and growth for the CAM epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* in a Panamanian tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 291-306.
- Barker DH, Adams WW III. 1997.** The xanthophyll cycle and energy dissipation in differently oriented faces of the cactus *Opuntia macrorhiza*. *Oecologia* **109**: 353-361.
- Bell G, Lechowicz M. 1994.** Spatial heterogeneity at small scales and how plants respond to it. In: *Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above and below ground*. Caldwell MM, Pearcy RW, eds. San Diego: Academic Press, 391-414.
- Bowers JE. 1996.** More flowers or new cladodes? Environmental correlates and biological consequences of sexual reproduction in a Sonoran Desert prickly pear cactus, *Opuntia engelmannii*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **123**: 34-40.
- Bullock SH, Martijena NE. 1998.** Growth and reproduction in forest trees of the cactus *Opuntia excelsa*. *Biotropica* **30**: 553-558.

- Cervantes SE, Graham EA, Andrade JL. 2005.** Light microhabitats, growth and photosynthesis of an epiphytic bromeliad in a tropical dry forest. *Plant Ecology* **179**: 107-118.
- Cervera JC, Andrade JL, Simá JL, Graham EA. 2006.** Microhabitats, germination and establishment for *Mammillaria gaumeri* (Cactaceae), a rare species from Yucatan. *International Journal of Plant Sciences* **167**: (in press).
- Chen J, Saunders SC, Crow TR, Naiman RJ, Brosofske KD, Mroz GM, Brookshire BL, Franklin JF. 1999.** Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology. *BioScience* **49**: 288-297.
- Contreras C, Valverde T. 2002.** Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* **51**: 89-102.
- Diario Oficial de la Federación. 2001.** Norma Oficial Mexicana que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras, y las sujetas a protección especial y que establece especificaciones para su protección. NOM-059-ECOL. 2001. México, Distrito Federal.
- Durán R, Trejo-Torres JC, Ibarra G. 1998.** Endemic phytotaxa of the Peninsula of Yucatán. *Harvard Papers in Botany* **3**: 263-273.
- Espadas C, Durán R, Argáez J. 2003.** Phytogeographic analysis of taxa endemic to the Yucatán Peninsula using geographic information systems, the domain heuristic method and parsimony analysis of endemism. *Diversity and Distributions* **9**: 313-330.
- Flores JS, Espejel I. 1994.** *Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. Etnoflora Yucatanense. Fascículo IV.* Yucatán: Universidad Autónoma de Yucatán.
- García de Cortázar V, Nobel PS. 1992.** Prediction and measurement of high annual productivity for *Opuntia ficus-indica*. *Agricultural and Forest Meteorology* **56**: 261-272.
- Gibson A, Nobel PS. 1986.** *The cactus primer.* Cambridge: Harvard University Press.
- Godínez-Álvarez H, Valiente-Banuet A, Banuet LV. 1999.** Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived

- columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, México. *Canadian Journal of Botany* **77**: 203-208.
- Jones HG. 1992.** *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology.* New York: Cambridge University Press.
- Jones MB. 1985.** Plant microclimate. In: *Techniques in bioproductivity and photosynthesis.* Coombs J, Hall DO, Long SP, Scurlock JMO, eds. Oxford: Pergamon Press.
- Kephart SR, Paladino C. 1997.** Demographic change and microhabitat variability in a grassland endemic, *Silene douglasii* var. *oraria* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* **84**: 179-189.
- Larcher W. 1995.** *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups.* New York: Springer-Verlag.
- Leirana-Alcocer J, Parra-Tabla V. 1999.** Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *Journal of Arid Environments* **41**: 421-428.
- Lüttge U. 2004.** Ecophysiology of crassulacean acid metabolism. *Annals of Botany* **93**: 629-652.
- Martorell C, Peters EM. 2005.** The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* **124**: 199-207.
- Mauseth JD. 2004.** Wide-band tracheids are present in almost all species of Cactaceae. *Journal of Plant Research* **117**: 69-76.
- Méndez M, Durán R, Olmsted I. 2004.** Population dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a rare and endemic columnar cactus of Mexico. *Biotropica* **36**: 492-504.
- Nobel PS. 1977.** Water relations and photosynthesis of a barrel cactus, *Ferocactus acanthodes*, in the Colorado Desert. *Oecologia* **27**: 117-133.
- Nobel PS. 1985.** PAR, water and temperature limitations on the productivity of cultivated *Agave fourcroydes* (Henequen). *Journal of Applied Ecology* **22**: 157-173.
- Nobel PS. 1986.** Relation between monthly growth of *Ferocactus acanthodes* and an environmental productivity index. *American Journal of Botany* **73**: 541-547.
- Nobel PS. 1988.** *Environmental Biology of Agaves and Cacti.* Cambridge: Cambridge University Press.

- Nobel PS, De la Barrera E. 2002.** High temperatures and net CO₂ uptake, growth, and stem damage for the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus*. *Biotropica* **34**: 225-231.
- Nobel PS, De la Barrera E. 2004.** CO₂ uptake by the cultivated hemiepiphytic cactus, *Hylocereus undatus*. *Annals of Applied Biology* **144**: 1-8.
- Nobel PS, De la Barrera E, Beilman DW, Doherty JH, Zutta B. 2002.** Temperature limitations for cultivation of edible cacti in California. *Madroño* **49**: 228-236.
- Orellana R. 1999.** Evaluación climática. En: *Atlas de procesos territoriales de Yucatán*. A. García A, Córdova J, eds. Yucatán: Facultad de Arquitectura, Universidad Autónoma de Yucatán, 163-182.
- Pfitsch WA, Smith AP. 1988.** Growth and photosynthesis of *Aechmea magdalenae*, a terrestrial CAM plant in a tropical moist forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology* **4**: 199-207.
- Pierce S, Winter K, Griffiths H. 2002.** The role of CAM in high rainfall cloud forests: an *in situ* comparison of photosynthetic pathways in Bromeliaceae. *Plant, Cell and Environment* **25**: 1181-1189.
- Rae JG. 1995.** Aspects of the population and reproductive ecology of the endangered fragrant prickly-apple cactus [*Cereus eriophorus* var. *fragrans* (Small) L. Benson]. *Castanea* **60**: 225-269.
- Ravetta DA, McLaughlin SP. 1996.** Ecophysiological studies in *Hesperaloe funifera* (Agavaceae): A new potential CAM crop: Seasonal patterns of photosynthesis. *Journal of Arid Environments* **33**: 211-223.
- Rico-Gray V, Thien LB. 1987.** Some aspects of the reproductive biology of *Schomburgkia tibicinis* Batem (Orchidaceae) in Yucatan, Mexico. *Brenesia* **28**: 13-24.
- Rundel PW, Jarrell WM. 1989.** Water in the environment. In: *Plant Physiological Ecology. Field methods and instrumentation*. Percy RW, Ehleringer JR, Mooney HA, Rundel PW, eds. New York: Chapman & Hall, 29-56.
- Schemske DW, Husband BC, Ruckelshaus MH, Goodwillie C, Parker IM, Bishop JG. 1994.** Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* **75**: 584-606.

- Schmalzel RJ, Reichenbacher FW, Rutman S. 1995.** Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño* **42**: 332-348.
- Schmidt G, Zotz G. 2001.** Ecophysiological consequences of differences in plant size: *in situ* carbon gain and water relations of the epiphytic bromeliad, *Vriesea sanguinolenta*. *Plant, Cell and Environment* **24**: 101-111.
- Sokal RR, Rohlf JH. 1995.** *Biometry* 3rd edn. New York: Freeman and Co.
- Thien LB, Bradburn AS, Welden AL. 1982.** The woody vegetation of Dzibilchaltun, a Maya archaeological site in northwest Yucatan, Mexico. New Orleans: Middle American Research Institute, Tulane University.
- Ting IP. 1985.** Crassulacean acid metabolism. *Annual Review of Plant Physiology* **36**: 595-622.
- Valverde PL, Zavala-Hurtado JA. 2006.** Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán Region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **64**: 193-208.
- Zotz G. 2000.** Size-related intraspecific variability in physiological traits of vascular epiphytes and its importance for plant physiological ecology. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **3**: 19-28.
- Zotz G, Reichling P, Valladares F. 2002.** A simulation study on the importance of size-related changes in leaf morphology and physiology for carbon gain in an epiphytic bromeliad. *Annals of Botany* **90**: 437-443.

CAPÍTULO 2.

Microhabitats, germination and establishment for *Mammillaria gaumeri* (Cactaceae), a rare species from Yucatan

Publicado en International Journal of Plant Sciences (Marzo, 2006)

2.1 INTRODUCTION

Seedlings are often subject to high mortality rates because they may be less tolerant than adults to the extreme environmental fluctuations that occur at the soil surface (Dodd and Donovan, 1999). In arid and semi-arid environments, seedling germination and establishment is rare and sporadic due to unpredictable rainfall, high temperatures, and high solar radiation (Franco and Nobel, 1989; Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997; Rojas-Aréchiga and Vázquez-Yanes, 2000; De la Barrera and Nobel, 2003). For instance, germination is affected by the water potential of the soil and is reduced approximately 25% for seeds of *Stenocereus thurberi* incubated at -1.0 MPa compared to 0.0 MPa (De la Barrera and Nobel, 2003); however, seeds of *Pachycereus hollianus* did not germinate when incubated at 0.0 MPa (Flores and Briones, 2001). The optimal temperature for seed germination of several cactus species is 25 °C, with a favorable range for germination between 17 °C and 34 °C (Nobel, 1988). Additionally, in desert environments the red:far red ratio and photon flux transmittance of sandy soils are higher during the rainy season which promotes germination of superficially buried seeds of *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus flavovirens*, *F. recurvus*, and *F. robustus* (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997). However, direct sunlight can significantly reduce cactus seed germination for *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet *et al.*, 1991).

Most cacti are succulents that avoid drought by storing water within their tissues (Gibson and Nobel, 1986; Ishikawa and Gusta, 1996). However, the length of drought limits cactus seedling establishment to a few suitable years (Jordan and Nobel, 1982), because the surface area to volume ratio for cactus seedlings is initially high relative to adults (Nobel, 1988). Additionally, exposure to high solar radiation increases seedling mortality (Flores *et al.*, 2003) primarily because of the increase in tissue temperature and in the water loss by

transpiration (Gibson and Nobel, 1986). Moreover, many cactus species have relatively slow growth rates, thus they have a relatively small water storage capacity during the first growing season (Jordan and Nobel, 1979, 1981).

The restrictions imposed by high temperatures and water scarcity on seedling survival are reduced by the canopies of perennial species, often referred to as nurse plants (García-Moya and McKell, 1970; McAuliffe, 1984; Franco and Nobel, 1989). Daily variations in air and soil surface temperatures are less under the canopy of nurse plants than outside the canopy. For instance, maximum soil surface temperature can be 14 °C higher in an exposed area than in a shaded one, and minimum soil surface temperature is 2 °C higher under the canopy of a nurse plant than in an open area (Franco and Nobel, 1989). Thus, nurse plants protect seedlings from extreme temperatures, thereby increasing seedling survival and extending its distributional boundaries (Steenbergh and Lowe, 1977; Nobel, 1980). Additionally, acclimation to changes in diurnal/nocturnal temperatures between seasons can result in differences in tolerance to high and low extremes (Nobel and De la Barrera, 2003), also potentially increasing survival.

Mammillaria gaumeri (Britton & Rose) Orcutt (Cactaceae, tribe Cactaceae) is a rare globular cactus endemic to the Yucatan peninsula. It occurs only in the northern coast and is restricted to the coastal dune scrubland and the tropical dry deciduous forest (Durán *et al.*, 1998); it is a species under special protection in the Protection of Natural Resources Document by the Mexican government (Diario Oficial de la Federación, 2001), synonymous to the classification of vulnerable in the International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN) system (IUCN, 2002). The endangered status of *M. gaumeri* is primarily due to anthropogenic disturbances, such as urbanization and cattle range management, which are changing the composition and structure of the vegetation and fragmenting its already restricted habitat (Durán *et al.*, 1998).

A recent demographic study indicated that populations are mainly composed of adult individuals and, in most of them, there are no seedlings (López-Jiménez, 2001). A previous work on seedling survival for this species, conducted in the coastal dune, showed that seedling mortality is 18 times higher in open sites than in closed sites, suggesting that shrubs serve as nurse plants (Leirana-Alcocer and Parra-Tabla, 1999). Because geographically restricted plants frequently have specific

environmental requirements (Rabinowitz, 1981), we proposed to study the microclimatic requirements for the germination and establishment of *M. gaumeri*, and the effects of shade provided by nurse plants on water availability, temperature, and light in two ecosystems: the coastal dune and the dry deciduous forest. We hypothesize that seed germination will be maximal during the rainy season when soil water potential is at field capacity and the transmittance of photon flux and red wavelengths are diminished. Also, we predict that seedling survival will be enhanced by the protection provided by a nurse plant due to a reduction of water loss and daily temperature fluctuations. A series of field microenvironment measurements and laboratory experiments were carried out to test these hypotheses. The information created may be useful for the establishment of more successful management strategies.

2.2 MATERIALS AND METHODS

2.2.1 Study Site

The climate of the northern coast of the Yucatan Peninsula is semi-arid with an average mean air temperature of 26 °C, a maximum of 45 °C and a minimum of 10 °C. The region receives < 700 mm average annual rainfall, most of which falls during the rainy season (June to October), with some precipitation in the "northwinds" season (November to February); a marked dry season occurs from March to May (Orellana, 1999). This study was conducted at two sites: San Benito (21°19'10" N, 89°30'40" W), a coastal dune scrubland, and Ría Lagartos (21°34'15" N, 88°06'40" W), a tropical dry deciduous forest. The coastal dune vegetation of San Benito can reach from 3 to 5 m and common species are *Bravaisia berlandieriana*, *Coccoloba uvifera*, *Cordia sebestena* and several succulent plant species: *Agave angustifolia*, *Opuntia dillenii*, *Acanthocereus tetragonus* and *Myrmecophila tibicinis*. In the tropical dry deciduous forest, the vegetation height is from 10 to 15 m and most of the trees are leafless during the dry season. Most of the tree species in this community belong to the legume Family; some common tree species are *Acacia gaumeri*, *Apoplanesia paniculata*, *Caesalpinia gaumeri*, *Diphysa carthagenensis*, *Leucaena leucocephala*, *Lysiloma latisiliquum* and *Piscidia piscipula*.

2.2.2 Seeds

Fruits were harvested in June 2002 in San Benito from a population of *M. gaumeri* (32 individuals, average 2.5 fruits per individual, ~50 seeds per fruit). Under a green safe light, seeds were extracted from fruits, separated from the pulp, washed, dipped in a sodium hypochlorite solution (1% v/v) for five minutes, air-dried at room temperature for three days and then stored in the dark at 25°C and 50% relative humidity.

2.2.3 Field Experiments

Mammillaria gaumeri frequently occurs under the canopy of shrubs. The two most frequently-occurring shrubs (*Bravaisia berlandieriana* (Nees) T.F. Daniel (Acanthaceae) in San Benito and *Diphysa carthagenensis* Jacq. (Fabaceae) in Ria Lagartos) were chosen to test the effect of three solar exposures levels (open spaces, 50% and 20% of the available photosynthetic photon flux density, PPFD; wavelengths from 400 to 700 nm) on the germination percentage and survivorship. Each replicate consisted of an open Petri dish (110 mm diameter, 15 mm height; $n = 5$) containing either sandy soil (San Benito) or clayish soil (Ría Lagartos) with 30 seeds each (buried to 0.5 cm depth). The Petri dishes were placed under shrubs that provided the appropriate level of exposure on August 1, 2003. Seeds were protected against predators with a 15 cm × 15 cm × 35-cm fine plastic mesh and Clordane insecticide was applied at the beginning of the experiment. Seed germination was scored as the protrusion of the radicle after 15 days.

After the germination experiment, each Petri dish was replaced with one containing 30 one-week-old seedlings germinated in the field under 50% and 20% of total PPFD (for the open site treatment, we used seedlings germinated under 50% of total PPFD). Seedling survival was evaluated every two weeks during the first two months and monthly until the end of the experiment (210 d). Additionally, seedling diameter and height were measured to determine the volume/surface relationship, a measure of water storage capacity (Nobel 1988).

For each replicate, PPFD (measured with gallium arsenide phosphide photodiodes, Hamamatsu Corporation, Bridgewater, New Jersey, USA; Pontailer, 1990) above the Petri dishes and air temperature 5 cm above the ground (measured with copper-constantan thermocouples 0.2 mm in diameter) were recorded every five seconds in

a data logger (CR21X, Campbell Scientific Inc., Logan, Utah, USA), equipped with a 32-channel multiplexer (AM416, Campbell Scientific), and 10-min means were stored in a solid-state storage module (SM192, Campbell Scientific). Additionally, for each site, PPFD (Par Lite, Kipp & Zonen, Delft Holland), and air temperature (HPM45C-L Vaisala shielded probe, Campbell Scientific), were measured at 3 m above the ground in an open space. Soil surface temperature was determined with an infrared thermometer (Raynger, Raitek Co., Santa Cruz, CA, USA) every 90 minutes for a 24 h period at each site. Soil samples were collected and soil water content was determined gravimetrically (Rundel and Jarrell, 1989). Soil water potential was estimated from moisture characteristic curves obtained with a WP4 water potential meter (Decagon Devices, Pullman, Washington, USA), as described in WP4 application note AN4101-10 (Decagon Devices).

Differences in germination and seedling survival between treatments were tested using a two-way analysis of variance (ANOVA). An arcsine square root transformation was used to normalize the data (Sokal and Rohlf, 1969). Means were compared with a Tukey test at $P < 0.01$, using Statistica (StatSoft Inc., Tulsa, Oklahoma, USA).

2.2.4 Laboratory Experiments

Germination was assayed by incubating seeds in Petri dishes similar to the ones used in the field experiments. Petri dishes, to which 30 seeds on top of two layers of moistened, sterile filter paper had been added, were placed in a growth chamber (Thermo Forma, Marietta, Ohio, USA) with a 12 h photoperiod with a PPFD of $185 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (average in the field for several diurnal courses). To determine the optimal diurnal/nocturnal temperature for germination, seeds were incubated for 15 days under the diurnal/nocturnal temperature regimes of 20/10 °C, 25/15 °C, 30/20 °C, 35/25 °C, and 40/30 °C, similar to the range of temperatures naturally experienced by *M. gaumeri* in the field.

Optimal water potential (ψ) for germination was determined at a diurnal/nocturnal temperature regime of 30/20 °C by incubating the seeds in sealed Petri dishes with filter paper soaked in polyethylene glycol (PEG 8000, Sigma, St. Louis, Missouri, USA) solutions of 0.0 (no PEG 8000), -0.2, -0.4, -0.6, -0.8, and -1.0 MPa. The amount of PEG 8000 used for each solution was calculated with the program Solute Potential and Molar-Molal-g solute/g water interconversion (SPMM,

Michel and Radcliffe, 1985) and ψ 's were verified with a WP4 water potential meter (Decagon Devices, Pullman, Washington, USA).

The effect of PPFD on germination was determined at 0, 50, 100, 200, 450, and 600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ by changing the number of compact 15-W fluorescent lamps (Osram) above the Petri dishes. Temperatures were held constant at 30/20 °C and measured with copper-constantan thermocouples. Action spectrum of germination was determined by incubating the seeds in blue (peak at 455 nm), green (520 nm), yellow (570 nm), red (665 nm) and far-red (730 nm) light, obtained by wrapping the dishes with different combinations of colored cellophane. The peak wavelength provided by each combination of cellophane was determined with a HP 8452A UV-visible spectrophotometer (Hewlett-Packard, Palo Alto, California, USA). The same PPFD ($10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) for each light treatment was obtained by varying the distance from the light source and was measured with a LI190S quantum sensor (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA). For the wavelength at 730 nm we used a LI-200SA pyranometer (LI-COR); the $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD value was converted to W m^{-2} by assuming that all photons hitting the sensor were at 730 nm (Nobel, 2005). An arcsine square root transformation was used to normalize the data (Sokal and Rohlf, 1969) and differences between treatments were tested using a one-way analysis of variance (ANOVA). Means were compared by a Tukey test at $P < 0.01$, using Statistica (StatSoft).

For the seedling acclimation experiments, newly germinated *M. gaumeri* seedlings were maintained for 4 weeks in a growth chamber (Thermo Forma) at day/night ambient temperatures of 25/15 °C, 30/20 °C and 40/30 °C and a PPFD of 185 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (average PPFD in the field for several diurnal courses). The seedlings were watered every four days with 0.2 strength Hoagland's solution (Epstein and Bloom, 2004). Seedling low-temperature and high-temperature tolerance was determined using the vacuolar uptake of the vital stain neutral red (3-amino-7-dimethylamino-2-methylphenazine hydrochloride, Sigma), which occurs for living cells only, following exposure for 60 min to a particular temperature (Nobel and De la Barrera, 2003) measured with a copper-constantan thermocouple in contact with the sample. Low temperatures (0, 5, and 10 °C) were obtained in a SO-LOW ultra-low-temperature freezer (Environmental Equipment Co. Inc; Cincinnati, Ohio, USA). Intermediate temperatures (15°C to 40 °C) were obtained in the growth chamber. High temperatures were obtained in a mechanical

convection oven (Instrumentos Cientificos, Mexico City, Mexico). Five seedlings per growth temperature treatment were cut into c. 200 μm sections with a razor blade, placed adjacent to moistened tissue paper and were either wrapped in aluminum foil or placed in 2 cm^3 plastic microcentrifuge tubes (Nobel and De la Barrera, 2003). After exposure to a particular temperature for 60 min, the samples were placed in 0.2% (w/w) neutral red in 0.25 M potassium phosphate buffer (pH 7.8) for 30 min at 25°C. Samples were then washed for 10 min in 0.25 M potassium phosphate buffer (pH 7.8) at 25 °C, after which 130 intact chlorenchyma cells were examined at 100 \times using a BH-2 phase-contrast light microscope (Olympus, Lake Success, New York, USA) to check for stained cells. Lethal temperature (LT_{50}) was defined as that which halved stain uptake from the maximum occurring for the control at 25°C (Didden-Zopfy and Nobel, 1982; Nobel *et al.*, 1995). An arcsine square root transformation was used to normalize the data (Sokal and Rohlf, 1969) and differences between treatments were determined using the Tukey's test at $P < 0.01$, following a one-way analysis of variance. Statistical analyses were performed using Statistica (Statsoft).

2.3 RESULTS

2.3.1 Microclimate in open sites and under shrubs

Daily variations in air and soil temperatures were less under the canopy of shrubs receiving 20% PPFD compared to completely exposed areas (Table 1). For example, during the dry season, maximum soil surface temperature averaged 66.0 °C and minimum soil temperature was 25.2 °C in open places for Ría Lagartos and San Benito, whereas under the canopy of shrubs receiving 20% total PPFD, the maximum temperature averaged 47.7 °C and the minimum temperature averaged 30.3 °C. Diurnal/nocturnal air temperatures during the rainy season, for *Mammillaria gaumeri* seedlings growing under *D. carthagenensis* and receiving 20% PPFD (30.1/24.1 °C), were similar to ambient diurnal/nocturnal air temperatures (30.3/23.0 °C, $P > 0.01$). Maximal diurnal air temperature for seedlings in open places was 4°C higher than for seedlings receiving 20% PPFD (Table 2.1). Total daily PPFD measured above the canopy was $46.4 \pm 3.4 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ during the dry season; cloud cover reduced total daily PPFD by 23% during the 'northwinds' season and by 18% during the rainy season (Table 2.1).

During the rainy season, for both sites, soil water potential (ψ_s) was held constant near field capacity (-0.05 MPa) throughout the day. During the 'northwinds' season, ψ_s was lowest in the afternoon (-4.0 \pm 0.3 MPa in San Benito, -3.2 \pm 0.2 MPa in Ría Lagartos), however, sporadic rain events rose ψ_s to field capacity. For the dry season, the lowest ψ_s occurred near midday (-22.4 \pm 2.3 MPa in San Benito, -19.8 \pm 1.6 MPa in Ría Lagartos).

2.3.2 Germination experiments

In the field, *M. gaumeri* seeds germinated only under lower light fluences. The highest germination percentage occurred under the canopy of *D. carthagenensis* at Ría Lagartos at 20% of ambient PPFD. At 50% of ambient PPFD, only 30% of the seeds germinated. No germination occurred for seeds exposed to total ambient PPFD (Tukey's test, $P < 0.01$, Fig. 2.1).

In the laboratory, the highest germination percentage was about 99% and occurred at a diurnal/nocturnal temperature of 30/20 °C (Tukey's test, $P < 0.01$). Lowering or raising the diurnal/nocturnal temperature by 5° C reduced germination by 10%. The lowest temperature regime (20/10 °C) resulted in 68.0 \pm 2.6% germination while the highest regime treatment (40/30 °C) resulted in 32.2 \pm 1.5% germination (Tukey's test, $P < 0.01$, Fig. 2.2).

Seeds incubated in the dark for 15 d did not germinate; however, 50 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD resulted in 74. \pm 3.1% germination and 100% germination occurred at 185 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Higher PPFD at the same temperature reduced germination and no germination occurred at 600 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Tukey's test, $P < 0.01$, Fig. 2.3).

Seeds of *M. gaumeri* were sensitive to blue light (37.8 \pm 4.97% final germination, wavelength of 460 nm). Green, yellow and far-red light (520 nm, 570 nm and 730 nm, respectively) inhibited germination. The highest germination occurred under red light (75.4 \pm 5.5%, 670 nm; Tukey's test, $P < 0.01$).

Germination was highest at 0.0 MPa and -0.02 MPa (100%, Tukey's test, $P < 0.001$, Fig. 2.4). Lowering water potential reduced germination after 15 d from 93.8 \pm 0.57% (-0.4 MPa) to 66.6 \pm 2.94% (-1.0 MPa).

Table 1. Microclimate in the rainy (August 16-18 2003), 'northwinds' (November 14-16) and dry (March 15-17) seasons in open sites and under the canopy of *D. carthagenensis* in Ria Lagartos and *B. berlandieriana* in San Benito at the indicated PPFd % (Data are means \pm SE, $N = 3$ replicates). Different subscripts

Variables	Ria Lagartos				San Benito				
	Ambient	Open site	Under <i>D. carthagenensis</i>		Ambient	Open site	Under <i>B. berlandieriana</i>		
			80% PPFd	20% PPFd			50% PPFd	20% PPFd	
Rainy season	Diurnal/nocturnal air temperature (°C/°C)	30.34/22.06 ^c	31.77/20.73 ^d	31.45/22.55 ^{ab}	30.11/24.10 ^c	30.49/23.41 ^c	32.14/22.10 ^a	31.53/22.01 ^{ab}	30.47/24.01 ^c
	Maximum air temperature (°C)	35.2 \pm 0.8 ^e	40.8 \pm 1.1 ^a	37.8 \pm 1.2 ^b	35.1 \pm 0.7 ^e	35.4 \pm 1.1 ^c	41.1 \pm 1.7 ^a	38.0 \pm 0.7 ^b	38.3 \pm 0.8 ^e
	Minimum air temperature (°C)	21.2 \pm 0.5 ^b	19.6 \pm 0.8 ^e	20.4 \pm 0.3 ^e	23.1 \pm 0.4 ^a	21.5 \pm 0.4 ^b	20.1 \pm 0.3 ^e	20.4 \pm 0.5 ^e	22.9 \pm 0.5 ^a
	Maximum soil temperature	–	64.12 \pm 3.2 ^a	47.23 \pm 2.8 ^b	40.22 \pm 1.8 ^e	–	65.23 \pm 4.2 ^a	47.12 \pm 3.0 ^b	40.73 \pm 2.0 ^c
	Minimum soil temperature	–	23.18 \pm 1.4 ^{cd}	25.5 \pm 1.1 ^e	29.23 \pm 0.6 ^a	–	23.02 \pm 1.7 ^{cd}	25.36 \pm 1.3 ^e	28.67 \pm 0.7 ^{ab}
	PPFD (mol m ⁻² d ⁻¹)	37.84 \pm 1.98 ^a	34.23 \pm 1.14 ^b	18.76 \pm 1.25 ^e	7.83 \pm 0.74 ^d	37.81 \pm 2.12 ^a	34.65 \pm 1.06 ^b	18.70 \pm 1.33 ^c	7.86 \pm 0.99 ^d
'Northwinds' season	Diurnal/nocturnal air temperature (°C/°C)	27.39/18.8 ^f	29.11/16.02 ^a	28.77/16.24 ^{ab}	28.98/17.47 ^{cd}	27.10/18.1 ^e	29.12/16.22 ^a	28.25/16.51 ^{cd}	28.82/17.83 ^{cd}
	Maximum air temperature (°C)	34.55 \pm 0.61 ^e	38.24 \pm 0.71 ^a	36.01 \pm 0.55 ^b	34.23 \pm 0.67 ^c	33.79 \pm 0.45 ^e	37.44 \pm 0.49 ^a	35.86 \pm 0.48 ^b	33.82 \pm 0.68 ^c
	Minimum air temperature (°C)	15.71 \pm 0.22 ^d	14.48 \pm 0.26 ^{bc}	15.11 \pm 0.23 ^b	16.22 \pm 0.21 ^a	15.85 \pm 0.29 ^{ab}	14.14 \pm 0.27 ^{bc}	14.53 \pm 0.28 ^b	16.15 \pm 0.31 ^a
	Maximum soil temperature	–	53.83 \pm 1.77 ^a	42.17 \pm 0.8 ^b	38.55 \pm 0.41 ^a	–	54.83 \pm 0.83 ^a	43.11 \pm 0.84 ^b	39.25 \pm 0.51 ^c
	Minimum soil temperature	–	20.31 \pm 0.37 ^e	21.85 \pm 0.34 ^b	23.31 \pm 0.4 ^a	–	20.18 \pm 0.22 ^c	21.44 \pm 0.32 ^b	22.97 \pm 0.38 ^a
	PPFD (mol m ⁻² d ⁻¹)	35.6 \pm 0.44 ^a	29.63 \pm 0.23 ^b	16.14 \pm 0.67 ^d	8.11 \pm 0.11 ^e	32.3 \pm 0.24 ^b	28.14 \pm 0.48 ^c	17.89 \pm 0.37 ^d	8.32 \pm 0.23 ^e
Dry season	Diurnal/nocturnal air temperature (°C/°C)	34.31/26.33 ^d	38.96/26.02 ^b	36.32/25.18 ^b	34.55/27.71 ^a	34.78/26.10 ^e	39.23/24.76 ^a	36.77/24.87 ^b	35.08/26.45 ^{bc}
	Maximum air temperature (°C)	40.1 \pm 0.56 ^{bc}	48.1 \pm 0.62 ^a	41.55 \pm 0.78 ^b	40.3 \pm 0.77 ^{bc}	40.4 \pm 0.42 ^{ab}	48.73 \pm 0.98 ^a	43.48 \pm 0.81 ^{ab}	40.5 \pm 0.81 ^{bc}
	Minimum air temperature (°C)	24.5 \pm 0.42 ^d	22.33 \pm 0.41 ^e	23.88 \pm 0.37 ^{ab}	24.89 \pm 0.25 ^a	24.3 \pm 0.43 ^b	21.87 \pm 0.31 ^c	23.13 \pm 0.43 ^b	24.22 \pm 0.37 ^e
	Maximum soil temperature	–	65.77 \pm 2.33 ^a	51.12 \pm 0.75 ^b	47.32 \pm 1.01 ^c	–	68.14 \pm 2.21 ^a	51.19 \pm 1.22 ^b	48.14 \pm 0.99 ^{bc}
	Minimum soil temperature	–	25.77 \pm 0.5 ^e	28.12 \pm 0.7 ^a	30.2 \pm 0.3 ^a	–	24.62 \pm 1.3 ^e	28.45 \pm 0.9 ^b	30.31 \pm 0.4 ^a
	PPFD (mol m ⁻² d ⁻¹)	48.4 \pm 3.4 ^a	42.73 \pm 1.08 ^b	22.12 \pm 0.88 ^b	8.79 \pm 0.23 ^c	46.6 \pm 2.8 ^a	43.01 \pm 1.22 ^a	22.47 \pm 1.33 ^b	9.03 \pm 0.34 ^c

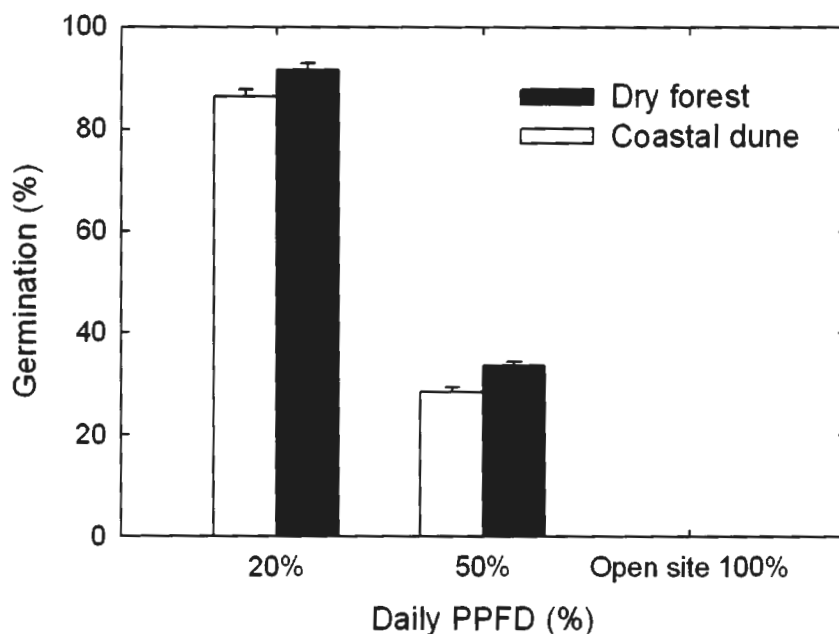


Fig. 2.1. Germination for *Mammillaria gaumeri* seeds after 15 d in the field at open sites and under the canopy of *Bravaisia berlandieriana* in San Benito (open bars) and *Diphysa carthagenensis* in Ria Lagartos (solid bars) receiving 50% and 20% of the total PPFD (Data are means \pm SE; $n = 5$ replicates, 30 seeds each).

2.3.3 Seedling survival in the field

Seedlings placed in open sites had rapid mortality and none survived after 45 d (Fig. 2.5, A and B). In contrast, mortality of seedlings under the canopy of nurse shrubs at 20% PPFD was low during the rainy season (91.7% of the seedlings survived after 45 d), became moderate during the 'northwinds' season (63.3% of the seedlings survived after 150 d) and increased rapidly at the beginning of the dry season (no seedling survived after 210 d). For the 50% PPFD treatments seedling mortality was constant regardless of season and no seedlings survived after 150 d. After the start of the dry season, there was statistical difference in seedling survivorship between the 20% PPFD treatments among dune and forest sites, with the highest survivorship occurring under the canopy of *D. carthagenensis* at the forest site of Ría Lagartos ($P < 0.05$).

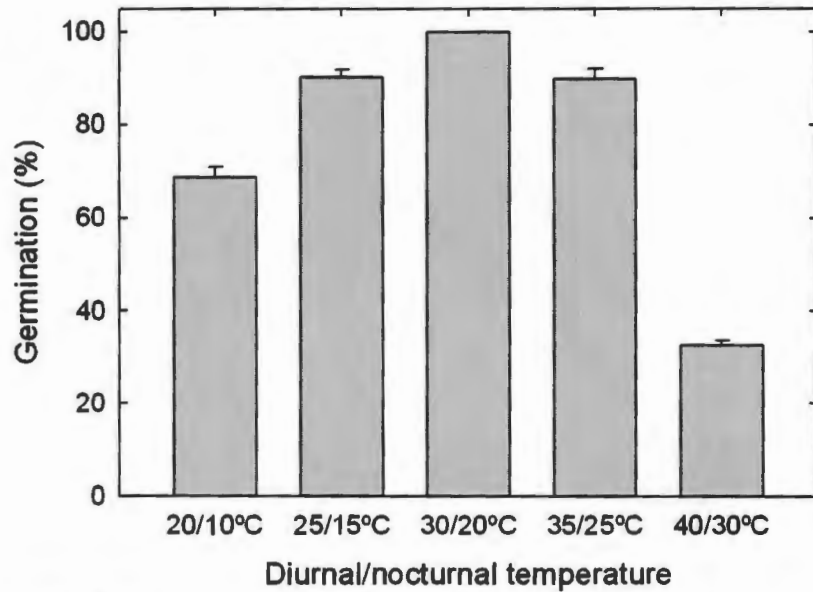


Fig. 2.2. Effect of temperature on the final germination for *Mammillaria gaumeri* seeds after 15 d in a growth chamber at $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD and a water potential of 0.0 MPa (Data are means \pm SE; $n = 5$ replicates, 30 seeds each).

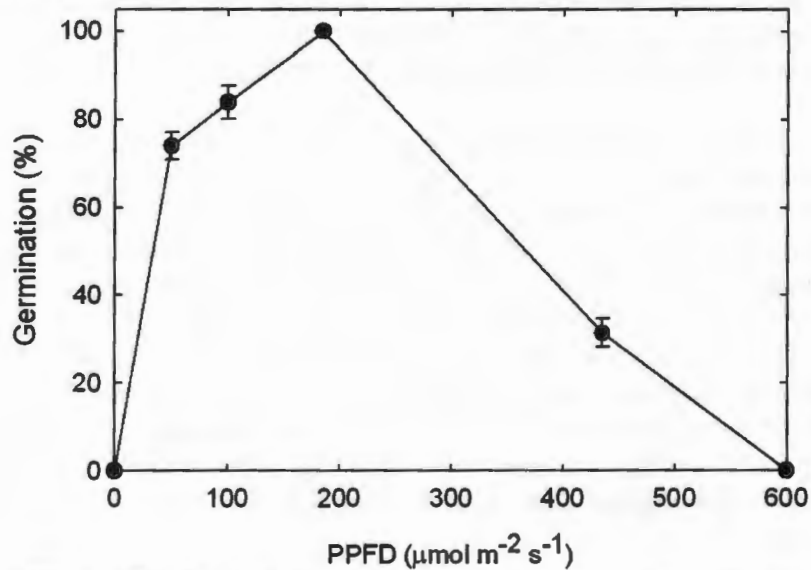


Fig. 2.3. Effect of PPFD level on the final germination for *Mammillaria gaumeri* seeds after 15 d in a growth chamber at a diurnal/nightly temperature of $30^\circ\text{C}/20^\circ\text{C}$ and a water potential of 0.0 MPa (Data are means \pm SE; $n = 5$ replicates, 30 seeds each).

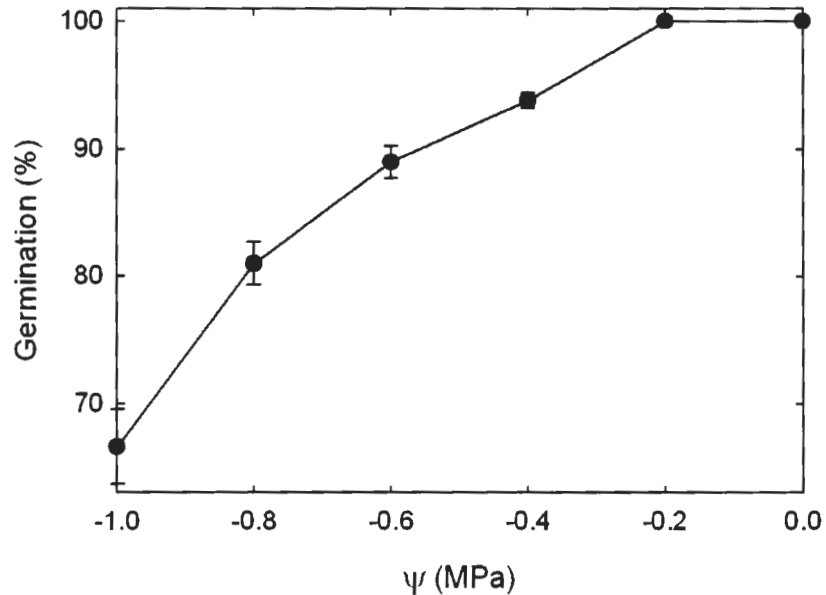


Fig. 2.4. Effect of substrate water potential (Ψ) on the final germination for *Mammillaria gaumeri* seeds after 15 d in a growth chamber at a diurnal/nocturnal temperature of 30°C/20°C and a PPFD of 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Data are means \pm SE; $n = 5$ replicates, 30 seeds each).

During the rainy season at 20% PPFD, the volume/surface ratio (v/s) increased rapidly from 0.024 cm to 0.059 cm after 30 d for *M. gaumeri* seedlings growing at the forest site of Ría Lagartos (Fig. 2.6); the v/s of the seedlings was 13.5% higher at the forest site than that of seedlings growing at 20% PPFD at the dunes in San Benito. The v/s at 50% PPFD at the forest site of Ría Lagartos was 31.11% higher than those growing at the dunes of San Benito ($P < 0.05$). During the 'northwinds' season, v/s increased more slowly and after 120 d, v/s for seedlings growing under 20% PPFD in Ría Lagartos (0.0746 cm) was 7% higher than that of seedlings growing at 20% PPFD in San Benito and was 40% higher than that of seedlings growing at 50% PPFD at both sites.

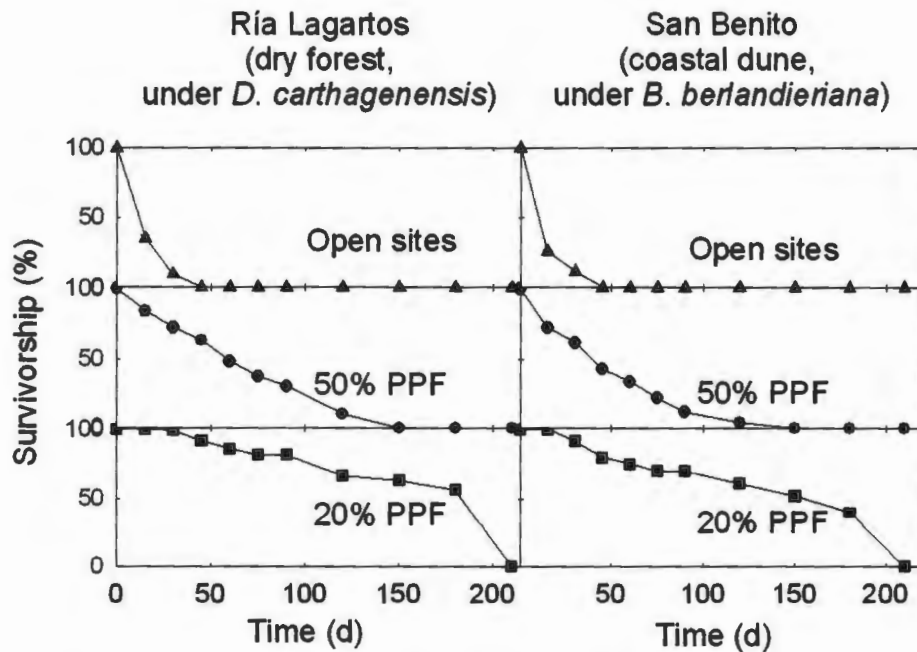


Fig. 2.5. Survivorship curves for *Mammillaria gaumeri* seedlings planted during the rainy season (August 2003) in (A) Ría Lagartos at open sites and under the canopy of *D. carthagenensis* and (B) in San Benito at open sites and under the canopy of *B. berlandieriana*. For both sites, seedlings under nurse plants received 50% and 20% of the total PPF (Data are means \pm SE; $n = 5$ replicates, 30 seeds each).

2.3.4 Extreme temperature tolerance

For *M. gaumeri* seedlings acclimated to 25/15 °C, the fraction of cells taking up neutral red vital stain was reduced at 15°C or below and LT_{50} was 6.7 ± 0.4 °C (Fig. 2.7A). The uptake of stain for the seedlings acclimated to 30/20 °C also decreased relative to the control at temperatures below 15 °C and the temperatures at which the fraction of chlorenchyma cells taking up stain was halved (LT_{50}) averaged 8.7 ± 0.5 °C. Tissues of seedlings acclimated to 40/30 °C experienced a reduction in stain uptake at temperatures of 25 °C and below and LT_{50} was 11.3 ± 1.2 °C (Fig. 2.7C, $P < 0.01$).

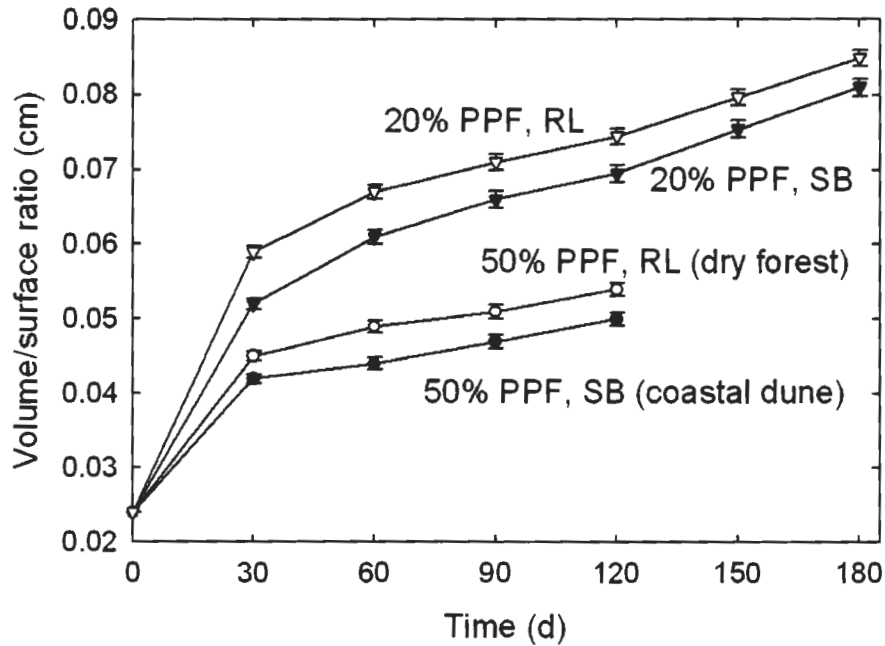


Fig. 2.6. Effect of PPF level on the volume/surface relationship for *Mammillaria gaumeri* seedlings planted during the rainy season (August 2003) in open sites and under the canopy of *D. carthagenensis* in Ria Lagartos (RL, open symbols) and *B. berlandieriana* in San Benito (SB, closed symbols), receiving 50% and 20% of the total PPF (Data are means \pm SE, $n = 5$ replicates, 30 seedlings each).

The reduction in the vacuolar capacity of stain uptake for high temperatures occurred at 35 °C for seedlings acclimated to 25/15 °C, for which LT_{50} was 44.2 ± 1.2 °C. For seedlings acclimated to 30/20 °C, neutral red accumulation in chlorenchyma cells decreased at 40 °C and above and the LT_{50} was 48.2 ± 1.3 °C ($P < 0.01$, Fig. 2.7B). Similarly, for seedlings acclimated to 40/30 °C, stain uptake was also reduced at 40 °C, but LT_{50} was three degrees higher (51.3 ± 0.95 °C, $P < 0.01$). Only 85% of the control chlorenchyma cells (at 25 °C) took up stain and cells growing in 40/30 °C (Fig. 2.7C) took up even less stain than control cells, indicating that growth temperatures affected some cells in this treatment compared to the cells of seedlings growing in the two other temperature regimes.

2.4 DISCUSSION

For *Mammillaria gaumeri* seeds, a diurnal/nocturnal temperature of 30/20 °C led to maximal germination. Similarly, *Neobuxbaumia tetetzo* and *Cephalocereus chrysanthus* have an optimal temperature for germination of 30 °C (Valiente-Banuet and Godínez-Álvarez, 2003). In contrast, *Stenocereus queretaroensis*, a columnar cactus that grows in the low deciduous forest of west central Mexico, showed a broader peak of maximal germination at 35/25 °C and 25/15 °C (De la Barrera and Nobel, 2003). The maximal temperature that allowed germination of *M. gaumeri* seeds was 40 °C (50% germination after 15 d), similar to other cacti such as *Cephalocereus chrysanthus*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus flavovirens*, *Neobuxbaumia tetetzo* and *Pachycereus hollianus*, (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1998).

Rojas- Aréchiga *et al.*, (1997) suggested a relationship between cactus life-form and photoblasticism: globular cacti are positively photoblastic (need light for germination) while columnar cacti are not. Indeed, seeds of *M. gaumeri* did not germinate in the dark and required a PPFD of 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for 90% germination; *Stenocereus queretaroensis*, another positively photoblastic species, required a PPFD of 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for maximum germination (De la Barrera and Nobel, 2003). Positive photoblasticism is a low or very low fluency response mediated by phytochrome (Taiz and Zeiger, 1998) and *M. gaumeri* seeds were especially sensitive to red light; a photon flux of only 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ of red light led to 75% of final germination. *Ferocactus flavovirens* and *F. robustus* are other species especially sensitive to red light; on the other hand, for *Pachycereus hollianus* and *Neobuxbaumia tetetzo*, light quality had no effect on final germination (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997). Far-red light led to a very low seed germination for *M. gaumeri*, similar to *Carnegiea gigantea* (Alcorn and Kurtz, 1959) and *Stenocereus queretaroensis* (De la Barrera and Nobel, 2003), as is expected for a phytochrome-mediated reaction (Nobel, 2005).

Germination for *M. gaumeri* was reduced 34% for seeds incubated at a water potential of -1.0 MPa compared with those incubated at 0.00 MPa. Similar reductions occur for seeds of *Pachycereus pringlei* incubated at -1.3 MPa (Nolasco *et al.*, 1996) and for *S. queretaroensis* incubated at -1.0 MPa (De la Barrera and Nobel, 2003). In contrast, germination for *Neobuxbaumia tetetzo* increases as soil water potential decreases to -0.66 MPa, and germination for

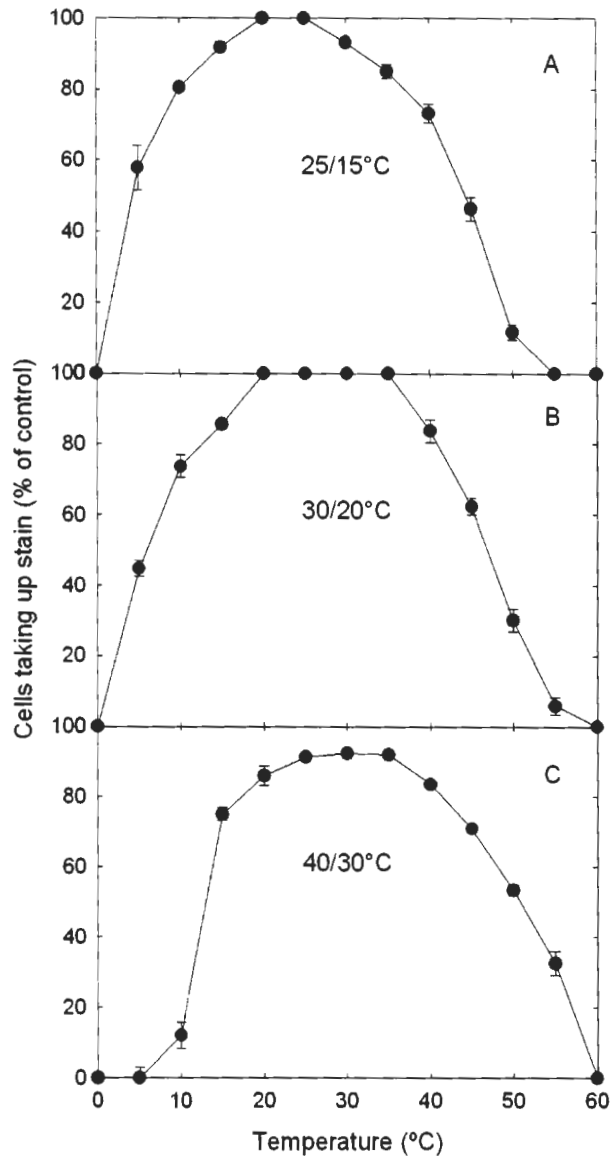


Fig. 2.7. Effect of high and low temperature treatments on the uptake of neutral red into chlorenchyma cells for newly germinated *Mammillaria gaumeri* seedlings maintained in a growth chamber for 4 wk at the indicated diurnal/nocturnal temperatures. Samples were held at the indicated temperature for 60 min before the temperature was lowered 5 °C for the low treatment temperatures or raised by 5°C for high treatment temperatures. Data are expressed relative to the control at 25 °C (for which 85% of the chlorenchyma cells took up stain) and are means \pm SE ($n = 5$ seedlings).

Pachycereus hollianus is maximal at -0.44 MPa (Flores and Briones, 2001).

Previous reports suggest that cacti seedlings have higher probabilities of survival under the canopy of a perennial shrub (Jordan and Nobel, 1979, 1981, 1982; McAuliffe, 1984; Nobel, 1988; Nobel and Franco, 1989; Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991; Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Flores *et al.*, 2004). Leirana-Alcocer and Parra-Tabla (1999) suggested that *M. gaumeri* seedlings can only establish under the canopy of nurse plants. The results presented here showed that nurse plants provided protection against direct solar radiation, reduced extreme soil temperatures and most likely reduced soil water loss, meaning more water available for seed germination and early seedling survival. Also, they showed that the reduction of the incoming PPFD to 20% maximizes seedling survival. Similarly to the results of Leirana-Alcocer and Parra-Tabla (1999), survival in the shade was high at the end of the rainy season. However, their experiment was only conducted to the end of the rainy season, whereas in the present study, the experiment was continued throughout the 'northwinds' and the dry seasons, so was observed that changes in temperature and water availability increased seedling mortality.

The reduction in incoming PPFD increased water storage capacity of *M. gaumeri* seedlings; the volume/surface relationship (*v/s*) was two-fold higher for seedlings receiving 20% PPFD than seedlings receiving 50% PPFD. For 180-d old seedlings of *M. gaumeri*, the highest *v/s* was 0.085 cm, half of that *v/s* for *Ferocactus acanthodes* seedlings after one growing season (Jordan and Nobel, 1981). Such *F. acanthodes* seedlings can lose 84% of their stored water and still survive, increasing the length of drought that they can tolerate. The spherical shape of *M. gaumeri* seedlings maximizes the volume per unit of area and hence favors survival when no soil water is available (Nobel, 1988). Even so, the relatively small *v/s* for seedlings makes this stage the most vulnerable to drought. During the dry season all seedlings in our experiment died, suggesting that for *M. gaumeri* seedling establishment may be limited to favorable years with dry seasons that are cooler or relatively wet (Steenbergh and Lowe, 1977; Jordan and Nobel, 1979, 1981).

An increase in the number of rainy days during the 'northwinds' season could enhance *M. gaumeri* seedling establishment. However,

the diurnal/nocturnal air temperature increased from 25/15 °C to 40/30 °C during this season and seedlings acclimated to higher temperatures were more sensitive to temperature extremes. Adult individuals of dwarf cacti such as *Epithelantha bokei*, *Mammillaria lasiacantha* and *Ariocarpus fissuratus*, were also more sensitive to extreme temperatures due to an increase in diurnal/nocturnal air temperature (Nobel, 1988), although they could withstand soil surface temperatures of 64 °C (Nobel *et al.*, 1995). The present results showed that *M. gaumeri* seedlings can only tolerate temperatures of 50 °C. Similarly, *Hylocereus undatus*, a climbing cactus that co-occurs with some populations of *M. gaumeri* in tropical low deciduous dry forests, grows in sites with mean air temperatures below 45°C (Nobel *et al.*, 2002). Less succulent plants, such as epiphytic bromeliads, when growing in exposed locations in the canopy of the same forests, can dissipate better the heat and receive more water as precipitation and dew than individuals occurring close to the soil (Graham and Andrade, 2004; Cervantes *et al.*, 2005), because soil and air temperatures can be as much as 10 °C higher than air ambient temperatures.

The results suggest that for *M. gaumeri* the timing of germination is highly synchronized with the rainy season: soil is at field capacity most of the time, the new leaves of perennial shrubs reduce the photon flux that reaches the soil surface, and diurnal/nocturnal air temperature is moderate. The environmental requirements for seed germination of *M. gaumeri* may also be very specific because maximum germination percentage occurred under the same microclimatic conditions even under different vegetation types.

Habitat loss and degradation in the coastal dune scrubland and the dry deciduous forest in northern Yucatan result in the removal of nurse plants that ameliorate the stressful conditions that occur at these sites. Human assistance will be vital for the recovery of this endangered species (Maschinski *et al.*, 2004). Protection of native vegetation, especially of the nurse plants *Bravaisia berlandieriana*, *Diphysa carthagenensis* and other perennial species such as *Coccoloba uvifera* (Polygonaceae), will increase the availability of suitable sites for seed germination and seedling survival for *Mammillaria gaumeri*. Reintroduction efforts must take into consideration that seedlings need shade in order to survive; they should be planted 10 to 15 cm away from the main trunk of nurse plants to obtain ~20% of ambient PPFD and avoid competition for water. Moreover, since water is the limiting factor

in arid and semiarid environments, an *in situ* irrigation program during critical periods should be developed to increase seedling survival.

2.5 LITERATURE CITED

- Alcorn SM, Kurtz EB. 1959.** Some factors affecting the germination of seed of the saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). *American Journal of Botany* **46**: 526-529.
- Cervantes SE, Graham EA, Andrade JL. 2005.** Light microhabitats, growth and photosynthesis of an epiphytic bromeliad in a tropical dry forest. *Plant Ecology* **179**: 107-118.
- De la Barrera E, Nobel PS. 2003.** Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. *Journal of Arid Environments* **53**: 297-306.
- Diario Oficial de la Federación. 2001.** Norma Oficial Mexicana que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras, y las sujetas a protección especial y que establece especificaciones para su protección. NOM-059-ECOL. 2001. México, Distrito Federal.
- Didden-Zopfy B, Nobel PS. 1982.** High temperature tolerance and heat acclimation of *Opuntia bigelovii*. *Oecologia* **52**: 176-180.
- Dodd GL, Donovan LA. 1999.** Water potential and ionic effects on germination and seedling growth of two cold desert shrubs. *American Journal of Botany* **86**: 1146-1153.
- Durán R, Trejo-Torres JC, Ibarra G. 1998.** Endemic phytotaxa of the Peninsula of Yucatán. *Harvard Papers in Botany* **3**: 263-273.
- Epstein E, Bloom AJ. 2004.** *Mineral nutrition of plants: principles and perspectives*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Esparza-Olguín L, Valverde T, Vilchis-Anaya E. 2002.** Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Conservation Biology* **103**: 349-359.
- Fitter AH, Hay RKM. 2002.** *Environmental physiology of plants*. New York: Academic Press.
- Flores J, Briones O. 2001.** Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. *Journal of Arid Environments* **47**: 485-497.

- Flores J, 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. *Journal of Arid Environments* **58**: 1-18.
- Franco AC, Nobel PS. 1989.** Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* **77**: 870-886.
- García-Moya AE, Mckell CM. 1970.** Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology* **51**:81-88.
- Gibson A, Nobel PS. 1986.** *The cactus primer*. Cambridge: Harvard University Press.
- Godínez-Alvarez H, Valiente-Banuet A, Banuet LV. 1999.** Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, México. *Canadian Journal of Botany* **77**: 203-208
- Graham EA, Andrade JL. 2004.** Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany* **91**: 699-706.
- Hirose T, Werger MJA. 1995.** Canopy structure and photon flux partitioning among species in a herbaceous plant community. *Ecology* **76**: 466-474.
- Ishikawa M, Gusta LV. 1996.** Freezing and heat tolerance of *Opuntia* cacti native to the Canadian prairie provinces. *Canadian Journal of Botany* **74**: 1890-1895.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources). 2002.** *IUCN red list of threatened species*. Gland: IUCN.
- Jordan PW, Nobel PS. 1979.** Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the northwestern Sonoran Desert. *American Journal of Botany* **66**: 1079-1084.
- Jordan PW, Nobel PS. 1981.** Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* **62**: 901-906.
- Jordan PW, Nobel PS. 1982.** Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment and growth. *Botanical Gazette* **143**: 511-517.
- Leirana-Alcocer J, Parra-Tabla V. 1999.** Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaudeni*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *Journal of Arid Environments* **41**: 421-428.

- López-Jiménez L. 2001.** *Distribución, abundancia y estructura poblacional de Mammillaria gaumeri Orcutt, especie rara y endémica de Yucatán.* Bachelor Thesis. Instituto Tecnológico Agropecuario No. 2 . Conkal, Yucatán, México.
- Maschinski J, Baggs JE, Sacchi CF. 2004.** Seedling recruitment of an endangered limestone endemic in its natural habitat and experimental reintroduction sites. *American Journal of Botany* **91**: 689-698.
- McAuliffe JR. 1984.** Sahuaro-nurse tree association in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* **64**:319-321.
- Michel BE, Radcliffe D. 1985.** A computer program relating solute potential to solution composition for five solutes. *Agronomy Journal* **87**: 126-130.
- Nobel PS. 1980.** Morphology, nurse plants, and minimal apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gazette* **141**: 188-191.
- Nobel PS. 1988.** *Environmental Biology of Agaves and Cacti.* Cambridge: Cambridge University Press.
- Nobel PS. 2005.** *Physicochemical and environmental plant physiology.* 3rd edn. Burlington: Academic Press/ Elsevier.
- Nobel PS, De la Barrera E. 2003.** Tolerances and acclimation to low and high temperatures for cladodes, fruits and roots of a widely cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *New Phytologist* **157**: 271-279.
- Nobel PS, De la Barrera E, Beilman DW, Doherty JH, Zutta B. 2002.** Temperature limitations for cultivation of edible cacti in California. *Madroño* **49**: 228-236.
- Nobel PS, Wang N, Balsamo RA, Loik ME, Hawke MA. 1995.** Low-temperature tolerance and acclimation of *Opuntia* spp. after injecting glucose or methylglucose. *International Journal of Plant Sciences* **156**: 496-504.
- Nolasco H, Vega-Villasante F, Romero-Schmidt HL, Diaz-Rondero A. 1996.** The effects of salinity, acidity, light and temperature on the germination of seeds of cardón (*Pachycereus pringlei* (S. Wats.) Britton & Rose, Cactaceae). *Journal of Arid Environments* **33**: 87-94.
- Orellana R. 1999.** Evaluación climática. In: *Atlas de procesos territoriales de Yucatán.* A. García A, Córdova J, eds. Yucatán: Facultad de Arquitectura, Universidad Autónoma de Yucatán

- Orozco-Segovia A, Vázquez-Yanes C. 1990.** Effect of moisture on longevity in seeds of some rainforest species. *Biotropica* **22**: 215-216.
- Pontailier JY. 1990.** A cheap quantum sensor using a gallium arsenide photodiode. *Functional Ecology* **4**: 591-596.
- Rabinowitz D. 1981.** Seven forms of rarity. In: *The biological aspects of rare plant conservation*. Synge H, ed. New York: Wiley.
- Restrepo C, Vargas A. 1999.** Seeds and seedlings of two neotropical montane understory shrubs respond differently to anthropogenic edges and treefall gaps. *Oecologia* **199**: 419-426.
- Rojas-Aréchiga M, Orozco-Segovia A, Vázquez-Yanes C. 1997.** Effect of light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, México. *Journal of Arid Environments* **36**: 571-578.
- Rojas-Aréchiga M, Vázquez-Yanes C. 2000.** Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* **44**: 85-104.
- Rojas-Aréchiga M, Vázquez-Yanes C, Orozco-Segovia A. 1998.** Seed response to temperature of Mexican cacti species from two life forms: an ecophysiological interpretation. *Plant Ecology* **135**: 207-214.
- Rundel PW, Jarrell WM. 1989.** Water in the environment. In: *Plant Physiological Ecology. Field methods and instrumentation*. Percy RW, Ehleringer JR, Mooney HA, Rundel PW, eds. New York: Chapman & Hall.
- Sokal RR, Rohlf JH. 1969.** *Biometry*. San Francisco: W. H. Freeman.
- Steenbergh WF, Lowe CH. 1977.** *Ecology of the saguaro: II. reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant*. Monograph Series 8. Washington: National Park Service Scientific Series.
- Taiz L, Zeiger E. 1998.** *Plant Physiology*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Thien LB, Bradburn AS, Welden AL. 1982.** The woody vegetation of Dzibilchaltun, a Maya archaeological site in northwest Yucatan, Mexico. New Orleans: Middle American Research Institute, Tulane University.
- Valiente-Banuet A, Bolongaro-Crevena A, Briones O, Ezcurra E, Rosas M, Nuñez H, Barnard G, Vázquez E. 1991.** Spatial relationship between cacti and nurse shrubs in a semiarid

environment in Central México. *Journal of Vegetation Science* 2: 15-20.

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

Valiente-Banuet A, Godínez-Álvarez H. 2003. Population and community ecology. In: *Cacti, biology and uses*. Nobel PS, ed. Los Angeles: University of California Press.

CAPÍTULO 3.

Vía fotosintética y concentración de pigmentos fotosintéticos en plántulas de *Mammillaria gaumeri*, una cactácea rara y endémica del norte de Yucatán.

3.1 INTRODUCCIÓN

En plantas superiores, la asimilación del carbono necesario para el mantenimiento y el crecimiento es realizada a través de tres vías fotosintéticas: C₃, C₄ y CAM. Las diferencias clave entre estas vías son el sitio inicial de incorporación de CO₂ a una molécula orgánica, así como el tiempo, lugar y vía bioquímica para el procesamiento del CO₂ fijado (Klüge & Ting, 1978). En todas las plantas ocurre la fotosíntesis C₃: durante el día el CO₂ es incorporado a un compuesto de 5 carbonos (ribulosa 1,5 bifosfato, RuBP) en los cloroplastos de las células del mesófilo, lo que conduce a la formación de dos moléculas de tres carbonos (de aquí el nombre de C₃). Esta reacción es catalizada por la enzima ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa (Rubisco; Salisbury & Ross, 1992). Rubisco también cataliza la oxigenación de RuBP. Cuando ocurre oxigenación no hay ganancia de carbono, por el contrario, se pierde por respiración. La razón entre carboxilación y oxigenación depende de las concentraciones relativas de CO₂ y O₂ (Lambers *et al.*, 1998).

En la vía C₄, la reacción inicial de carboxilación ocurre en el citosol de las células del mesófilo e involucra a la enzima fosfoenol piruvato carboxilasa (PEPC) para producir oxalacetato, como primer producto de la fijación, y otros compuestos de cuatro carbonos (principalmente malato y aspartato). El siguiente paso en estas plantas es la transferencia de estos compuestos de cuatro carbonos a células de la vaina del haz vascular en donde son descarboxilados (Lambers *et al.*, 1998). La vaina del haz vascular también es conocida como anatomía Kranz y consiste de una lámina de células con pared engrosada que rodean al haz vascular. El CO₂ liberado es fijado nuevamente por las células del haz de la vaina, utilizando la vía C₃ normal. La fijación inicial realizada por PEPC en las células del mesófilo funciona como mecanismo de concentración de CO₂ ya que PEPC tiene mucho mayor afinidad por el CO₂ que Rubisco (Nobel, 1994).

Las plantas CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas, siglas en inglés) se diferencian claramente de las plantas C_3 y C_4 en que la apertura estomática ocurre principalmente durante la noche, lo que produce una acumulación de compuestos de 4 carbonos como el ácido málico en las vacuolas de las células del clorénquima (tejido especializado en cactáceas y otras suculentas). La fijación nocturna de CO_2 en malato por medio de PEPC ocurre cuando los estomas están abiertos y la pérdida de agua por transpiración es baja. Durante la noche, el malato es acumulado en la vacuola en forma de ácido málico. Durante el día la difusión pasiva del malato fuera de la vacuola y su descarboxilación promueve el cierre de estomas. La concentración interna de CO_2 alrededor de Rubisco aumenta, inhibiendo su actividad oxigenasa y por lo tanto, minimizando la fotorrespiración (Cushman, 2001). El CO_2 liberado dentro de la planta, por descarboxilación del malato, es fijado en productos fotosintéticos por la vía C_3 .

Debido a las influencias ambientales, se puede observar una variedad de características de asimilación de CO_2 , oscilación en la concentración de ácidos y comportamiento estomático fuera del patrón de CAM. Los mejores ejemplos de la plasticidad CAM son las especies CAM facultativas (C_3 -CAM) encontradas predominantemente entre las familias Aizoaceae, Crassulaceae, Portulacaceae y Vitaceae. Estas especies CAM facultativas utilizan la vía C_3 para maximizar el crecimiento cuando el agua es abundante, pero experimentan una transición gradual de C_3 a CAM que coincide frecuentemente con la reducción en la disponibilidad de agua en la estación seca. La transición de C_3 a CAM reduce la pérdida de agua y mantiene la integridad fotosintética bajo condiciones limitantes en agua que se traduce finalmente en mayor probabilidad de éxito reproductivo (Cushman, 2001).

Estudios con la planta CAM facultativa *Mesembryanthemum crystallinum*, bajo condiciones naturales a lo largo de la costa del Mar Mediterráneo, demostraron un cambio en la vía de asimilación de CO_2 de C_3 a CAM durante el desarrollo temprano. La germinación ocurre cuando la disponibilidad de agua es favorable, pero conforme la planta crece, hay un incremento progresivo en la sequía y las plantas cambian de C_3 a CAM. Cuando no está activado el modo CAM los niveles de ácido málico y las actividades enzimáticas relacionadas con este metabolismo son relativamente bajos. Además, las plantas son menos suculentas. Cuando se induce CAM comienza la fluctuación de ácido

málico y además hay un incremento en la actividad de PEP carboxilasa, enzima málica, piruvato Pi diquinasa y otras enzimas (Ting, 1985).

Portulacaria afra también cambia de fotosíntesis C₃ a CAM aparente; sin embargo, el cambio es muy diferente al de *M. crystallinum*. En *P. afra*, con alta disponibilidad de agua, existe intercambio gaseoso durante el día y hacia el final de la noche. Además, el nivel de ácido málico tiende a ser alto, en lugar de bajo como en *Mesembryanthemum*, pero no hay fluctuaciones en la acidez (Lüttge, 1987). Debido al estrés hídrico o salino, los estomas se cierran durante el día, pero permanecen abiertos durante la noche si el estrés no es muy severo. Así, cuando la planta está estresada, tiene todos los atributos metabólicos y fisiológicos CAM, ya que la planta exhibe una marcada fluctuación de ácidos orgánicos. El cambio no es fotoperiódico, sino estacional, siendo más CAM durante el verano y en hojas viejas (Winter y Smith, 1996).

Similarmente a *M. crystallinum*, bajo condiciones de cámara de germinación (temperatura diurna/nocturna de 25/20 °C y flujo de fotones para fotosíntesis de 70 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), las cactáceas *Pereskia aculeata* Miller (subfamilia Pereskioideae), *Opuntia pilifera* Weber (subfamilia Opuntioideae), *Ferocactus recurvus* var. *greenwoodii* Miller (tribu Echinocactaceae) y *Neobuxbaumia tetetzo* Backeberg (tribu Pachycereae), exhiben metabolismo C₃ inmediatamente después de la germinación y el metabolismo CAM se desarrolla después de las primeras semanas de la ontogenia de la plántula (Altesor *et al.*, 1992). Las mayores tasas de crecimiento que caracterizan a las plantas C₃ pueden compensar los niveles reducidos de flujo de fotones para fotosíntesis, lo que permite que las plántulas superen el período crítico de establecimiento y, por lo tanto, aumenten las probabilidades de supervivencia. Además, el metabolismo C₃ implica apertura estomática durante el día y la posibilidad de termorregulación a través de la transpiración (Nobel, 1988). Esto implica un aumento en el uso de agua, pero la germinación de semillas ocurre en el campo usualmente durante la temporada de lluvias, cuando hay alta disponibilidad de agua (Nobel, 1994). Así, un metabolismo C₃ temprano podría representar una ventaja adaptativa importante durante las primeras semanas de vida, etapa crítica de la vida de plántulas de cactáceas.

Estudios recientes en laboratorio confirmaron este patrón para *Stenocereus queretaroensis* (Pachycereae, Loza-Cornejo *et al.*, 2003). Sin embargo, estudios en campo revelaron una historia diferente:

algunos cactus columnares de la tribu Pachycereae como *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg, *Pachycereus weberi* (Coulter) Buxbaum, *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono, *Escontria chiotilla* (Weber) Rose y *Myrtillocactus geometrizans* (Martisu) Console, y una especie globosa de la tribu Echinocactaeae, *Ferocactus recurvus*, son especies CAM obligadas bajo condiciones naturales (temperaturas diurnas/nocturnas extremas y FFF superior a los $1,200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); sus plántulas siempre presentan acumulación nocturna de ácidos orgánicos inmediatamente después de la germinación, y la cantidad acumulada depende de la luz y la disponibilidad de agua (Hernández y Briones, citados por De la Barrera & Andrade, 2005).

Para estas cactáceas, la apertura estomática nocturna reduce la pérdida de agua por transpiración debido a la reducción en la diferencia de presión de vapor entre el tallo y la atmósfera. Además, la acumulación de ácido málico y su re-movilización tienen relación directa con la función ecofisiológica de CAM: la oscilación de compuestos osmóticamente activos (ácido málico) durante el ciclo día-noche, permite la adquisición y retención osmótica de agua en estadios críticos (Lüttge, 1987).

El objetivo del presente trabajo es analizar los cambios en la fisiología fotosintética durante la ontogenia de *Mammillaria gaumeri* (Cactoideae). La supervivencia de plántulas de esta especie es muy baja durante el primer año del ciclo de vida. La germinación de semillas de esta especie ocurre durante la estación de lluvias y los niveles de FFF bajo las plantas nodriza no rebasan los $450 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Capítulo II), entonces, la fotosíntesis C_3 en las semanas iniciales de vida de *M. gaumeri*, cuando hay elevada disponibilidad de agua, permitiría la mayor ganancia de carbono y mayor probabilidad de supervivencia al llegar la estación de sequía. En contraste, la fotosíntesis CAM, serviría como mecanismo de protección en condiciones de irradiación elevada, evitando la fotorrespiración. Entonces, se espera que *M. gaumeri*, bajo condiciones simuladas en laboratorio, exhiba metabolismo C_3 inmediatamente después de la germinación, cuando el potencial hídrico del suelo está a capacidad de campo y durante las siguientes semanas de desarrollo se exprese la fotosíntesis CAM. El entendimiento de los cambios fisiológicos durante el desarrollo de plántulas de *M. gaumeri* nos permitiría elaborar estrategias que ayuden a aumentar la

probabilidad de supervivencia en el campo y aumentar las tasas de crecimiento en invernaderos destinados a su propagación *ex situ*.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 Semillas

Se cosecharon 100 frutos en Junio de 2004 en San Benito, de 40 individuos de *M. gaumeri* (2.5 frutos por individuo, ~50 semillas por fruto). Las semillas fueron extraídas de los frutos bajo luz verde, fueron separados de la pulpa, lavados, sumergidos en una solución de hipoclorito de sodio (1% v/v) durante cinco minutos, secados a temperatura ambiente por tres días y almacenados en oscuridad a 25°C y 50% de humedad relativa.

3.2.2 Plántulas

Se germinaron 4,000 semillas de *Mammillaria gaumeri* en una cámara de incubación (ThermoForma, Forma Scientific, Ohio, EUA), divididas en 80 cajas Petri de 11 mm de diámetro, bajo las condiciones en las que ocurre la germinación de semillas en el campo bajo las plantas nodriza durante la estación de lluvias: un régimen térmico diurno/nocturno de 30/20 °C y cuatro tratamientos de flujo de fotones para fotosíntesis (50, 100, 200 y 450 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 20 cajas Petri por tratamiento), con un fotoperíodo de 12 horas (Cervera *et al.*, 2006). Las plantas fueron regadas tres veces a la semana para mantener la humedad del suelo. Se registró diariamente la germinación para conocer la edad de la plántula.

3.2.3 Acidez tisular

Las plántulas fueron muestreadas semanalmente desde la semana uno hasta que exhibieron fotosíntesis CAM completa (fluctuación de ácido málico). El muestreo se realizó en períodos de 24 horas con tres réplicas de 5 plántulas cada una por muestra. Cada 3 horas, a partir de las 18:00, se tomó un gramo de tejido por réplica y se congeló en nitrógeno líquido. Posteriormente, las muestras fueron homogenizadas, hervidas en 10 ml de agua destilada por cinco minutos, aforadas a 50 ml y tituladas con NaOH 0.01 N hasta pH 7.0 (Pearcy *et al.*, 1994) con un potenciómetro (Metrohm Ltd., Herisau, Suiza).

La acumulación de ácidos orgánicos es un fenómeno periódico: la mayor acidez ocurre al inicio del periodo de luz (6 a.m., después que

el CO₂ se acumula durante la noche en forma de malato), en tanto que el menor valor ocurre al final del período de luz (6 p.m., cuando los estomas aún están cerrados y el malato es descarboxilado). Por lo tanto, la concentración de malato sigue la forma de una función del tipo:
 $x = a + b \text{ seno } (h)$

donde x = concentración de malato predicha, a = el promedio de la concentración de malato, b = la amplitud de la variación periódica en la concentración de malato y h es la hora del día expresada en radianes, de tal manera que $h = 2\pi t/24$, donde t es el tiempo solar local (en horas).

3.2.4 Pigmentos fotosintéticos

Después de cuatro semanas de crecimiento bajo los tratamientos de FFF indicados anteriormente, se determinó el contenido de clorofila por extracción con acetona al 100% en frío y penumbra, según Bruisma (1963) de 0.6 g de tejido fresco ($n = 3, 5$ plántulas por réplica); el tejido fue macerado en nitrógeno líquido y extraído con acetona fría al 80% (v/v). El extracto fue centrifugado durante 5 minutos. La concentración de pigmentos en la muestra se midió con un espectrofotómetro DU-65 (Beckhamn Coulter, Inc., Fullerton, EUA) a 663 nm para clorofila a, a 646 para clorofila b y 470 nm para carotenoides. La concentración de pigmentos fue calculada de acuerdo con las ecuaciones de Wellburn (1994):

$$\text{Clorofila a} = C_a = 12.21A_{663} - 2.81A_{646} \quad (1)$$

$$\text{Clorofila b} = C_b = 20.13A_{646} - 5.03A_{663} \quad (2)$$

$$\text{Carotenoides} = C_c = 1000A_{470} - 2.27C_a - 81.4C_b \quad (3)$$

donde A = valor de absorbancia en la longitud de onda seleccionada.

3.2.5 Relación volumen/superficie

Se midió el diámetro y la altura de las plántulas ($n = 5$) para calcular el volumen de tejido en el que las plántulas pueden almacenar agua y el área de la superficie por el que la pueden perder por transpiración, para calcular la relación volumen/superficie (v/s), como una medida de la capacidad de almacenamiento de agua (Nobel, 1988).

3.2.6 Análisis estadístico

Para evaluar el efecto de los cuatro regímenes de flujo de fotones para fotosíntesis sobre la acidez tisular, la concentración de pigmentos fotosintéticos y la relación volumen/superficie se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de una vía. Las medias fueron comparadas mediante una prueba de Tukey ($P < 0.01$). Para ello, se utilizó el programa Statistica v. 6.0 (StatSoft Inc., Tulsa, Oklahoma, EUA).

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Acidez tisular

Las plántulas de *Mammillaria gaumeri* exhiben fluctuaciones en la acidez tisular desde la primera semana posterior a la germinación, aún cuando recibe $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de flujo de fotones para fotosíntesis. El mayor pico de acidez ocurre en las plántulas expuestas a $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ FFF (Fig. 3.1, ANOVA, $F = 333.79$, $P < 0.01$). Cuatro semanas después de la germinación, se mantiene el mismo patrón, pero aumenta la acumulación nocturna (Fig. 3.2, ANOVA, $F = 842.32$, $P < 0.01$).

Durante la primera semana de desarrollo de las plántulas, la acidez del tejido de las plántulas difirió significativamente entre los cuatro tratamientos de FFF. La diferencia de acidez (valor ΔH^+ : acidez medida a las 6 a.m. – acidez remanente medida a las 6 p.m.) difirió entre los tratamientos de FFF y fue máxima en el de $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3.3, ANOVA, $F = 633.28$, $P < 0.01$). El menor valor ΔH^+ ocurre en las plántulas que reciben $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ FFF, seguidas de las que recibieron $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, pero no hay diferencias entre éstas y las que recibieron $450 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Tukey, DSH = 18.23, $P < 0.01$). En la cuarta semana de desarrollo, el menor valor ΔH^+ ocurre en las plántulas bajo $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ FFF y el mayor ΔH^+ ocurre en las plántulas bajo $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3.4, Tukey, DSH = 19.45, $P < 0.01$).

3.3.2 Pigmentos fotosintéticos

En la cuarta semana de desarrollo, las mayores concentraciones de clorofila total, clorofila a y clorofila b, la presentaron las plántulas en los tratamientos con menor FFF, y variaron significativamente de manera inversa a la luz (Cuadro 3.1, ANOVA, $F = 468.02$, $P < 0.01$). En contraste, la relación clorofila a/clorofila b y el contenido de carotenoides variaron significativamente de manera directa al nivel de

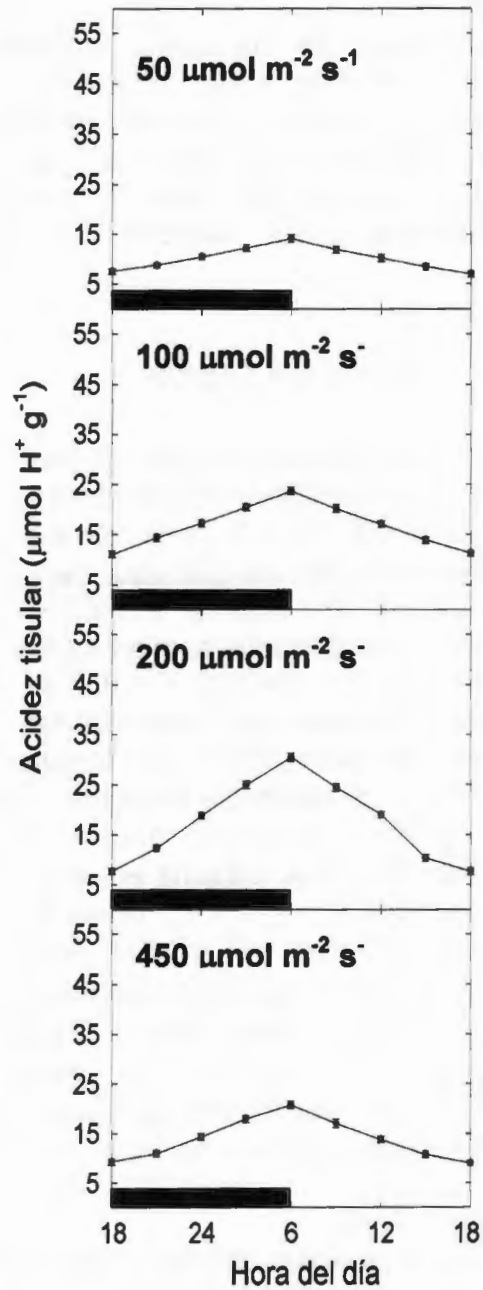


Fig. 3.1. Ciclo diario de la acidez tisular en plántulas de *Mammillaria gaumeri* de una semana de edad creciendo bajo los flujos de fotones para fotosíntesis (FFF) indicados. Los datos son el promedio \pm ES ($n = 3$). Las barras oscuras indican el período de oscuridad.

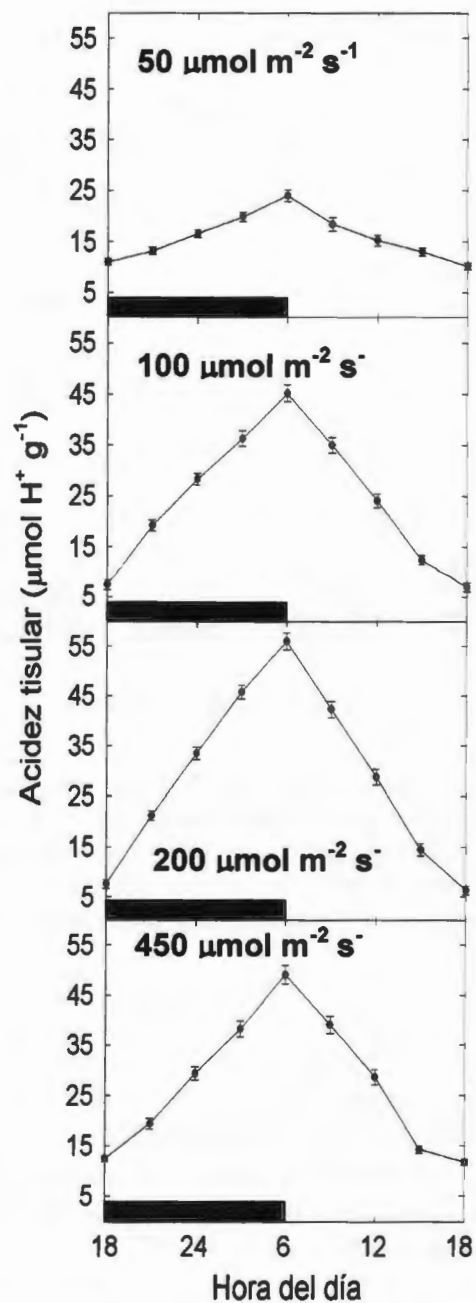


Fig. 3.2. Ciclo diario de la acidez tisular en plántulas de *Mammillaria gaumeri* de cuatro semanas de edad creciendo bajo los flujos de fotones para fotosíntesis (FFF) indicados. Los datos son el promedio \pm ES ($n = 3$). Las barras oscuras indican el período de oscuridad.

FFF (Cuadro 3.1, ANOVA, $F = 23.54$, $P < 0.01$ y $F = 92.49$, $P < 0.01$, respectivamente).

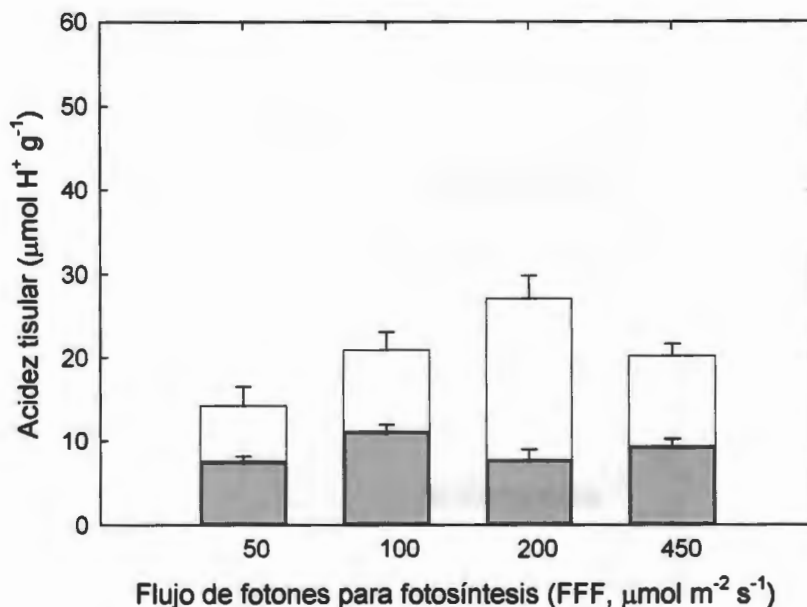


Fig. 3.3. Acidez tisular en plántulas de *Mammillaria gaumeri* de una semana de edad creciendo bajo cuatro tratamientos de flujo de fotones para fotosíntesis (FFF). Las barras claras indican la acidez tisular al final del período nocturno y las barras oscuras indican la acidez tisular al final del período de luz del día anterior. Los datos son el promedio \pm ES ($n = 3$).

3.3.3 Relación volumen-superficie

La relación volumen/superficie (v/s) aumenta de manera lineal en el tiempo. Al igual que la acidez tisular, v/s varió entre los tratamientos de luz. Después de cuatro semanas, las plántulas en el tratamiento de $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ FFF tuvieron la mayor relación volumen/superficie ($0.072 \pm 1.1 \times 10^{-3} \text{ cm}$), seguidas de las plántulas bajo $450 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3.5, Prueba de Tukey DSH = 2.56, $P < 0.01$).

3.4 DISCUSIÓN

Se pensaba que las plántulas de todas las cactáceas exhibían fotosíntesis C_3 al momento de germinar y que durante el desarrollo, al llegar la sequía, cambiaban a fotosíntesis CAM (Altesor & Ezcurra,

1992; Loza-Cornejo et al., 2003). Sin embargo, las plántulas de *Mammillaria gaumeri*, al igual que *Neobuxbaumia tetetzo* y *Ferocactus recurvus* (Hernández & Briones, citados por De la Barrera & Andrade, 2005), exhiben fotosíntesis CAM inmediatamente después de la germinación, aún cuando el potencial hídrico del suelo está cercano a la capacidad de campo. Individuos adultos de *M. gaumeri* también exhiben modo CAM obligado aún durante la estación lluviosa (Capítulo I), por lo que esta especie puede ser considerada como CAM obligada durante todo su ciclo vital, de acuerdo con los criterios señalados por Cushman (2001).

La baja disponibilidad de luz es un factor que limita la asimilación de carbono para plántulas de *M. gaumeri*, como muestra la relación entre FFF y acidez tisular. El FFF total diario para el tratamiento de $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ FFF fue de $2.16 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, por debajo del punto de compensación de luz reportado para varias cactáceas ($4 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$; Nobel, 1988) y correspondió al menor valor de ΔH^+ . En contraste, la mayor ganancia de carbono la presentaron las plántulas en el tratamiento de $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ FFF (FFF total diario de $8.64 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$). La radiación excesiva también redujo la asimilación de CO_2 . El FFF total diario para el tratamiento de $450 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ FFF fue de $19.44 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$. Para *Schlumbergera truncata*, cactácea holoepífita que crece en ambientes sombreados, la asimilación de carbono es 19% menor para plantas expuestas a $17 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ que para plantas expuestas a $9 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (Nobel & Hartsock, 1990). La ganancia de carbono en plántulas de *M. gaumeri* está fuertemente correlacionada con la construcción de tejido de almacenamiento de agua (Nobel, 1988), ya que la relación volumen/superficie de las plántulas siguió el mismo patrón del valor ΔH^+ .

La fotosíntesis CAM es benéfica para plantas que crecen en ambientes en los que están por debajo del punto de compensación de luz, ya que este metabolismo, a diferencia de la fotosíntesis C_3 , permite el reciclaje del CO_2 producido por la respiración interna, manteniéndose así un balance positivo de carbono (Pierce et al., 2002; Lüttge, 2004). CAM también es benéfico para plantas que crecen en ambientes con luz elevada, ya que actúa como un mecanismo fotoprotector durante períodos secos y de mayor exposición al FFF (Pierce et al., 2002), que previene la fotoinhibición crónica porque mantiene la actividad fotosintética (Nobel, 1988) y evita la inhibición por retroalimentación en

la operación del fotosistema II y el fotodaño por condiciones de exceso de luz (Maxwell *et al.*, 1995; Fernandes *et al.*, 2002).

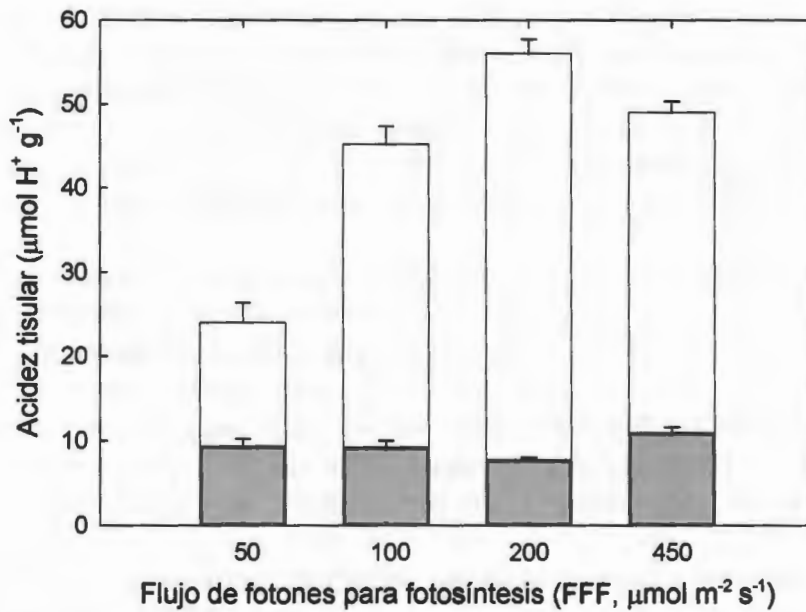


Fig. 3.4. Acidez tisular en plántulas de *Mammillaria gaumeri* de cuatro semanas de edad creciendo bajo cuatro tratamientos de flujo de fotones para fotosíntesis (FFF). Las barras claras indican la acidez tisular al final del período nocturno y las barras oscuras indican la acidez tisular al final del período de luz del día anterior. Los datos son el promedio \pm ES ($n = 3$).

Las diferencias en el contenido de clorofila total y en la relación clorofila a/clorofila b siguieron las tendencias generales de aclimatación a sol y sombra encontrados en plantas C_3 (Björkman, 1981; Anderson, 1986); incrementos en el flujo de fotones incidente resultaron en la disminución en el contenido de clorofila total y en el aumento en la relación clorofila a/clorofila b. Niveles bajos de luz promueven la biosíntesis de clorofila, por lo que la mayor concentración de clorofila en plántulas de *M. gaumeri* que crecieron en los tratamientos de menor FFF puede atribuirse a la inducción de las enzimas relacionadas con la biosíntesis de la clorofila (Jeon *et al.*, 2005). En contraste, niveles elevados de luz inhiben la biosíntesis de clorofila, por lo que su reducción en plántulas de *M. gaumeri* puede estar relacionada con la interferencia de mayores niveles de FFF en la biosíntesis de clorofila a

través de inhibición directa (van Assche & Clijsters, 1990). Además, niveles de luz excesivos promueven la degradación de moléculas de clorofila (Lambers *et al.*, 1998). Debido a que tanto la clorofila a como la clorofila b están asociadas con los complejos antena del fotosistema II (PSII), la reducción de estos pigmentos en el tratamiento de mayor FFF sugieren daño a los centros de reacción de PSII (Anderson, 1986). Por otro lado, la menor relación clorofila a/clorofila b en plántulas aclimatadas a los menores niveles de FFF indica que tienen más clorofila asociada al complejo antena que a los fotosistemas, reflejando una mayor inversión en la captura de luz en ambientes muy sombreados (Evans, 1988).

Cuadro 3.1. Concentración de pigmentos fotosintéticos en plántulas de *Mammillaria gaumeri* después de cuatro semanas de crecimiento bajo el flujo de fotones para fotosíntesis (FFF) indicado (Datos son las medias \pm ES, $n = 5$). Diferentes exponentes indican diferencia significativa entre tratamientos ($P < 0.01$) dentro de la misma columna. PF = Peso fresco.

FFF ($\mu\text{mol m}^{-2}$ s^{-1})	Concentración de clorofila (mg g^{-1} PF)				Carotenoides (mg g^{-1} PF)
	a	b	a + b	a/b	
	50	0.262 \pm 0.028 ^a	0.126 \pm 0.013 ^a	0.392 \pm 0.037 ^a	2.08 ^a
100	0.251 \pm 0.026 ^a	0.119 \pm 0.013 ^a	0.371 \pm 0.036 ^a	2.10 ^a	0.047 \pm 0.0021 ^{bc}
200	0.188 \pm 0.024 ^b	0.085 \pm 0.011 ^b	0.273 \pm 0.031 ^b	2.21 ^b	0.052 \pm 0.0035 ^b
450	0.105 \pm 0.019 ^c	0.048 \pm 0.006 ^c	0.153 \pm 0.024 ^c	2.18 ^b	0.061 \pm 0.0039 ^a

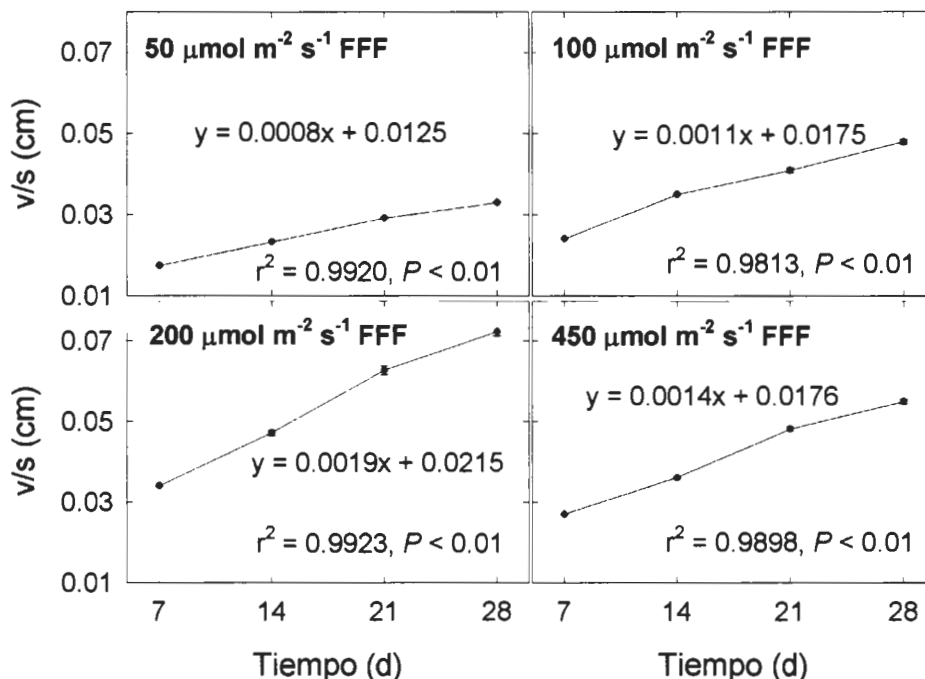


Fig. 3.5. Efecto de cuatro tratamientos de flujo de fotones para fotosíntesis (FFF) sobre la relación volumen/superficie (v/s) en plántulas de *Mammillaria gaumeri* de cuatro semanas de edad. Los datos son el promedio \pm ES ($n = 5$).

El contenido de carotenoides en plántulas de *M. gaumeri* estuvo fuertemente correlacionado con una mayor incidencia de fotones. Las plantas aclimatadas a altos niveles de luz disipan la energía a través de reacciones mediadas por el ciclo de las xantofilas, un grupo particular de carotenoides (Lambers *et al.*, 1998). El ciclo de las xantofilas funciona como un mecanismo de fotoprotección, ya que recibe el exceso de energía en la misma forma energizada que la clorofila y disipa la energía, sin daño para la planta, en forma de calor (Adams & Demmig-Adams, 1992). Por ejemplo, en *Opuntia macrorhiza*, a mayor FFF total diario, mayor contenido de los componentes del ciclo de la xantofila (Barker & Adams, 1997), lo que evita que la energía en exceso sea transferida a las moléculas de oxígeno vía clorofila, conduciendo a daño fotooxidativo, que a su vez, puede conducir a la peroxidación de lípidos y a la pérdida de los compartimentos celulares (Adams & Demmig-Adams, 1996).

CAM es un modo relativamente más efectivo de asimilación de carbono y crecimiento que C_3 en ambientes con cambios microambientales muy marcados entre la estación lluviosa y la de sequía: previene las pérdidas por respiración cuando hay niveles bajos de FFF y evita la fotoinhibición y el fotodaño en condiciones de FFF elevado. Tomando en cuenta que las temperaturas elevadas y el estrés hídrico junto con la intercepción de luz en exceso incrementan la susceptibilidad a la fotoinhibición (Adams *et al.*, 1987; Lu *et al.*, 2003), la expresión de CAM desde etapas tempranas del ciclo de vida, junto con los mecanismos de intercepción de luz en irradiación baja y de fotoprotección en irradiación elevada, permitirían una mayor eficiencia en la ganancia de carbono y la construcción de tejido de almacenamiento de agua, que permitiría a las plántulas sobrevivir a las condiciones tan adversas de la estación de sequía.

Las plántulas de *Mammillaria gaumeri* sobreviven por más tiempo cuando reciben 20% de la radiación ambiental total (Capítulo 2), equivalente a $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Bajo estas condiciones ocurre la mayor acumulación nocturna de ácidos orgánicos y el incremento en la presión osmótica durante el período de oscuridad debido al incremento en la acidez de la vacuola, provee de una fuerza motriz para el movimiento de agua (Lüttge, 1987). La adquisición de agua por el tejido del clorénquima a partir del parénquima depende parcialmente de la alta presión osmótica del clorénquima resultante del proceso CAM. La mayor presión osmótica del clorénquima ayudaría a mantener la turgencia en estos tejidos en plántulas de *M. gaumeri* durante periodos de sequía. Se ha sugerido que los cambios en la presión osmótica del clorénquima también incrementarían la absorción del agua del suelo (Ruess & Eller, 1985).

Además, las plántulas que reciben $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ exhiben la mayor relación volumen/superficie, lo cual se traduce en mayor tejido capaz de almacenar agua y menor superficie por la que se puede perder por transpiración (Nobel, 1988). Entonces, la fotosíntesis CAM en plántulas de *M. gaumeri* aumentaría la probabilidad de supervivencia de plántulas debido al aumento en el tamaño del reservorio de agua al inicio de la estación de sequía y a la reducción en la pérdida de agua por transpiración.

La fotosíntesis CAM permitiría mantener la turgencia celular y la absorción de agua del suelo al inicio de la estación de sequía, permitiendo que siga el proceso de fotosíntesis a pesar de la baja

disponibilidad de agua en el suelo. Adicionalmente, protege al fotosistema II y evita la fotorrespiración en condiciones de alta irradiación, permitiendo que continúe la fotosíntesis. Por consiguiente, la probabilidad de éxito de la propagación *ex situ* y de la reintroducción de plántulas *M. gaumeri* en los sitios de distribución natural aumentaría si estas crecen bajo $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de FFF, lo cual corresponde a las condiciones lumínicas debajo de plantas nodriza en matorrales de duna y en selvas bajas caducifolias (Cervera *et al.*, 2006). CAM evita la pérdida de agua por transpiración, la pérdida de carbono por fotorrespiración, permite mayor ganancia de carbono bajo condiciones de baja irradiación y permitiría aumentar la disponibilidad de agua al iniciar el período de sequía.

LITERATURA CITADA

- Adams WW III, Demmig-Adams B. 1992.** Operation of the xanthophylls cycle in higher plants in response to diurnal changes in incident sunlight. *Planta* **186**: 390-398.
- Adams WW III, Demmig-Adams B. 1996.** Energy dissipation and the xanthophyll cycle in CAM plants. En: *Crassulacean acid metabolism: biochemistry, ecophysiology and evolution*. Winter K, Smith JAC, eds. Nueva York: Springer.
- Adams WW III, Smith SD, Osmond CB. 1987.** Photoinhibition of the CAM succulent *Opuntia basilaris* growing in the Death Valley: evidence from 77K fluorescence and quantum yield. *Oecologia* **71**: 221-228.
- Altesor A, Ezcurra E. 1992.** Changes in photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Oecologica* **13**: 777, 785.
- Anderson JM. 1986.** Photoregulation of the composition, function and structure of thylakoid membranes. *Annual Reviews of Plant Physiology* **37**: 93-136.
- Barker DH, Adams WW III. 1997.** The xanthophylls cycle and energy dissipation in differently oriented faces of the cactus *Opuntia macrorhiza*. *Oecologia* **109**: 353-361.
- Björkman O. 1981.** Responses to different quantum flux densities. En: *Physiological plant ecology I. Enciclopedia of plant physiology*. Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H, eds. Nueva York: Springer.

- Bruisma J. 1963.** The quantitative analysis of chlorophylls a and b in plant extracts. *Photochemistry and Photobiology* 2: 241-249.
- Cervera JC, Andrade JL, Simá JL, Graham EA. 2006.** Microhabitats, germination and establishment for *Mammillaria gaumeri* (Cactaceae), a rare species from Yucatan. *International Journal of Plant Sciences* 167: en prensa.
- Cushman JC. 2001.** Crassulacean acid metabolism. A plastic photosynthetic adaptation to arid environments. *Plant Physiology* 127: 1430-1448.
- De la Barrera E, Andrade JL. 2005.** Challenges to plant megadiversity: how environmental physiology can help. *New Phytologist* 167: 5-8.
- Evans JR. 1988.** Acclimation by the thylakoid membranes to growth irradiance and the partitioning of nitrogen between soluble and thylakoid proteins. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 93-106.
- Fernandes J, Chaloub RM, Reinert F. 2002.** Influence of nitrogen supply on the photoprotective response of *Neoregelia cruenta* (Bromeliaceae) under high and low light intensity. *Functional Plant Biology* 29: 757-762.
- Jeon M, Ali MB, Hahn E, Paek K. 2005.** Effects of photon flux density on the morphology, photosynthesis and growth of a CAM orchid, *Doritanopsis* during post-micropropagation acclimatization. *Plant Growth Regulation* 45: 139-147.
- Lambers H, Chapin FS III, Pons TL. 1998.** *Plant physiological ecology*. Nueva York: Springer-Verlag.
- Klüge M, Ting IP. 1978.** Crassulacean acid metabolism: Analysis of an ecological adaptation. Berlín: Springer-Verlag.
- Loza-Cornejo S, Terrazas T, López-Mata L, Trejo C. 2003.** Características morfo-anatómicas y metabolismo fotosintético en plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae): su significado adaptativo. *Interciencia* 28: 83-89.
- Lu C, Qiu N, Lu Q, Wang B, Kuang T. 2003.** PSII photochemistry, thermal energy dissipation, and the xanthophyll cycle in *Kalänchoe daigremontiana* exposed to a combination of water stress and high light. *Physiologia Plantarum* 118: 173-182.
- Lüttge U. 1987.** Carbon dioxide and water demand: Crassulacean acid metabolism (CAM), a versatile ecological adaptation exemplifying

- the need for integration in ecophysiological work. *New Phytologist* **106**: 593-629.
- Lüttge U. 2004.** Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of Botany* **93**: 629-652.
- Maxwell C, Griffiths H, Borland AM, Young AJ, Broadmeadow SJ, Fordham MC. 1995.** Short term photosynthetic responses of the C₃-CAM epiphyte *Guzmania monostachia* var. *monostachia* to tropical seasonal transitions under field conditions. *Australian Journal of Plant Physiology* **22**: 771-781.
- Nobel PS. 1988.** *Environmental biology of agaves and cacti*. New York: Cambridge University Press.
- Nobel, PS. 1994.** *Remarkable agaves and cacti*. New York: Oxford University Press.
- Nobel, PS, Hartsock TL. 1990.** Diel patterns of CO₂ exchange for epiphytic cacti differing in succulence. *Physiologia Plantarum* **78**: 628-634.
- Pearcy RW, Ehleringer JR, Mooney HA, Rundel PW. 1994.** *Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation*. Londres: Chapman & Hall.
- Pierce S, Winter K, Griffiths H. 2002.** The role of CAM in high rainfall cloud forests: an *in situ* comparison of photosynthetic pathways in Bromeliaceae. *Plant, Cell and Environment* **25**: 1181-1189.
- Salisbury FBC, Ross W. 1992.** *Plant physiology*. 4th edn. California: Wadsworth Publishing.
- Ting IP. 1985.** Crassulacean acid metabolism. *Annual Reviews of Plant Physiology* **35**: 595-622.
- Van Assche F, Clijsters H. 1990.** Effects of metals on enzyme activity in plants. *Plant Cell and Environment* **19**: 171-176.
- Wellburn AR. 1994.** The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids; using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology* **144**: 307-313.
- Winter K, Smith JAC. 1996.** An introduction to crassulacean acid metabolism. En: *Crassulacean acid metabolism. Biochemistry, ecophysiology and evolution*. Winter K, Smith JAC, eds. Nueva York: Springer.

DISCUSIÓN GENERAL

El mantenimiento de poblaciones de cactáceas bajo condiciones naturales es afectado por diversas interacciones con otros organismos así como por factores abióticos, como la temperatura, la precipitación y la radiación solar. La evaluación de la importancia relativa de cada factor provee de información acerca de las causas que afectan la dinámica poblacional de estas plantas (Valiente-Banuet & Godínez-Álvarez, 2003). Los estudios demográficos de poblaciones de cactáceas indican, en general, que las interacciones positivas (facilitación) y negativas (depredación, competencia) afectan a los estadios del ciclo vital que son más sensibles (Franco y Nobel, 1989) y que aún se sabe muy poco acerca de la contribución de los factores abióticos. Los rangos de distribución de cactáceas están determinados por la heterogeneidad ambiental y para especies raras, están restringidos además por los requerimientos ambientales específicos para cada especie (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). El presente trabajo tuvo por objetivo describir el efecto de factores microambientales como luz, agua y temperatura, sobre la asimilación de CO₂, el crecimiento de individuos adultos, la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas de *Mammillaria gaumeri*, cactácea globular rara y endémica de la costa norte de Yucatán (Durán *et al.*, 1998), así como determinar el grado de especificidad en los requerimientos ambientales para cada uno de estos estadios.

La dinámica poblacional de muchas especies con ciclo de vida largo, como, *Carnegiea gigantea* (Pierson y Turner, 1998), *Neobuxbaumia tetetzo* (Godínez-Álvarez *et al.*, 1999), *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza-Olguín *et al.*, 2002) y *Pterocereus gaumeri* (Méndez *et al.*, 2005), depende principalmente de la supervivencia de individuos adultos. *Mammillaria gaumeri*, junto con *Coryphanta robbinsorum* (Schmalzel *et al.*, 1995), están dentro de este grupo de especies con ciclo de vida no tan largo como las cactáceas mencionadas anteriormente, sin embargo, sus poblaciones están compuestas principalmente por individuos adultos (López-Jiménez, 2001), por lo que es probable que la permanencia y supervivencia estén positivamente correlacionadas con la edad y el tamaño de los individuos (Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; Schmalzel *et al.*, 1995). Además, dado que existe una fuerte relación entre el crecimiento y la supervivencia,

las tasas de crecimiento de los individuos adultos, que a su vez dependen de las tasas de asimilación de CO₂, podrían ser utilizadas para predecir la supervivencia.

Los patrones de fijación de CO₂ en las tres estaciones características de la costa norte de Yucatán (lluvias, “nortes” y secas; Orellana, 1999) son consistentes con el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM). Durante la estación seca, debido al déficit hídrico en el suelo y en el aire, que conduce al cierre estomático por más de 18 horas del día, la asimilación neta de CO₂ total diaria está reducida a 1.3 mmol CO₂ m⁻² día⁻¹ y el crecimiento es nulo, al igual que para la mayoría de las plantas de ambientes áridos (Larcher, 1995). En contraste, la asimilación neta de CO₂ total diaria y el crecimiento son máximos durante la estación lluviosa, cuando la temperatura promedio es similar a la media anual. El crecimiento, definido como ganancia anual de peso seco, se incrementa linealmente al aumentar el flujo de fotones para fotosíntesis (FFF), siendo máximo para las plantas que reciben el 80% del FFF total ambiental. Sin embargo, las plantas más expuestas exhiben la menor tasa de crecimiento anual debido a la fotoinhibición (Adams & Demmig-Adams, 1996). El porcentaje de FFF óptimo para el crecimiento de individuos adultos ocurre en la duna costera cuando la vegetación que rodea a los individuos de *M. gaumeri* está compuesta por herbáceas que no rebasan los 30 cm de altura, como *Cannavalia rosea* (Sw.) DC. (Leguminosae), *Ambrosia hispida* Pursh (Compositae) y pastos. En la selva baja, el porcentaje óptimo de FFF ocurre cuando *M. gaumeri* está rodeada por *Ipomea pres-caprae* (L.) R. Br. (Convolvulaceae) y pastos que no rebasan los 25 cm altura. Las condiciones óptimas para la asimilación de carbono de individuos adultos que reciben del 60 al 80% del FFF total ambiental, ocurren durante la estación de lluvias, cuando el potencial hídrico del suelo es cercano a 0.0 MPa y la temperatura diurna/nocturna es de 30/20 °C.

Las condiciones óptimas para la germinación de semillas también están finamente sincronizadas con las condiciones microambientales de la estación lluviosa: humedad del suelo elevada y temperatura diurna/nocturna de 30/20 °C. Sin embargo, a diferencia del crecimiento de individuos adultos, la germinación únicamente ocurre a niveles bajos de FFF, siendo máxima cuando incide sobre las semillas el 20% del FFF total ambiental. La disminución de la radiación excesiva se debe a la intercepción de fotones por las copas de arbustos perennes, conocidos como plantas nodriza (García-Moya & McKell

, 1970; McAuliffe, 1984; Franco & Nobel, 1989). En este trabajo, el 80% de FFF fue interceptado por la copa de especies arbustivas como *Bravaisia berlandieriana* (Acanthaceae) y *Diphysa carthagenensis* (Fabaceae), con una altura no menor a 60 cm, permitiendo el paso del 20% de FFF y la germinación de semillas de *M. gaumeri*. *B. berlandieriana* ocurre en manchones densos en la duna costera, ocupando un área de 6 a 10 m²; *D. carthagenensis* ocurre en los bordes de claros o formando islas dentro del claro. La conservación de las especies nodriza en el hábitat natural de *M. gaumeri* aumentaría la germinación de semillas y la probabilidad de reclutamiento de nuevos individuos.

Estos arbustos también facilitaron el establecimiento de plántulas de *M. gaumeri* en las mismas condiciones microambientales en que ocurre la germinación: alta disponibilidad de agua en el suelo debida a la precipitación, reducción en los extremos de temperatura, manteniéndola cerca de 30/20 °C y a través de la reducción de la radiación excesiva. La supervivencia de plántulas también es máxima cuando reciben 20% del FFF total ambiental. La marcada diferencia en la disponibilidad de agua en la transición de la estación de "nortes" a la de secas es el factor limitante para el establecimiento de plántulas de *M. gaumeri*. Sin embargo, debido a los cambios en el régimen térmico entre estaciones, la probabilidad de mortalidad es aún mayor. Durante la estación de "nortes" las plántulas están aclimatadas a temperaturas relativamente bajas y no toleran las temperaturas extremas que se presentan durante la estación seca (la temperatura del aire puede llegar a 45 °C y la del suelo arriba de 60 °C, Cuadro I, Capítulo II). Entonces, al igual que para las cactáceas del desierto, el reclutamiento de nuevos individuos vía semilla estaría limitado a algunos años relativamente frescos y húmedos (Steenbergh & Lowe, 1977; Jordan & Nobel, 1979), en los que las plántulas puedan desarrollar suficiente tejido de almacenamiento de agua para tolerar la sequía.

Las plántulas expuestas al 20% del FFF total ambiental exhiben la mayor ganancia de carbono en condiciones de humedad elevada y en consecuencia podrían tener una mayor relación volumen/superficie (más tejido para almacenar agua; Nobel, 1988) y tener mayores probabilidades de sobrevivir a las condiciones adversas de la estación seca (Jordan & Nobel, 1979, 1981). La mayor ganancia de carbono en los ambientes en los que crecen las plántulas, es posible gracias al metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM), presente en plántulas de

M. gaumeri recién germinadas. Por mucho tiempo se pensó que las plántulas de cactáceas recién germinadas exhibían fotosíntesis C₃ cuando la disponibilidad de agua es elevada y que, con el desarrollo y la llegada la estación seca cambiaban a CAM (Altesor & Ezcurra, 1992). Con un estudio reciente bajo condiciones de campo se demostró que algunas especies son CAM obligadas durante todo el ciclo de vida (Hernández & Briones, citados por De la Barrera & Andrade, 2005).

La fotosíntesis CAM aumenta la ganancia de carbono en plántulas de *M. gaumeri* ya que previene las pérdidas de carbono por respiración cuando la planta está por debajo del punto de compensación de luz (como puede ocurrir para plántulas muy sombreadas) mediante el reciclamiento del CO₂ liberado internamente por la respiración (Pierce *et al.*, 2002; Lüttge, 2004). Además, reduce el riesgo de que ocurra fotoinhibición crónica porque mantiene la actividad fotosintética (Nobel, 1988) y evita la inhibición por retroalimentación en la operación del fotosistema II y el fotodaño por condiciones de exceso de luz (Maxwell *et al.*, 1995; Fernandes *et al.*, 2002). Además, debido a que las temperaturas elevadas y el estrés hídrico incrementan la susceptibilidad a la fotoinhibición (Adams *et al.*, 1987; Lu *et al.*, 2003); el uso de CAM desde etapas tempranas del ciclo de vida, junto con la mayor biosíntesis de clorofila para capturar más luz en irradiación baja y la mayor biosíntesis de carotenoides de fotoprotección en condiciones de irradiación elevada, permiten una mayor eficiencia en la ganancia de carbono y la construcción de tejido de almacenamiento de agua, que permitiría a las plántulas sobrevivir a las condiciones adversas de la estación seca.

En la actualidad, *Mammillaria gaumeri* entre otras, es considerada por el gobierno mexicano como una especie sujeta a protección especial (Pr, Diario Oficial de la Federación, 2001) por su distribución restringida a un estrecho cordón litoral con vegetación de duna costera y a algunas selvas bajas deciduas con cactáceas del norte de Yucatán. Además, crece bajo condiciones extremas como alta irradiación, temperatura elevada y sequía prolongada, condiciones que la hacen más vulnerable a la extinción debido a sus bajas tasas de crecimiento y a la alta mortalidad de plántulas. Por esto, Durán y colaboradores han solicitado su cambio de categoría a especie en peligro de extinción (P). Los datos recabados en este trabajo, refuerzan esta re-categorización, ya que la continua fragmentación del hábitat

reduce aún más el número de microhábitats viables tanto para el crecimiento como para la germinación y el establecimiento de plántulas.

El alto grado de especificidad en los requerimientos ambientales para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas, hace que *M. gaumeri* sea particularmente susceptible a las perturbaciones de gran magnitud, las cuales resultan en la remoción de las plantas nodriza. Los estudios demográficos de plantas con ciclo de vida largo señalan que el aumento en la supervivencia de plántulas no tiene un efecto significativo sobre la tasa de crecimiento de la población (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Sin embargo, proyecciones realizadas para poblaciones de tres especies del género *Mammillaria* mostraron lo contrario: el tamaño poblacional aumenta si aumenta la germinación de semillas y la supervivencia de plántulas (Contreras & Valverde, 2002; Valverde *et al.*, 2004; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006). Por lo tanto, la asistencia humana será vital para la recuperación de esta especie (Maschinski *et al.*, 2004). La conservación de la vegetación nativa, en particular de las especies nodriza *Bravaisia berlandieriana*, *Diphysa carthagenensis* y otras especies perennes como *Coccoloba uvifera* (Polygonaceae), podría incrementar la disponibilidad de microhábitats para la germinación y el establecimiento. Los esfuerzos de reintroducción deben tomar en cuenta que las plántulas necesitan sombra para poder establecerse; deben ser plantadas de 10 a 15 cm de distancia del tronco principal para obtener ~20% del FFF total ambiental, lo cual además podría reducir la competencia por agua. Además, ya que el agua es el factor limitante, sería aconsejable el desarrollo un programa de riego *in situ* durante períodos críticos.

Debido a que la tasa de crecimiento anual de individuos adultos aumenta con el FFF, perturbaciones de baja magnitud podrían resultar en microhábitats más expuestos que serían benéficos para el crecimiento. Un ejemplo de perturbación de baja magnitud sería la cosecha de individuos de *Coccothrinax readii* H.J. Quero (Palmae) para la construcción de escobas o la cosecha de tunas de *Opuntia dillenii* (Ker Gawl.) Haw. (Cactaceae). Para *Mammillaria pectinifera*, la ausencia de perturbación resultó en una baja disponibilidad de microhábitats (Martorell & Peters, 2005). Por lo tanto, la colonización de parches con los niveles apropiados de perturbación debe ser una prioridad en los planes de manejo de *M. gaumeri*. Dado que los esfuerzos de conservación incluyen la identificación de sitios favorables, es necesario determinar los efectos independientes del potencial hídrico

del suelo, la temperatura y el flujo de fotones sobre la asimilación de CO₂ y generar un Índice de Productividad Ambiental (Nobel, 1988) que permita predecir la tasa de crecimiento bajo diferentes escenarios, incluido el cambio global, así como la evaluación precisa de los sitios adecuados para la reintroducción.

LITERATURA CITADA

- Adams WW III, Demmig-Adams B. 1996.** Energy dissipation and the xanthophyll cycle in CAM plants. En: Winter K, Smith JAC, eds. *Crassulacean acid metabolism: biochemistry, ecophysiology and evolution*. Nueva York: Springer.
- Adams WW III, Smith SD, Osmond CB. 1987.** Photoinhibition of the CAM succulent *Opuntia basilaris* growing in the Death Valley: evidence from 77K fluorescence and quantum yield. *Oecologia* **71**: 221-228.
- Altesor A, Ezcurra E. 1992.** Changes in photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Oecologica* **13**: 777, 785.
- Contreras C, Valverde T. 2002.** Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* **51**: 89-102.
- De la Barrera E, Andrade JL. 2005.** Challenges to plant megadiversity: how environmental physiology can help. *New Phytologist* **167**: 5-8.
- Diario Oficial de la Federación. 2001.** Norma Oficial Mexicana que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras, y las sujetas a protección especial y que establece especificaciones para su protección. NOM-059-ECOL. 2001. México, Distrito Federal.
- Durán R, Trejo-Torres JC, Ibarra G. 1998.** Endemic phytotaxa of the Peninsula of Yucatán. *Harvard Papers in Botany* **3**: 263-273.
- Esparza-Olguín L, Valverde T, Vilchis-Anaya E. 2002.** Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Conservation Biology* **103**: 349-359.

- Fernandes J, Chaloub RM, Reinert F. 2002.** Influence of nitrogen supply on the photoprotective response of *Neoregelia cruenta* (Bromeliaceae) under high and low light intensity. *Functional Plant Biology* **29**: 757-762.
- Franco AC, Nobel PS. 1989.** Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* **77**: 870-886.
- García-Moya AE, Mckell CM. 1970.** Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology* **51**:81-88.
- Godínez-Alvarez H, Valiente-Banuet A, Banuet LV. 1999.** Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, México. *Canadian Journal of Botany/Revue Canadien de Botanique* **77**: 203-208.
- Godínez-Álvarez H, Valverde T, Ortega-Baes P. 2003.** Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* **69**: 173203.
- Jordan PW, Nobel PS. 1979.** Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the northwestern Sonoran Desert. *American Journal of Botany* **66**: 1079-1084.
- Jordan PW, Nobel PS. 1981.** Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* **62**: 901-906.
- Larcher W. 1995.** *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. New York: Springer-Verlag.
- López-Jiménez L. 2001.** *Distribución, abundancia y estructura poblacional de Mammillaria gaumeri Orcutt, especie rara y endémica de Yucatán*. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico Agropecuario No. 2 . Conkal, Yucatán, México.
- Lu C, Qiu N, Lu Q, Wang B, Kuang T. 2003.** PSII photochemistry, thermal energy dissipation, and the xanthophyll cycle in *Kalänchoe daigremontiana* exposed to a combination of water stress and high light. *Physiologia Plantarum* **118**: 173-182.
- Lüttge U. 2004.** Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of Botany* **93**: 629-652.
- Martorell C, Peters EM. 2005.** The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* **124**: 199-207.
- Maschinski J, Baggs JE, Sacchi CF. 2004.** Seedling recruitment of an endangered limestone endemic in its natural habitat and

- experimental reintroduction sites. *American Journal of Botany* **91**: 689-698.
- Maxwell C, Griffiths H, Borland AM, Young AJ, Broadmeadow SJ, Fordham MC. 1995.** Short term photosynthetic responses of the C₃-CAM epiphyte *Guzmania monostachia* var. *monostachia* to tropical seasonal transitions under field conditions. *Australian Journal of Plant Physiology* **22**: 771-781.
- McAuliffe JR. 1984.** Sahuaro-nurse tree association in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* **64**:319-321.
- Méndez M, Durán R, Olmsted I. 2004.** Population dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a rare and endemic columnar cactus of Mexico. *Biotropica* **36**: 492-504.
- NOM-059-ECOL. 2001.** Norma Oficial Mexicana que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras, y las sujetas a protección especial y que establece especificaciones para su protección. Ciudad de México: Diario Oficial de la Federación.
- Nobel PS. 1988.** *Environmental biology of agaves and cacti*. New York: Cambridge University Press.
- Orellana R. 1999.** Evaluación climática. In: *Atlas de procesos territoriales de Yucatán*. A. García A, Córdova J, eds. Yucatán: Facultad de Arquitectura, Universidad Autónoma de Yucatán.
- Pierce S, Winter K, Griffiths H. 2002.** The role of CAM in high rainfall cloud forests: an *in situ* comparison of photosynthetic pathways in Bromeliaceae. *Plant, Cell and Environment* **25**: 1181-1189.
- Pierson E, Turner R. 1998.** An 85-year study of Saguaro (*Carnegiea gigantea*). *Ecology* **79**: 2676-2693.
- Schmalzel RJ, Reichenbacher FW, Rutman S. 1995.** Demographic study of the rare *Coryphanta robbinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño* **42**: 332-348.
- Steenbergh WF, Lowe CH. 1977.** *Ecology of the saguaro: II. reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant*. Monograph Series 8. Washington: National Park Service Scientific Series.
- Valiente-Banuet A, Godínez-Álvarez H. 2003.** Population and community ecology. En: *Cacti. Biology and uses*. Nobel PS, ed. Los Angeles: University of California Press.

- Valverde T, Quijas S, López-Villavicencio M, Castillo S. 2004.** Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* **170**: 167-184.
- Valverde PL, Zavala-Hurtado JA. 2006.** Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán Region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **64**: 193-208.

CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS

- Los patrones de asimilación de carbono de *Mammillaria gaumeri* son consistentes con el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM).
- Los patrones estacionales de asimilación de CO₂ reflejaron la disponibilidad de agua en el suelo y en la atmósfera: es máxima durante la estación de lluvia y disminuye al reducirse el potencial hídrico del suelo y al aumentar el déficit de presión de vapor.
- La ganancia de peso seco de individuos adultos es consistente con el patrón estacional de asimilación de carbono: es máxima durante la estación de lluvias y nula durante la de sequía. Además, se incrementó linealmente con el tamaño de la planta y la radiación incidente. Sin embargo, plantas muy expuestas exhiben fotoinhibición.
- Los microhábitats de luz óptimos para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas son diferentes a los óptimos para la asimilación de carbono y el crecimiento de individuos adultos, ya que la germinación y la supervivencia de plántulas son máximas a niveles bajos de luz.
- Los requerimientos microambientales para la germinación de semillas están finamente sincronizados con los típicos de la estación lluviosa: la germinación es máxima cuando el potencial hídrico del suelo es cercano a capacidad de campo y cuando la temperatura diurna/nocturna es similar a la media anual.
- Las plántulas que crecieron bajo aproximadamente el 20% del flujo de fotones para fotosíntesis ambiental diaria tuvieron una mayor relación volumen/superficie. Esto les permitiría almacenar más agua en los tejidos y sobrevivir por más tiempo a la sequía.
- Las plántulas exhiben baja tolerancia a las temperaturas extremas, por lo que aumenta la mortalidad en la transición de la estación de "nortes" con temperaturas relativamente bajas, a la de la estación de sequía, con temperaturas elevadas.
- El metabolismo ácido de las crasuláceas se presenta inmediatamente después de la germinación y es benéfico para la supervivencia de plántulas ya que permitiría una mayor ganancia de carbono a niveles de luz cercanos al punto de compensación, gracias al reciclamiento del CO₂ producido internamente por la respiración.

- El metabolismo ácido de las crasuláceas es benéfico para la supervivencia de plántulas porque bajo condiciones de estrés hídrico e irradiación y temperatura elevadas disminuye la susceptibilidad a fotoinhibición crónica del aparato fotosintético.
- En condiciones de irradiación baja ocurrió la mayor concentración de clorofila en el tejido, lo cual permitiría una mayor absorción de fotones. En contraste, en condiciones de irradiación elevada ocurrió la mayor concentración de carotenoides en el tejido, lo cual permitiría un aumento en la capacidad de fotoprotección.
- Las acciones para incrementar la supervivencia de plántulas deben incluir la conservación de la vegetación nativa; que las semillas y plántulas sean colocadas de 10 a 15 cm, con orientación norte-sur con relación al tronco principal de las plantas nodriza y el desarrollo de un plan de riego *in situ* durante períodos críticos.
- Las acciones para incrementar la tasa de crecimiento de individuos adultos deben incluir perturbaciones de baja intensidad, como la cosecha de palmas para elaborar escobas o la cosecha de tunas, que permitan mayor exposición al flujo de fotones ambiental.
- Los esfuerzos de reintroducción deben incluir la generación de un Índice de Productividad Ambiental que permita la evaluación precisa de los sitios adecuados, así como estudios de genética de poblaciones para determinar el grado de afinidad genética entre poblaciones.
- El Índice de Productividad Ambiental permitiría además predecir la tasa de crecimiento bajo diferentes escenarios, incluso bajo los cambios globales que se predicen para estas zonas.

