

# CACTÁCEAS y suculentas mexicanas



VOLUMEN 62 No. 4

OCTUBRE - DICIEMBRE 2017

ISSN 0626-717X

Volumen 62 No. 4  
Octubre-diciembre 2017

**Editor Fundador**  
Jorge Meyrán

**Consejo Editorial**  
**Anatomía y Morfología**  
Dra. Teresa Terrazas  
Instituto de Biología, UNAM

**Ecología**  
Dr. Arturo Flores-Martínez  
Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN  
Dr. Pablo Ortega-Baés  
Universidad de Salta Argentina

**Etnobotánica**  
Dr. Javier Caballero Nieto  
Jardín Botánico IB-UNAM

**Evolución y Genética**  
Dr. Luis Eguarte  
Instituto de Ecología, UNAM

**Fisiología**  
Dr. Oscar Briones  
Instituto de Ecología A. C.

**Florística**  
M. en C. Francisco González Medrano †  
Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco  
Dr. Luis G. Hernández Sandoval  
Universidad Autónoma de Querétaro  
M. en C. Aurora Chimal Hernández  
Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco

**Horticultura**  
Dr. Candelario Mondragón Jacobo, INIFAP-UAQ  
Dr. Elhadi Yahia  
Universidad Autónoma de Querétaro

**Química y Biotecnología**  
Dr. Francisco Roberto Quiroz Figueroa  
Instituto Politécnico Nacional, Unidad Sinaloa

**Sistemas Reproductivos**  
Dr. Francisco Molina F.  
Instituto de Ecología Campus Hermosillo, UNAM

Dr. Jafet Nassar  
Instituto Venezolano de  
Investigaciones Científicas

### Taxonomía y Sistemática

Dr. Fernando Chiang  
Instituto de Biología, UNAM  
Dr. Roberto Kiesling  
CRICYT, Argentina  
Dr. John Rebman  
Museo de Historia Natural, San Diego

### Editores

Dr. Jordan Golubov  
UAM-Xochimilco  
Dra. María C. Mandujano Sánchez  
Instituto de Ecología, UNAM  
Dr. Humberto Suzán Azpiri  
Facultad de Ciencias Naturales, UAQ, campus Juriquilla

### Asistentes editoriales

Dra. Mariana Rojas Aréchiga  
Instituto de Ecología, UNAM  
Dra. Guadalupe Malda Barrera  
Facultad de Ciencias Naturales, UAQ, campus Juriquilla

**Diseño editorial y versión electrónica**  
Palabra en Vuelo, SA de CV

### Impresión

Litográfica Dorantes SA de CV  
Se imprimieron 1000 ejemplares, diciembre de 2017

## SOCIEDAD MEXICANA DE CACTOLOGÍA, AC

**Presidenta Fundadora**  
Dra. Helia Bravo-Hollis †

### Presidente

Christian Brachet Ize

### Vicepresidente

Alberto Pulido Aranda

### Tesorera

Roxana Mondragón Larios

### Vocal

Araceli Gutiérrez de la Rosa

### Fotografía de portada:

*Furcraea parmentieri*  
Teresa Valverde



*Cactáceas y Suculentas Mexicanas* es una revista trimestral de circulación internacional y arbitrada, publicada por la Sociedad Mexicana de Cactología, A.C. desde 1955, su finalidad es promover el estudio científico y despertar el interés en esta rama de la botánica.

El contenido de los artículos es responsabilidad exclusiva de los autores y se encuentran bajo la licencia Creative Commons .

La revista *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* se encuentra registrada en los siguientes índices: CAB Abstracts, BIOSIS (Thomson Reuters), Periodica y Latindex.

The journal *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* is a publication of the Mexican Society of Cactology, published since 1955.

The articles are under the Creative Commons license .

The journal *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* is registered in the following indices: CAB Abstracts, BIOSIS (Thomson Reuters), Periodica and Latindex.

Dirección editorial (editor's address): *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, Instituto de Ecología, UNAM, Aptdo. Postal 70-275, Cd. Universitaria, 04510, México, D.F.

Correo electrónico: [mrojas@ecologia.unam.mx](mailto:mrojas@ecologia.unam.mx)

### Suscripciones



El costo de suscripción y envío a la revista es de \$480.00 para México y 45 USD o 39 € para el extranjero. Suscripción y entrega en Lab. Genética y Ecología, Instituto de Ecología, UNAM (Dra. Mariana Rojas) \$400.00.

• Pago de suscripción mediante depósito en BBVA Bancomer a la cuenta: 0446308554 a nombre de Palabra en Vuelo SA de CV.

• Para transferencia en el mismo banco y cuenta con la CLABE: 012180004463085547.

• Para transferencia internacional añadir la clave: BCMRMXMMMPYM.

• Mediante PayPal enviar a la cuenta con el correo:

[palabraenvuelo1@gmail.com](mailto:palabraenvuelo1@gmail.com)

Enviar comprobante de pago a los correos: [mrojas@ecologia.unam.mx](mailto:mrojas@ecologia.unam.mx) y [palabraenvuelo@yahoo.com.mx](mailto:palabraenvuelo@yahoo.com.mx)

Subscription rates (includes shipment): 45.00 USD or 39.00 €.

• For national bank transfer in BBVA Bancomer with the account: 0446308554, CLABE: 012180004463085547.

• For international bank transfer in the same bank and account add the code: BCMRMXMMMPYM.

• For payment via PAYPAL, send the paid amount to <[palabraenvuelo1@gmail.com](mailto:palabraenvuelo1@gmail.com)>, then send proof of payment to <[mrojas@ecologia.unam.mx](mailto:mrojas@ecologia.unam.mx)> and <[palabraenvuelo@yahoo.com.mx](mailto:palabraenvuelo@yahoo.com.mx)>

Consulta de la revista en formato digital en la siguiente liga (electronic editions available at the following link): [web.ecologia.unam.mx/cactusmex](http://web.ecologia.unam.mx/cactusmex)



Se autoriza la reproducción total o parcial de los artículos siempre y cuando se cite la fuente y no sea con fines de lucro.

La Sociedad Mexicana de Cactología, AC agradece a los suscriptores el financiamiento de ésta publicación.

# CACTÁCEAS y suculentas mexicanas

Volumen 62 No. 4 octubre-diciembre 2017



## Contenido

- ¿Hay nodricismo en las zonas templadas?:  
Un estudio de caso con *Furcraea parmentieri* (Asparagaceae)  
en el volcán Pelado, Ciudad de México**  
Valverde T & Hernández-Pedrero R ..... 100
- Algunas características de la biología reproductiva  
del peyote queretano *Lophophora diffusa* (Croizat)  
Bravo, (Cactaceae)**  
Díaz-Segura O, Jiménez-Sierra CL & Matías-Palafox ML ..... 116
- Agave garcia-mendozae* Galván & L. Hern.**  
Altamirano-Vázquez HG & Maruri Aguilar B ..... 128

## Contents

- Is there nurse effect in temperate zones? A case study with  
*Furcraea parmentieri* (Asparagaceae) in the Pelado volcano,  
Mexico City**  
Valverde T & Hernández-Pedrero R ..... 100
- Some characteristics of the reproductive biology of the  
Queretaro peyote *Lophophora diffusa* (Croizat)  
Bravo, (Cactaceae)**  
Díaz-Segura O, Jiménez-Sierra CL & Matías-Palafox ML ..... 116
- Agave garcia-mendozae* Galván & L. Hern.**  
Altamirano-Vázquez HG & Maruri Aguilar B ..... 128

# ¿Hay nodricismo en las zonas templadas?: Un estudio de caso con *Furcraea parmentieri* (Asparagaceae) en el volcán Pelado, Ciudad de México

Valverde Teresa<sup>1\*</sup> & Hernández-Pedrero Román<sup>1</sup>

## Resumen

Para probar si el efecto nodriza es un factor importante en el establecimiento de plantas suculentas en las zonas templadas, se investigó el destino de las fases tempranas de desarrollo de la planta amenazada *Furcraea parmentieri* a través de experimentos de germinación de semillas y de introducción de plántulas y bulbilos. La supervivencia y crecimiento de las plántulas y los bulbilos se monitoreó mensualmente por un año. Los experimentos se llevaron a cabo en un bosque templado en los alrededores del volcán Pelado, en el Sur de la Ciudad de México, iniciando en junio-julio de 2006 e incluyendo cuatro tipos de micrositios diferentes: bajo la sombra de una nodriza y en suelo somero (NSo), expuesto y en suelo somero (ESo), bajo una nodriza y en suelo profundo (NPr), y expuesto y en suelo profundo (EPr). Globalmente, la germinación en campo fue del 40% y se encontraron mayores valores de germinación en los micrositios con suelo somero. Sólo 14% de las plántulas emergidas sobrevivieron al cabo de un año, todas en micrositios expuestos. Por otro lado, las plántulas de un mes de edad que se introdujeron al campo, tuvieron mayores porcentajes de supervivencia en el micrositio NPr, mientras que su mayor crecimiento se dio en los micrositios NPr y ESo. Los bulbilos presentaron mayor crecimiento en los micrositios NPr. Las evidencias muestran que el efecto benéfico de las nodrizas se observó sólo en la supervivencia y el crecimiento de las plántulas introducidas y en el crecimiento de los bulbilos, pero no en la germinación de semillas ni en la supervivencia de las plántulas emergidas de dichas semillas. Los resultados se discuten en el contexto de los posibles conflictos semilla-plántula y su importancia para la comprensión del efecto nodriza, así como en cuanto a su relevancia para la conservación y restauración.

**Palabras clave:** Agavoidea, Bulbilos, Establecimiento, Germinación, Plántulas, Semillas.

## Abstract

To test whether the nurse effect is an important determinant of the establishment of succulent plants in temperate areas, the fate of the early life cycle stages of the endangered species *Furcraea parmentieri* were investigated through field experiments on seed germination and seedling and bulbil introduction. The survival and growth of seedlings and bulbils was monitored monthly for one year. Experiments were carried out in the surroundings of the Pelado volcano, which is a

<sup>1</sup> Grupo de Ecología de Poblaciones, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Circuito Exterior, Ciudad de México 04510, México.

\* Autor de correspondencia: teresa.valverde@ciencias.unam.mx

temperate forest site located in the south of Mexico City. Experiments were set in June-July 2006, in four different microsites: under the shade of a nurse plant and in shallow soil (NSo), exposed and in shallow soil (ESo), under the shade of a nurse plant and in deep soil (NPr) and exposed and in deep soil (EPr). Globally, seed germination in the field was 40% and higher seed germination values were found in the shallow soil compared to the deep soil microsites. Only 14% of the emerged seedlings were alive after one year, and all of them were in exposed microsites. In relation to the introduced seedlings, their highest survival values were observed in NPr microsites, while their growth rate was higher in NPr and ESo microsites. Bulbils showed the highest growth rate in NPr microsites. The evidence shows that the positive effect of nurse plants was apparent only in terms of the survival and growth of introduced seedlings and growth of bulbils, but not on seed germination or on the survival of seedlings emerged from those seeds. The results are discussed in the context of potential seed-seedling conflicts and their importance for the understanding of the nurse effect, as well as in terms of their relevance for conservation and ecological restoration.

**Key words:** Agavoidea, Bulbils, Establishment, Germination, Seedlings, Seeds.

## Introducción

El nodricismo es una interacción de facilitación que ha sido ampliamente documentada en las últimas décadas (ver Filazzola & Lortie 2014 para una revisión del tema). Consiste en que las etapas tempranas de una planta (*i.e.*, germinación de semillas y establecimiento de plántulas) se llevan a cabo de manera mucho más exitosas bajo la sombra de otra planta perenne, que funge como la nodriza, en comparación con su éxito relativo en condiciones expuestas (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Flores & Jurado 2003). En algunos casos el contraste entre ambas condiciones es tan dramático, que se habla incluso de una dependencia por parte de la planta protegida, la cual no logra establecerse en ausencia de la nodriza (Flores & Jurado 2003). Esta última, en principio, no recibe ningún beneficio ni perjuicio como resultado de la asociación (aunque una vez que la planta protegida alcanza cierto tamaño, puede establecer una interacción competitiva con la nodri-

za; Flores-Martínez *et al.* 1994), mientras que la planta protegida recibe el beneficio de la sombra de la nodriza, bajo la cual las condiciones de insolación y temperatura se ven amortiguadas y, por lo tanto, hay una mayor humedad en el suelo (Jordan & Nobel 1981; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Leirana-Alcocer & Parra-Tabla 1999; Munguía-Rosas & Sosa 2008).

Como es de esperarse, el nodricismo es muy común en zonas desérticas y semidesérticas, en donde el principal factor limitante es el agua (Peters *et al.* 2008). Se ha documentado la incidencia de nodricismo también en selvas tropicales caducifolias (Leirana-Alcocer & Parra-Tabla 1999; Esparza-Olguín *et al.* 2005; Arias-Medellín *et al.* 2016), así como en matorrales xerófilos que se presentan en climas templados, pero sobre suelos basálticos (*i.e.*, los pedregales) donde la aridez es de origen edáfico (Valverde *et al.* 2004). Por su parte, las plantas protegidas habitualmente son anuales (Brooker *et al.* 2008; McIntire & Fajardo 2014), aunque también es muy común que

sean plantas perennes suculentas (Flores & Jurado 2003). Es de llamar la atención que precisamente las plantas suculentas, que son notables por su capacidad de sobrevivir ante condiciones de intensa sequía (gracias a que presentan un metabolismo fotosintético de tipo CAM, entre otras adaptaciones), frecuentemente se asocian con nodrizas. Sin embargo, se ha visto que algunas plantas CAM presentan metabolismo  $C_3$  durante sus fases tempranas de desarrollo (Altesor *et al.* 1992; Winter *et al.* 2011), lo que las hace altamente vulnerables a las condiciones de intensa insolación y alta evapotranspiración que caracterizan a los ecosistemas donde habitan.

La subfamilia Agavoidea (familia Asparagaceae), que está conformada por nueve géneros y unas 300 especies (Rocha *et al.* 2006), se considera un linaje de plantas suculentas en las que se han documentado casos de nodricismo (Franco & Nobel 1988; Arizaga & Ezcurra 2002; Esque *et al.* 2015; Arias-Medellín *et al.* 2016). Entre ellas, el género *Furcraea* es un grupo interesante, pues entre sus 25 especies hay algunas que se distribuyen en zonas semiáridas, otras en selvas tropicales caducifolias, y otras más en zonas templadas. En este trabajo estudiamos las etapas tempranas de desarrollo de *Furcraea parmentieri* (Roezl ex Ortigies) García-Mend, una especie que se distribuye en bosques templados en el centro de México, en altitudes de 2300 a 3400 m snm y frecuentemente en suelos de origen volcánico. Nos preguntamos en qué medida el éxito de la germinación de semillas, el establecimiento de plántulas y la supervivencia de bulbilos (estructuras vegetativas que se producen en la infrutescencia) de *F. parmentieri* dependen de la protección de plantas nodriza. A pesar de

que esta especie no se distribuye en zonas áridas, sino en zonas templadas, también en estos ecosistemas las lluvias son marcadamente estacionales, por lo que la escasez de agua es una limitante para el crecimiento durante una buena parte del año; además, se le encuentra comúnmente en suelos volcánicos, someros, con afloramientos basálticos, que son espacios con escasa o nula capacidad de retención de agua, por lo que el nodricismo podría ser una forma de facilitación importante en la regeneración poblacional de esta especie. Considerando que *F. parmentieri* es una especie amenazada (SEMARNAT 2010), los resultados de este trabajo tienen el potencial de ser de gran utilidad para la restauración de ambientes degradados utilizando a esta especie, contribuyendo así a su conservación.

## Material y métodos

### Especie de estudio

*Furcraea parmentieri* (Roezl ex Ortigies) García-Mend. es una planta arborescente, de tronco simple, con una roseta de hojas en el ápice. La inflorescencia se produce a partir del meristemo apical de la roseta, por lo que al terminar la fructificación la planta muere (*i.e.*, es monocárpica o semélpara). Sus hojas son linear-lanceoladas, fibrosas y semi-suculentas, con márgenes denticulados. La inflorescencia es paniculada y llega a medir entre 4.5 y 8 m de alto (Fotos 1 y 2). Las flores se producen en fascículos de 2 a 4 flores y son blanco amarillentas. Cada flor tiene 6 estambres con la base engrosada (Foto 3), el ovario es tricarpelar y el estigma es superficialmente trilobado. Las semillas son planoconvexas de color negro brillante, y cuando vanas son de color blanco (Foto 4). Las infrutescencias (y ocasionalmente los troncos) producen bulbilos foliosos que, al caer al suelo, pueden dar lugar a individuos

genéticamente idénticos a la planta progenitora (García-Mendoza 2001). Para información más detallada sobre la biología reproductiva, la dinámica poblacional y la genética de poblaciones de *F. parmentieri*, consultar los trabajos de Álvarez-Porebska (2013), Bárceinas (2011), Albarrán y colaboradores (2017) y Hernández-Pedrero & Valverde (2017).

La distribución geográfica de *Furcraea parmentieri* se limita al Eje Neovolcánico Transversal. Se le ha reportado en la Sierra de Manantlán y la zona del Volcán de Colima en Jalisco, en Mil Cumbres en Michoacán, en la Sierra de las Cruces en el Estado de México, en la Sierra de Ocuilan en los límites del Estado de México con Morelos, en la Sierra del Ajusco en la Ciudad de México (antes Distrito Federal), y en las Sierras de Pachuca y Tulancingo en Hidalgo. Las poblaciones más abundantes se encuentran alrededor del volcán Ajusco y el volcán Pelado, que forman parte del mismo complejo montañoso en el sur del territorio de la Ciudad de México (García-Mendoza 2001). Debido a su limitada distribución geográfica y a que sus poblaciones se encuentran en zonas con una alta presión de cambio de uso de suelo, se la ha clasificado como *amenazada* en la NOM-ECOL-059 (SEMARNAT 2010).

### Sitio de estudio

Este trabajo se llevó a cabo en la zona del volcán Pelado, situado en la Ciudad de México, Delegación Tlalpan, muy cerca del límite con el estado de Morelos (19° 10' 28" latitud N y 99° 11' 55" longitud O) (Fig. 1). Específicamente, el sitio de estudio se ubicó en el brazo noreste del derrame del volcán Pelado, a una altitud de 3200 m. El tipo de clima en este punto es Cc(w<sub>2</sub>) (w)igw, es decir, templado semifrío, el más húmedo de los templados, con lluvias en verano. La temperatura media anual es 11.2 °C, siendo mayo el mes más cálido con una media mensual

de 13.4 °C, y enero es el mes más frío con una media mensual de 9.5 °C. La precipitación anual es de 1227 mm, el 91% de la cual cae durante el verano (datos de la estación meteorológica Ajusco, a 2837 m snm). Este sitio presenta un bosque de *Pinus hartwegii* Lindl. y *Alnus firmifolia* Fern. Illite, mientras que en el estrato herbáceo dominan *Festuca toluensis* Kunth y *Muhlenbergia macroura* (Kunth) Hitchc. La zona de estudio se encuentra en la formación Chichinautzin, que data del Pleistoceno superior; los suelos son litosoles y andosoles (Mondragón 2001).

### Experimentos de campo

a) *Germinación de semillas y supervivencia de plántulas emergidas*: Se colectaron semillas de tres individuos de *F. parmentieri* que se reprodujeron en 2005 y cuyos frutos maduraron hacia el final de ese año. Las semillas se guardaron en bolsas de papel en condiciones de laboratorio en la Ciudad de México durante cinco meses. El 28 de junio de 2006 (una vez iniciada la temporada de lluvias) se trasladaron las semillas al sitio de estudio y se colocaron en el campo en grupos de 20 semillas (en arreglos de 4 × 5) al interior de cuadros de 30 × 30 cm marcados en el suelo con estacas de madera en sus esquinas. Al colocar las semillas en el suelo, se presionaron suavemente contra el sustrato, para que su superficie hiciera el mayor contacto posible con el mismo.

Se colocaron cinco cuadros de semillas (repeticiones) en cada uno de cuatro tipos de microambientes: sitios expuestos (sin sombra) con suelo profundo (EPr); sitios expuestos con suelo somero (ESo); sitios bajo nodriza con suelo profundo (NPr); y sitios bajo nodriza con suelo somero (NSo). Los suelos someros variaron entre 5 y 8 cm de profundidad, y los suelos profundos entre 17 y 30 cm. La radiación solar varió entre 98.9 y 208.2  $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$  bajo las nodrizas; y entre 1080.9 y 2051.8  $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$  en los sitios expuestos (datos tomados con un cuantóme-

Teresa Valverde



FOTO 1. Ejemplar de *Furcraea parmentieri* en el bosque templado en los alrededores del volcán Xitle, Ciudad de México.

Teresa Valverde



FOTO 2. Inflorescencia paniculada en un individuo pequeño de *Furcraea parmentieri*.

Teresa Valverde



FOTO 3. Detalle de la inflorescencia de *Furcraea parmentieri* en el que se alcanzan a apreciar las características de las flores.



FOTO 4. Frutos y semillas de *Furcraea parmentieri*. Las semillas negras poseen embrión, mientras que las semillas blancas son vanas, sin embrión.

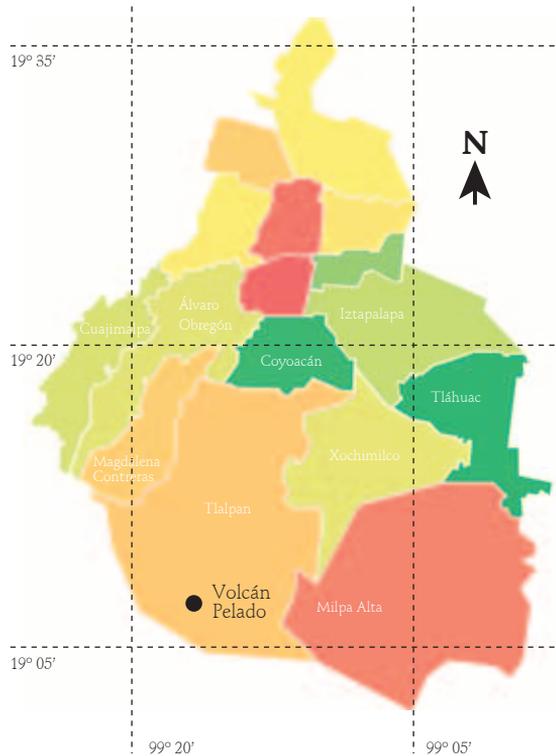


FIGURA 1. Localización del sitio de estudio, en el volcán Pelado, en el sur de la Ciudad de México.

tro ajustado a un DATALOGER LI-1400, marca LI-COR, el 5 de octubre de 2008 entre 1300 y 1500 hrs.).

Los cuadros se visitaron semanalmente durante los meses de julio, agosto, septiembre y octubre para registrar el número de semillas germinadas. A las plántulas que emergieron de estas semillas se les siguió mensualmente a lo largo de todo un año, para registrar su supervivencia.

*b) Supervivencia y crecimiento de plántulas introducidas:* Además del seguimiento de las plántulas emergidas descritas en el inciso anterior, se llevó a cabo un segundo experimento de supervivencia con plántulas que se introdujeron al campo después de un mes de que las semillas habían germinado en condiciones de invernadero (en Ciudad Universitaria, Ciudad de México). Esto nos permitió seguir el destino de plántulas que tenían un mayor nivel de desarrollo, comparadas con las del experimento anterior, con el objeto de contrastar su comportamiento con las primeras. El 4 de julio de 2006 se introdujeron 14 plántulas de un mes de edad en cada uno de 20 micrositios: 5 micrositios EPr, expuestos con suelo profundo (utilizando los mismos criterios que en el experimento anterior); 5 micrositios ESo, expuestos con suelo somero; 5 micrositios NPr, bajo nodriza con suelo profundo; y 5 micrositios NSo, bajo nodriza con suelo somero (las medidas de profundidad de suelo y radiación lumínica de los diferentes micrositios se detallan en el inciso anterior). Las 14 plántulas de cada repetición se ubicaron en cuadros de 30 × 30 cm cuyas esquinas se marcaron con estacas de madera. Se visitó el sitio de estudio mensualmente a lo largo de un año para evaluar el crecimiento y la supervivencia de las plántulas. Para cuantificar el crecimiento, en cada visita se midió la longitud de la hoja más larga y se contó el número de hojas de cada plántula.

*c) Crecimiento de bulbilos:* En diciembre de 2005 se colectaron bulbilos de las mismas inflorescencias referidas anteriormente, de las que también se colectaron las semillas utilizadas en los experimentos de los incisos anteriores. Los bulbilos se plantaron en charolas de plástico con un sustrato de tierra negra y se mantuvieron en el invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM, hasta junio de 2006. El 28 de junio de ese año, una vez iniciada la temporada de lluvias, los bulbilos se trasladaron al campo y se plantaron en los mismos cuatro tipos de micrositios descritos anteriormente (formados por la combinación de dos niveles de profundidad de suelo y dos niveles de radiación solar). Se hicieron tres réplicas por micrositio, cada réplica formada por 6 bulbilos plantados al interior de cuadros de 30 × 30 cm. Se llevaron a cabo visitas mensuales al campo a lo largo de un año para registrar la altura de los bulbilos, su número de hojas y el diámetro de la roseta. Con estas medidas se definió una variable *ad hoc* para evaluar su crecimiento a través del tiempo:

$$T_b = [(\pi r^2) (h / 3)] (0.1n)$$

donde  $T_b$  es el tamaño del bulbito, que se calculó como el volumen de un cono invertido (i.e., el término de la ecuación que está entre los paréntesis cuadrados), que es la forma geométrica que más se asemeja a la de un bulbito, siendo  $r^2$  el radio de la roseta y  $h$  su altura; multiplicado por  $n$ , el número de hojas, que a su vez se multiplicó por 0.1. Esta variable definida *ad hoc* para evaluar el crecimiento de los bulbilos busca reflejar su volumen, pero también reconoce que bulbilos muy diferentes en términos del número de hojas pueden tener volúmenes muy semejantes. Así, se vio la necesidad de incluir el número de hojas en la evaluación del crecimiento, por lo cual se multiplicó el volumen por el número de hojas, este último dado como una fracción

( $0.1n$ ) simplemente para reducir la escala de los valores obtenidos y evitar trabajar con valores demasiado altos.

Todos los bulbilos plantados sobrevivieron a lo largo del año de estudio, por lo que este experimento se enfocó hacia el análisis del crecimiento en los diferentes microsítios.

### **Análisis estadísticos**

Se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías para evaluar el efecto de los factores ‘profundidad de suelo’, y ‘nivel de exposición a la radiación solar’ (cada uno con dos niveles) sobre el porcentaje de emergencia de plántulas en el experimento de germinación de semillas en el campo. Asimismo, el análisis permitió evaluar el efecto de la interacción entre ambos factores. Los porcentajes de emergencia se transformaron a arcoseno para cumplir con los supuestos de normalidad del análisis.

La supervivencia de las plántulas introducidas al campo se evaluó utilizando el mismo enfoque, con un ANOVA de dos vías, siendo la variable de respuesta el porcentaje final de supervivencia (transformado a arcoseno). El tamaño final de las plántulas (al cabo de un año)  $T_p$ , también se evaluó a través de un ANOVA de dos vías con los mismos factores experimentales antes mencionados, definiendo la variable de respuesta como:

$$T_p = 0.1 L n$$

donde  $T_p$  es el tamaño de la plántula,  $L$  es la longitud de la hoja más larga y  $n$  es el número de hojas. Nótese que la variable *ad hoc* construida para evaluar el tamaño de las plántulas es diferente de la que se usó para evaluar el tamaño de los bulbilos, pues las plántulas todavía no forman propiamente una roseta y por lo tanto no tiene la forma de un cono invertido. Así, se decidió utilizar la longitud de la hoja más larga,

multiplicada por el número de hojas, como una medida de la cantidad de tejido fotosintético que presentan (y al igual que para los bulbilos, ésta se multiplicó por 0.1 simplemente para reducir la escala de valores y hacer más sencillo su manejo).

Por último, el crecimiento de los bulbilos también se analizó con un ANOVA de dos vías, analizando la variable ‘tamaño de los bulbilos’,  $T_b$ , al final de un año de seguimiento, y con los mismos factores experimentales de los experimentos anteriores.

## **Resultados**

### **Germinación de semillas y supervivencia de plántulas emergidas**

Los primeros registros del experimento de germinación se llevaron a cabo en septiembre de 2006. Para esta fecha, los microsítios de suelo somero (ESo y NSo) contaban con un porcentaje de emergencia de plántulas de entre 40 y 50%, mientras que los sitios con suelo profundo (EPr y NPr) tenían entre 10 y 15%. Una vez terminada la época de lluvias, en noviembre de 2006, los microsítios de suelo somero habían alcanzado cerca del 50% de emergencia de plántulas, y los de suelo profundo apenas alrededor del 20% (Fig. 2).

Los análisis estadísticos mostraron que el factor profundidad del suelo tuvo un efecto marginalmente significativo sobre el porcentaje de emergencia de plántulas ( $F=4.17$ ,  $gl = 1$  y  $12$ ,  $P=0.063$ ). Por su parte, el nivel de exposición a la radiación solar no tuvo un efecto significativo ( $F=0.97$ ,  $gl = 1$  y  $12$ ,  $P=0.760$ ), ni tampoco lo tuvo la interacción entre radiación solar y profundidad de suelo ( $F=0.001$ ,  $gl = 1$  y  $12$ ,  $P=0.968$ ).

Al cabo de un año de la siembra, se evaluó la supervivencia de las plántulas

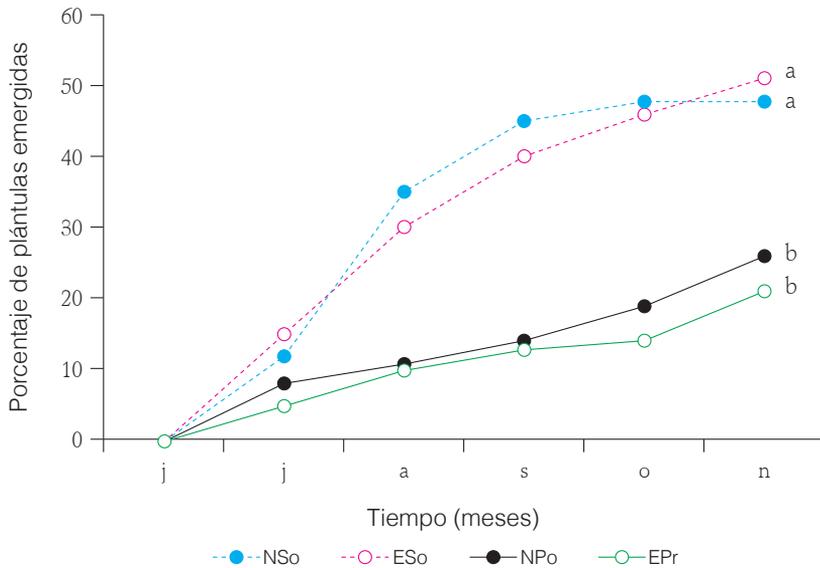


FIGURA 2. Porcentaje acumulado de emergencia de plántulas de junio a noviembre de 2006, como parte del experimento de germinación de semillas en condiciones naturales. Los tipos de micrositios son: bajo nodriza y en suelo somero (NSo), expuesto y en suelo somero (ESo), bajo nodriza y en suelo profundo (NPr), y expuesto y en suelo profundo (EPr). Letras diferentes a la derecha de las líneas de la gráfica indican que los valores finales son significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ).

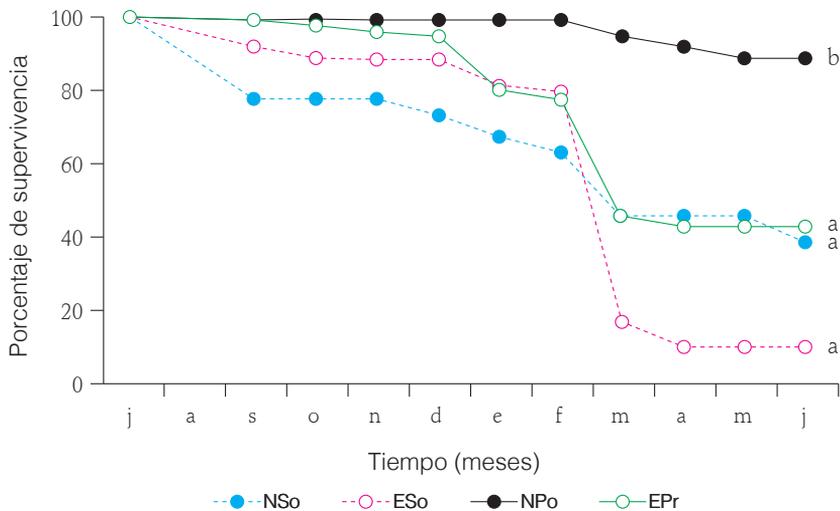


FIGURA 3. Porcentaje de supervivencia de las plántulas de un mes de edad introducidas al campo en diferentes micrositios. Los tipos de micrositios son: bajo nodriza y en suelo somero (NSo), expuesto y en suelo somero (ESo), bajo nodriza y en suelo profundo (NPr), y expuesto y en suelo profundo (EPr). Letras diferentes a la derecha de las líneas de la gráfica representan que los valores finales son significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ). Fechas: julio 2006 a junio 2007.

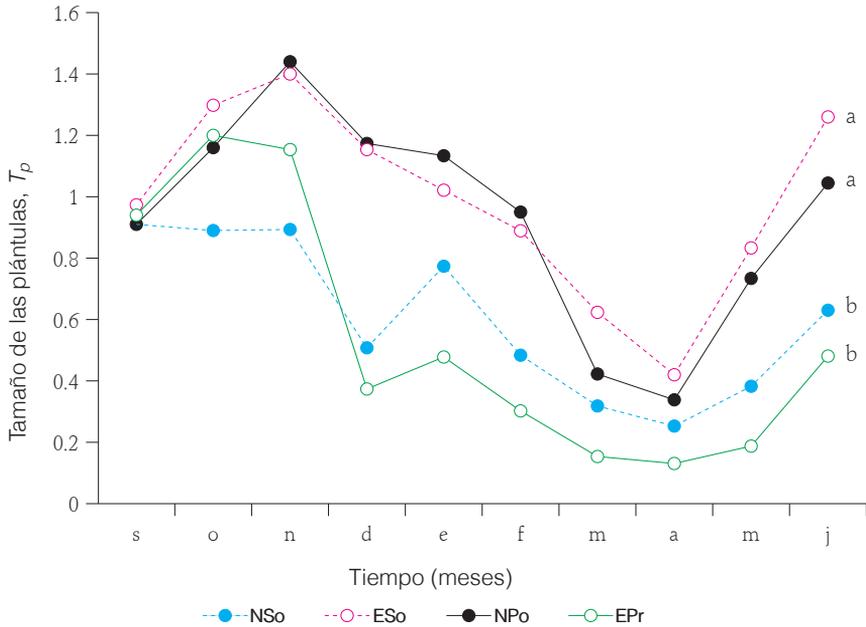


FIGURA 4. Comportamiento del tamaño de las plántulas introducidas a través del tiempo. La variable utilizada para medir el tamaño de las plántulas,  $T_p$  (sin unidades) se describe en la sección de Métodos. Los tipos de micrositios son: bajo nodriza y en suelo somero (NSo), expuesto y en suelo somero (ESo), bajo nodriza y en suelo profundo (NPo), y expuesto y en suelo profundo (EPr). Letras diferentes a la derecha de las líneas de la gráfica representan que los valores finales son significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ). Fechas: septiembre 2006 a junio 2007.

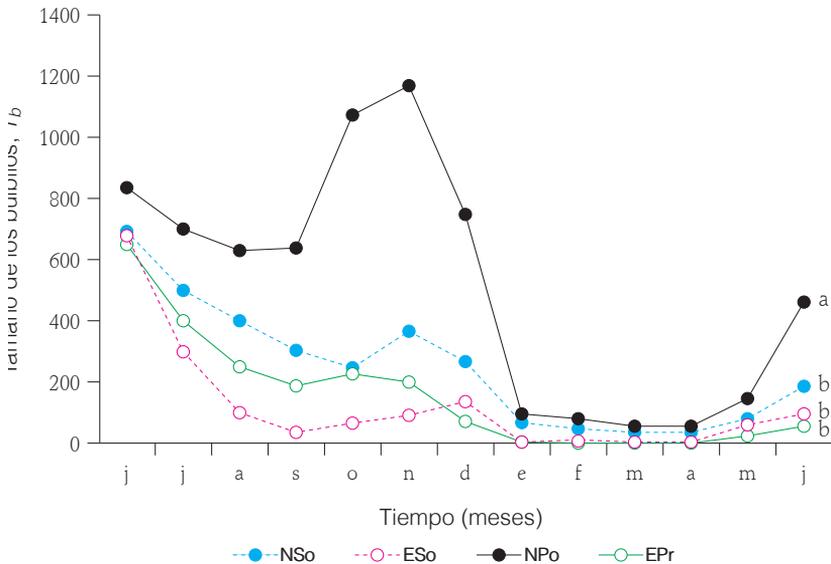


FIGURA 5. Comportamiento del tamaño de los bulbos a través del tiempo. La variable utilizada para medir el tamaño de los bulbos,  $T_b$  (sin unidades) se describe en la sección de Métodos. Los tipos de micrositios son: bajo nodriza y en suelo somero (NSo), expuesto y en suelo somero (ESo), bajo nodriza y en suelo profundo (NPo), y expuesto y en suelo profundo (EPr). Letras diferentes a la derecha de las líneas de la gráfica representan que los valores finales son significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ). Fechas: junio 2006 a junio 2007.

emergidas. Del total de plántulas emergidas ( $N = 113$ ), sólo sobrevivieron 16 plántulas al cabo de un año y todas se encontraban en sitios expuestos, 13 en suelo somero (ESo) y 3 en suelo profundo (EPr).

### Supervivencia y crecimiento de plántulas introducidas

Con respecto a las plántulas de un mes de edad que se introdujeron al campo, se observó que las que estaban bajo nodriza y en suelo profundo (NPr) fueron las que mostraron una mayor supervivencia. Las plántulas de los micrositios bajo nodriza y con suelo somero (NSo), así como las de micrositios expuestos y con suelo profundo (EPr), tuvieron una supervivencia intermedia; mientras que las de menor supervivencia fueron las de micrositios expuestos con suelo somero (ESo) (Fig. 3). Los análisis estadísticos mostraron que tanto la profundidad de suelo como el nivel de exposición lumínica tuvieron un efecto significativo sobre el porcentaje final de supervivencia de plántulas ( $F = 18.72$ ,  $gl = 1$  y  $16$ ,  $P < 0.001$ ; y  $F = 13.97$ ,  $gl = 1$  y  $16$ ,  $P = 0.001$ , respectivamente), mientras que el efecto de la interacción entre los dos factores no fue significativo ( $F = 0.513$ ,  $gl = 1$  y  $16$ ,  $P = 0.483$ ).

El tamaño de las plántulas aumentó durante los primeros meses del experimento, luego disminuyó, y hacia el final del período de observación volvió a aumentar, observándose las plántulas más grandes en los micrositios expuestos y con suelo somero (ESo), así como en los micrositios con nodriza y suelo profundo (NPr) (Fig. 4). El análisis estadístico reveló que hubo un efecto significativo de la profundidad de suelo ( $F = 4.73$ ,  $gl = 1$  y  $125$ ,  $P = 0.031$ ), pero no del nivel de la radiación lumínica

( $F = 0.012$ ,  $gl = 1$  y  $125$ ,  $P = 0.729$ ). Sin embargo, la interacción entre ambos factores tuvo un efecto altamente significativo, indicando que el efecto de la profundidad del suelo dependió, a su vez, del nivel de exposición a la radiación lumínica ( $F = 50.84$ ,  $gl = 1$  y  $125$ ,  $P < 0.001$ ).

### Crecimiento de los bulbilos

El crecimiento de los bulbilos se vio afectado por la herbivoría (aparentemente por conejos), de tal manera que al poco tiempo de haber sido plantados, se observó una disminución en su tamaño. Sin embargo, los bulbilos de los micrositios de suelo profundo y bajo la sombra de una nodriza (NPr) tuvieron una recuperación muy marcada durante los meses posteriores a las lluvias (de septiembre a diciembre), decreciendo de nuevo hacia el mes de enero. Y después de mantenerse en un tamaño pequeño durante los meses de secas, en junio reiniciaron su crecimiento a través de la producción de hojas nuevas (Fig. 5).

El análisis estadístico mostró que el nivel de exposición a la radiación lumínica afectó significativamente el tamaño final de los bulbilos ( $F = 10.01$ ,  $gl = 1$  y  $45$ ,  $P = 0.002$ ); mientras que el efecto de la profundidad de suelo y de la interacción entre ambos factores no fue significativo ( $F = 3.30$ ,  $gl = 1$  y  $45$ ,  $P = 0.08$ ; y  $F = 1.60$ ,  $gl = 1$  y  $45$ ,  $P = 0.21$ , respectivamente).

## Discusión

En términos de la germinación de semillas y la emergencia de plántulas, el factor que afectó los resultados no fue el nivel de exposición a la radiación solar, sino la profundidad de suelo. Estos resultados evidencian que *F. parmentieri* no requiere de la

CUADRO 1. Resumen de los resultados de las diferentes secciones experimentales (en la primera columna) en el que se indica el tratamiento en el que se obtuvieron los mayores y los menores valores de la variable de respuesta (marcados con los números 1 y 2, respectivamente). En la columna de la derecha se indican los factores experimentales que tuvieron efectos significativos en cada experimento, en orden de importancia (a y b) según su nivel de significancia. Las celdas con ---- indican que no hubo supervivencia.

Nivel de exposición a la radiación solar	con Nodriz		Expuesto		Factores Significativos
	Somero	Profundo	Somero	Profundo	
Emergencia de plántulas a partir de semillas	1	2	1	2	Prof. de suelo (marginal)
Supervivencia de las plántulas emergidas	----	----	1	2	Nivel de exp. (a) y Prof. de suelo (b)
Supervivencia de las plántulas introducidas	2	1	2	2	Prof. de suelo (a) y Nivel de exp. (b)
Crecimiento de las plántulas introducidas	2	1	1	2	Interacción (a) y Prof. de suelo (b)
Crecimiento de los bulbilos	2	1	2	2	Nivel de exp.

protección de una nodriza en esta fase del ciclo de vida. Dado que el sitio de estudio se encuentra en una zona templada con abundantes lluvias en verano, la alta insolación (y presumiblemente, la deshidratación del sustrato) aparentemente no constituyó un factor limitante para la germinación. Además, la mayor emergencia de plántulas a partir de la germinación de semillas se observó en micrositos con suelo superficial (Cuadro 1). Dichos micrositos, en este caso, eran pequeños afloramientos de roca basáltica con una ligera acumulación de suelo orgánico en la superficie. Por otro lado, el suelo profundo fungió como una limitante para la emergencia de plántulas. Es posible que los micrositos con suelo profundo favorezcan la putrefacción de las semillas debido al exceso de humedad. Aún

así, puede decirse que el porcentaje de emergencia de plántulas fue alto, comparado con lo que se ha observado en otras especies en la subfamilia Agavoidea; por ejemplo, en *Agave cupreata* Trel. & Berger se observaron porcentajes de emergencia entre el 10 y el 24% (García-Meneses 2004).

Una vez que las semillas germinaron y dieron lugar a plántulas, su supervivencia al cabo de un año fue del 14%. Este valor también fue alto comparado con el de otras especies emparentadas. Por ejemplo, en *Agave deserti* Engelm. y *A. victoria-regina* T.Moore la supervivencia de las plántulas emergidas fue de alrededor del 1% al cabo de un año (Nobel 1992; Martínez-Palacios 1998). Contrario a lo que observamos en cuanto a la emergencia de plántulas, en este caso sí hubo un fuerte efecto del nivel de

exposición a la radiación solar, aunque contrario a lo que se esperaría según el efecto nodriza: todas las plántulas sobrevivientes se encontraban en sitios expuestos, la gran mayoría en micrositios con suelo somero.

A partir de esta primera sección del trabajo, puede concluirse que el efecto benéfico de la sombra de las nodrizas en este caso no se presenta, ni durante la emergencia de plántulas, ni en su supervivencia temprana. Más bien, todo lo contrario, pues en los micrositios sombreados fue donde se tuvo el menor éxito (Cuadro 1). Las condiciones méxicas de los bosques templados del sitio de estudio parecen ser favorables para la germinación y el establecimiento temprano de *Furcraea parmentieri*, y los individuos de estas etapas se desempeñan mejor con altos niveles de insolación y suelo relativamente somero.

En contraste, los resultados de las plántulas de un mes de edad introducidas al campo mostraron un comportamiento contrario a lo observado en el experimento anterior: los micrositios más favorables para la supervivencia fueron los de suelo profundo y bajo la sombra de una nodriza (NPr), mientras que en los micrositios de suelo somero y expuestos (ESo) se observó la mayor mortalidad (Cuadro 1); es decir, en este caso sí hubo un efecto positivo del nodricismo. Por otro lado, el crecimiento de estas plántulas fue mayor en los micrositios NPr, pero también en los micrositios expuestos y con suelo somero (ESo). Estos resultados parecen ser contradictorios, pues éstos son los dos micrositios más contrastantes, tanto a nivel de la profundidad de suelo como de exposición a la radiación solar. La explicación parece estar en la interacción significativa entre los dos factores experimentales, que se resume en el hecho de que el efecto del nivel

de exposición a la radiación solar depende a su vez de la profundidad del suelo: el suelo somero fue favorable para el crecimiento de las plántulas, pero sólo en condiciones de alta exposición solar; y el suelo profundo fue favorable pero sólo bajo la protección de una nodriza.

En principio, la sombra de las nodrizas modifica las condiciones ambientales de maneras que pueden tener efectos opuestos sobre las plántulas de las especies protegidas: al reducirse la evapotranspiración, el suelo presenta una mayor humedad y las plántulas se ven beneficiadas (Gibson & Nobel 1986; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Flores *et al.* 2004); pero la presencia de la nodriza implica un menor nivel de radiación solar disponible para la fotosíntesis, lo que puede causar menores tasas de crecimiento (Franco & Nobel 1988). En el caso de las plántulas introducidas de *F. parmentieri*, sí se observa un efecto positivo de las nodrizas, pero éste se ve afectado también por la profundidad del suelo, lo que hace que su respuesta a los diferentes micrositios sea compleja.

Tomando en cuenta los resultados de los experimentos de germinación y supervivencia de plántulas, puede notarse que el comportamiento de las plántulas emergidas fue muy diferente al de las plántulas introducidas. El hecho de que las plántulas introducidas se mantuvieron cuidadas en el invernadero durante la fase de mayor vulnerabilidad, llevó a que su comportamiento posterior en condiciones naturales se alterara por completo en comparación con las plántulas que emergieron en los experimentos de germinación. Esto demuestra que, para identificar el efecto del nodricismo, se deben llevar a cabo experimentos de campo que sean realistas

y que incluyan las fases más críticas de desarrollo de los organismos estudiados. A su vez, nuestros resultados también sugieren que las condiciones más favorables para la supervivencia y el crecimiento cambian a lo largo de las diferentes fases de desarrollo de los organismos. Aparentemente se presenta un conflicto semilla *vs.* plántula (Schupp 1995), y también plántula temprana *vs.* plántula tardía, y plántula *vs.* bulbillo, pues las condiciones que favorecieron a cada fase fueron diferentes, e incluso contrastantes.

La alta supervivencia de los bulbillos pudo estar relacionada con que también se mantuvieron en condiciones de invernadero durante sus etapas iniciales, por lo que los resultados obtenidos no nos permite concluir sobre el destino de los bulbillos que se dispersan en condiciones naturales. Sin embargo, fue posible identificar los micrositios más adecuados para su crecimiento, que fueron similares a los de las plántulas introducidas (*i.e.*, bajo la sombra de una nodriza y en suelo profundo). A pesar de que se trata de una zona templada y relativamente húmeda, hubo un efecto positivo del nodricismo sobre el crecimiento de los bulbillos. Esto nos lleva a sugerir que el nodricismo puede jugar un papel importante, aún en zonas templadas y relativamente húmedas, al menos durante ciertas etapas de desarrollo de las plantas. Lo anterior es de gran interés para la recuperación de áreas perturbadas en los bosques templados del Eje Neovolcánico, pues esta especie se podría utilizar en programas de restauración, contribuyendo así a su conservación; y el conocimiento sobre los micrositios más favorables para su establecimiento, según las fases de desarrollo que se planeen introducir, es de gran importancia y utilidad.

## Agradecimientos

Agradecemos a los doctores Santiago Arizaga, Luis Eguiarte, María del Carmen Mandujano y Abisaf García Mendoza, quienes revisaron una versión previa de este trabajo, en la forma de la Tesis de Licenciatura del segundo autor. A los doctores Mariana Hernández Apolinar y Pedro Eloy Mendoza Hernández, por su apoyo técnico durante el desarrollo de este trabajo. A las Cámaras de Ambientes Controlados y el Invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM, por el uso de sus instalaciones.

## Literatura citada

- Albarrán M, Silva-Montellano A & Valverde T. (en prensa) Reproductive biology of the threatened species *Furcraea parmentieri* (Asparagaceae). *Bot Sci*.
- Álvarez Porebska A.S. 2013. Desarrollo del óvulo, fecundación y germinación de las semillas de *Furcraea parmentieri* (Agavaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Arias-Medellín LA, Bonfil C & Valverde T. 2016. Demographic analysis of *Agave angustifolia* (Agavaceae) with an emphasis on ecological restoration. *Bot Sci* **94**:513-530.
- Arizaga S & Ezcurra E. 2002. Propagation mechanisms in *Agave macroacantha* (Agavaceae), a tropical arid-land succulent rosette. *Am J Bot* **89**:632-641.
- Altesor A, Ezcurra E & Silva C. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Oecol* **13**:777-785.
- Barceinas A. 2011. Genética de poblaciones de *Furcraea parmentieri* (Agavaceae): Estimaciones de variación y estructura genética usando ISSR's. B.Sc. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

- Brooker RW, Maestre FT, Callaway RM, Lortie CL, Cavieres LA, Kunstler G, Liancourt P, Tielbörger K, Travis MJJ, Anthelme F, Armas C, Coll L, Corcket E, Delzon S, Foley E, Kikvidze Z, Olofsson J, Pugnaire F, Quiroz CL, Saccone P, Schiffers K, Seifan M, Touzard B, Michalet R & Armas C. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *J Ecol* **96**:18-34.
- Esparza-Olgún L, Valverde T & Mandujano MC. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Pop Ecol* **47**: 229-245.
- Esque TC, Medica PA, Shryock DF, DeFalco LA, Webb RH & Hunter RB. 2015. Direct and indirect effects of environmental variability on growth and survivorship of pre-reproductive Joshua trees, *Yucca brevifolia* Engelm. (Agavaceae). *Am J Bot* **102**:85-91.
- Filazzola A & Lortie CJ. 2014. A systematic review and conceptual framework for the mechanistic pathways of nurse plants. *Global Ecol Biogeog* **23**:1335-1345.
- Flores J & Jurado E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *J Veg Sci* **14**:911-916.
- Flores J, Briones O, Flores A & Sánchez-Colón S. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *J Arid Environ* **58**:1-18.
- Flores-Martínez A, Ezcurra E & Sanchez-Colon S. 1994. Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *J Ecol* **82**:325-330.
- Franco AC & Nobel PS. 1988. Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology* **69**:1731-1740.
- García-Mendoza A J. 2001. Revisión del género *Furcraea* (Agavaceae). Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- García Meneses P. 2004. Reproducción y germinación de *Agave cupreata* Trel. y Berger (Agavaceae) en la localidad de Ayahualco, Guerrero. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Gibson AC & Nobel PS. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press. Cambridge, MA.
- Hernández-Pedrero R & Valverde T. 2017. The use of periodic matrices to model the population dynamics of the long-lived semelparous *Furcraea parmentieri* (Asparagaceae) in a temperate forest in central Mexico. *Pop Ecol* **59**:3-16.
- Jordan P W & Nobel PS. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* **62**:901-906.
- Leirana-Alcocer J & Parra-Tabla V. 1999. Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gauderi*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *J Arid Environ* **41**:421-428.
- Martínez-Palacios A. 1998. Evaluación genética y demográfica de *Agave victoriae-reginae* T. Moore y aplicación del cultivo de tejidos para su conservación. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F.
- McIntire EJ & Fajardo A. 2014. Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytol* **201**:403-416.
- Mondragón A. 2001. Flora y Estructura de la comunidad de *Furcraea bedinghausii* en el volcán "El Pelado", México, D.F. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM, México, D.F.
- Munguía-Rosas M A & Sosa VJ. 2008. Nurse plants vs. nurse objects: effects of woody plants and rocky cavities on the recruitment of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus. *Ann Bot-London* **101**:175-185.
- Nobel P. 1992. Annual variations in flowering percentage, seedling establishment, and

- ramet production for a desert perennial. *Int J Plant Sci* **153**:102-107.
- Peters E, Martorell C & Ezcurra E. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *J Arid Environ* **72**:593-601.
- Rocha M, Good-Avila S, Molilna-Freaner F, Arita H, Castillo A, García-Mendoza A, Silva-Montellano A, Gaunt B, Souza V & Eguiarte L. 2006. Pollination biology and adaptative radiation of Agavaceae, with special emphasis on the genus *Agave*. *Aliso* **22**:327-342.
- Schupp, E. 1995. Seed seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *Am J Bot* **82**:399-409.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación (Segunda Sección), 30 de diciembre de 2010, México.
- Valiente-Banuet A & Ezcurra E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *J Ecol* **79**:961-971.
- 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 Ecol* **170**:167-184.
- Winter K, Garcia M & Holtum JA. 2011. Drought-stress-induced up-regulation of CAM in seedlings of a tropical cactus, *Opuntia elatior*, operating predominantly in the C3 mode. *J Exp Bot* **62**:4037-4042.

Recibido: diciembre 2016; Aceptado: abril 2017.  
Received: December 2016; Accepted: April 2017.



# Algunas características de la biología reproductiva del peyote queretano *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo, (Cactaceae)

Díaz-Segura Omar<sup>1\*</sup>, Jiménez-Sierra Cecilia Leonor<sup>2</sup> & Matías-Palafox Ma. Loraine<sup>2,3</sup>

## Resumen

Analizamos algunas características de la biología reproductiva del “peyote queretano” *Lophophora diffusa*. Los botones, flores y frutos producidos por 380 individuos fueron contabilizados de noviembre de 2010 a noviembre de 2011. Se observó la conducta floral para determinar la duración de la antesis y el comportamiento de los órganos sexuales para determinar si hay dicogamia y hercogamia; además, se hicieron observaciones de sus visitantes florales. A través de polinizaciones controladas se determinó el sistema de cruce. Se encontraron botones florales de febrero a octubre pero no en septiembre. La floración se presentó en pulsos con un máximo en agosto. Se observaron frutos durante todo el año, excepto en marzo y abril. Las flores son diurnas, viven de uno a tres días y son visitadas principalmente por abejas. Se observó homogamia floral. No se produjeron frutos en las flores autopollinizadas por lo que se sugiere que la especie tiene un sistema de entrecruza.

**Palabras clave:** Biología reproductiva, Éxito reproductivo, Fenología floral, Peyote, Sistema de cruce.

## Abstract

We analyzed some characteristics about the reproductive biology of the “peyote queretano” *Lophophora diffusa*. The buds, flowers and fruits produced by 380 individuals were counted from November 2010 to November 2011. The flowers were monitored to determine the duration of the anthesis, the behavior of the sexual organs and also, we registered the floral visitors. The crossing system was determined through controlled pollinations. Flower buds were found from February to October, but not in September. Flowering was presented in pulses with a maximum in August. Fruits were observed throughout the year except in March and April. The flowers are diurnal, lasting from one to three days and are visited mainly by bees. There is homogamy in peyote's flowers, the male and female reproductive organs mature at the same time, which may promote selfing. However, there were no fruits in the self-pollinated flowers, so it is suggested that the species has an outcrossing system.

**Key words:** Floral phenology, *Lophophora diffusa*, Peyote, Reproductive biology, Reproductive success.

<sup>1</sup> Laboratorio de Ecología, Sistemática y Fisiología Vegetal. Departamento El Hombre y su Ambiente. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco. Calzada del Hueso 1100, Col. Villa Quietud, C.P. 04960, Ciudad de México, México.

<sup>2</sup> Laboratorio de Ecología. Departamento de Biología. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco No. 186, Col. Vicentina, Ciudad de México, México.

<sup>3</sup> Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Liga Periférico - Insurgentes Sur 4903, Parques del Pedregal, C.P. 14010, Ciudad de México.

\*Autor de correspondencia: diso\_007@hotmail.com

## Introducción

*Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo es una planta comúnmente conocida como “peyote queretano” (Cactaceae), y tiene una distribución restringida al semidesierto querétaro-hidalguense (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991; Scheinvar 2004; Anderson

2007). El “peyote queretano” comparte el género con el “peyote” (*Lophophora williamsii*) especie que se distribuye continuamente desde el sur de Texas, en Estados Unidos de América hasta San Luis Potosí en México (Guzmán *et al.* 2003; Anderson 2007).

Desde épocas prehispánicas hasta nuestros días se ha generado un gran misticismo



Omar Díaz-Segura

FOTO 1. Ejemplares de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo. Ejemplares en floración en su hábitat natural en el Municipio de Cadereyta Oro.



Ma. Loraine Matías-Palafox

FOTO 2. Vista panorámica del sitio de estudio “Ermita”, Cadereyta de Montes, Oro.

alrededor de las dos especies de peyote debido a que son utilizadas en ceremonias religiosas por indígenas americanos (p.ej. Coras, Huicholes, Tarahumaras, Tepehuanes, entre otros) y como recursos medicinales. En estas especies se ha encontrado una gran cantidad de alcaloides los cuales son capaces de afectar a la fisiología humana (Schultes & Hoffmann 1982; Anderson 2007). Estas plantas también son altamente cotizadas como ornamentales por su forma extravagante, lo que ha provocado que estén sujetas a una extracción constante. Aunado a esto, la modificación o reducción de su hábitat ha provocado la extinción de sus poblaciones (García-Naranjo & Mandujano 2010; Díaz-Segura *et al.* 2012).

El “peyote queretano” (*L. diffusa*) es una especie de distribución restringida al Estado de Querétaro. En el 2012 se estimó que la especie contaba con un aproximado de 6575 individuos distribuidos en cinco poblaciones, con densidades que fluctuaban entre de 0.03 a 0.13 individuos/m<sup>2</sup>, y cuyas poblaciones tuvieron tasas de crecimiento poblacional que indican decrecimiento (Díaz-Segura *et al.* 2012; Díaz-Segura 2013). *Lophophora diffusa* es una especie que se encuentra en la categoría de Amenazada (A) (NOM-059-SEMARNAT-2010), Vulnerable (Vu) en la Lista Roja de la IUCN y en el Apéndice II de CITES (Díaz-Segura *et al.* 2012).

Estudios con diversos enfoques se han centrado en el género *Lophophora*, por ejemplo, se encuentran bien documentados los que tienen orientación bioquímica y etnobotánica (Dixon 1899; Schultes 1938; Bruhn & Bruhn 1973; Bye 1979; Schultes & Hoffmann 1982; Batis & Rojas-Aréchiga 2002; Anderson 2007); sin embargo los estudios ecológicos aún son escasos (Álvarez-

Hidalgo *et al.* 1999; Islas-Huitrón 1999; Trujillo-Hernández 2002; Zúñiga *et al.* 2005; Sánchez-Martínez *et al.* 2006; Santini *et al.* 2007; Rojas-Aréchiga 2008; García-Naranjo & Mandujano 2010; Montero-Anaya & García-Rubio 2010; Díaz-Segura *et al.* 2012; Díaz-Segura 2013, Briseño-Sánchez 2016), quedando desatendidos los trabajos que involucran la biología reproductiva de ambas especies.

La reproducción es el proceso biológico a través del cual se forman nuevos individuos para mantener la continuidad de la especie a través del tiempo (Futuyma 1998; Matías-Palafox 2007). La frecuencia de los distintos eventos reproductivos determina en gran medida la diversidad genética presente en las poblaciones y su capacidad evolutiva ante los cambios ambientales (Futuyma 1998). Entre los aspectos que deben considerarse al estudiar la reproducción sexual de las plantas podemos mencionar: la fenología, los sistemas de cruce y el éxito reproductivo (producción de frutos [*fruit set*] y de semillas [*seed set*]), los cuales están determinados en gran medida por la acción de los polinizadores (Cruden 1977; McIntosh 2002; Matías-Palafox *et al.* 2017). Por su parte, la fenología reproductiva describe los eventos biológicos recurrentes en el tiempo (*i.e.* la formación de botones, flores y frutos a lo largo del año), su sincronización con eventos bióticos (presencia de polinizadores) y abióticos (temperatura y lluvias), así como la coincidencia o el desfase de los eventos biológicos que realiza un individuo en relación con lo que ocurre con otros individuos de la misma o de diferente especie (Lieth 1974; De Bie *et al.* 1998). La fenología floral influye en el éxito reproductivo a nivel individual y poblacional, y tiene consecuencias en el funcionamiento

de los ecosistemas (McIntosh 2002). Por otro lado, los sistemas de cruce determinan la forma en la que los genes pasan a la siguiente generación, lo cual puede suceder a través de: *i*) la entrecruza: en donde los gametos de distintos individuos se unen para formar un cigoto; *ii*) la autocruza: en donde los gametos del mismo individuo se unen para originar un cigoto; o *iii*) mixto: en donde el sistema de entrecruza y autocruza participan en la reproducción de los individuos de la población (Harda *et al.* 1997; Plasencia-López 2003; Martínez-Peralta 2007; Matías-Palafox 2007).

El conocimiento de las estrategias reproductivas de las especies en riesgo es sin duda de gran importancia, pues aportan información útil para el manejo y la planeación de estrategias efectivas de conservación (Matías-Palafox *et al.* 2017). Por ello, el objetivo de este trabajo fue describir algunas características de la biología reproductiva de *L. diffusa*, tales como: la fenología, el comportamiento floral, el sistema de cruce y el éxito reproductivo.

## Material y métodos

**Especie de estudio.** *Lophophora diffusa* (Crozat) Bravo es una planta simple o cespitosa que llega a formar grandes clones extendidos. Su tallo es globoso, algo aplanado, de hasta 7 cm de altura y hasta 12 cm de diámetro, es suave y suculento de color verde amarillento. Posee aréolas circulares de hasta 3 mm de diámetro, con tricomas blancos y cortos. Los individuos jóvenes poseen escasos tubérculos anchos, redondeados y grandes, coalescentes con los inferiores inmediatos, dispuestos hasta en 13 costillas espiraladas y poco definidas, bajas y muy sinuosas. Sus flores son infundibuliformes, miden 2.5 cm de longitud y 2.2 cm de diámetro,

poseen pericarpelo desnudo, son de color blanco, ligeramente rosado y a veces blanco amarillento. Su fruto es una baya claviforme con numerosas semillas de testa negra, piriformes, de 1 a 1.5 mm de longitud (Foto 1) (Boke & Anderson 1970; Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991).

**Sitio de estudio.** El trabajo se realizó en la Ermita, en el Municipio de Cadereyta de Montes, en el Estado de Querétaro, localizado en los 20° 58' latitud Norte y los 99° 44' longitud Oeste, a 1425 m snm (Foto 2). El área estimada del sitio es de 38 500 m<sup>2</sup> en donde se calcula habitan alrededor de 1 155 individuos (Díaz-Segura *et al.* 2012). El tipo de vegetación presente es matorral xerófilo micrófilo conformado por *Larrea tridentata* Coville, *Fouquieria splendens* Engelm., *Jatropha dioica* Sessé, *Bursera fagaroides* Engler, *Prosopis laevigata* (Humboldt & Bonpland ex Willdenow) M. C. Johnston, *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto, *Opuntia microdasys* (Lehmann) Pfeiffer, *Cylindropuntia leptocaulis* (de Candolle) F. M. Knuth, *Thelocactus leucacanthus* (Zuccarini) Britton & Rose, *Mammillaria elongata* de Candolle, *Coryphantha* sp. (Engelm.) Lemaire, *Strombocactus disciformis* (de Candolle) Britton & Rose, entre otras. La temperatura media anual oscila entre los 18° a 22° C y la precipitación media anual de 380 a 470 mm (Scheinvar 2004; Díaz-Segura 2013).

**Fenología.** Para conocer la época de floración y fructificación se realizaron censos mensuales desde noviembre de 2010 a noviembre de 2011, en los que se cuantificaron los botones florales, las flores y los frutos de los individuos de la población ( $N = 380$ ).

**Marcha floral y visitantes florales.** Para conocer el comportamiento de las estructuras florales se siguieron 13 flores en antesis (de individuos distintos) desde su primer día de apertura.

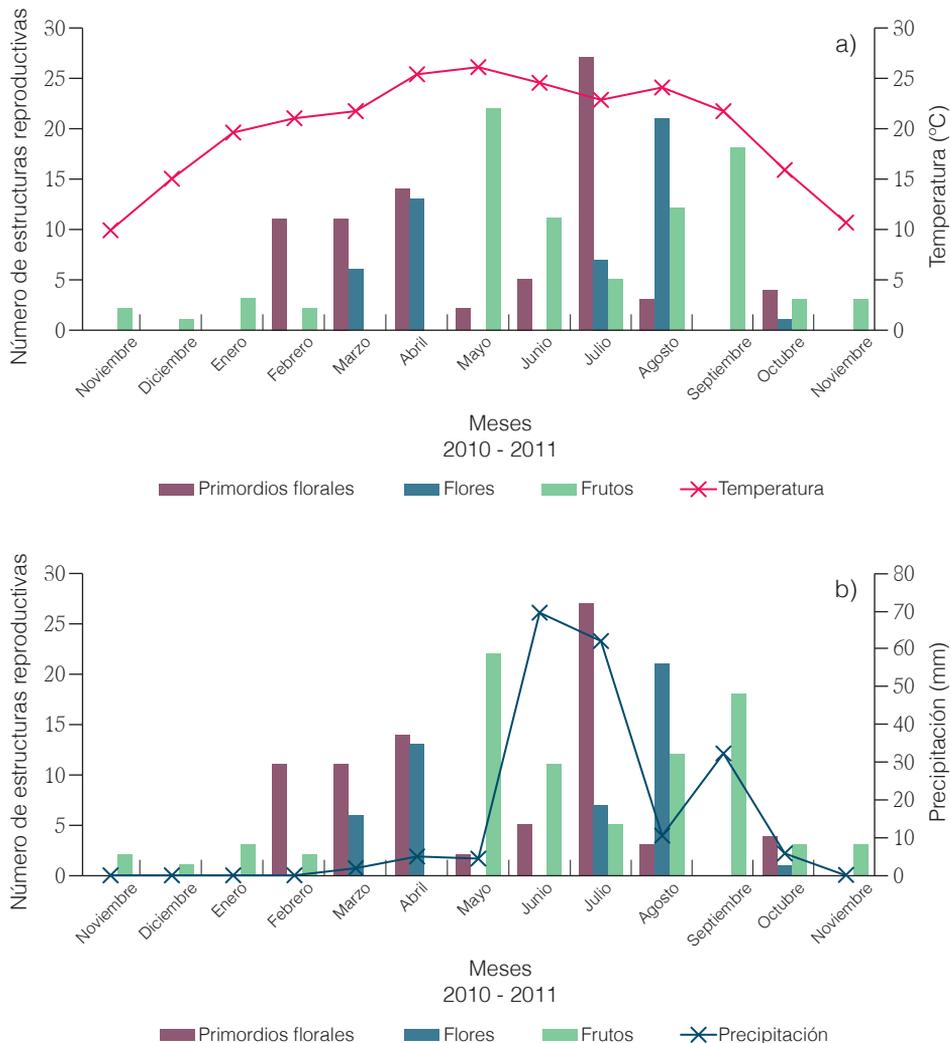


FIGURA 1. Fenología floral de *L. diffusa* ( $N = 380$  individuos). a) Incluye los registros de la temperatura media mensual del sitio de estudio para el año 2010-2011; b) Incluye los registros de la precipitación media mensual del sitio de estudio para el año 2010-2011.

Para cada flor se registró con un vernier digital, a intervalos de dos horas, el diámetro del perianto (mm) y la apertura de los lóbulos del estigma. Asimismo, se registró la presencia de polen y la receptividad de los lóbulos del estigma tomando en cuenta la observación de su superficie húmeda. Se intentó cuantificar el néctar producido por las flores con el uso de microcapilares pero

no se tuvo éxito en su extracción. Para conocer los insectos que visitan a las flores se realizaron observaciones con duración de 5 min a intervalos de dos horas en las mismas flores en las que se realizaron las observaciones de la marcha floral. Se colectaron muestras de los insectos visitantes y estos fueron fijados en alcohol al 70% para su determinación en el laboratorio.

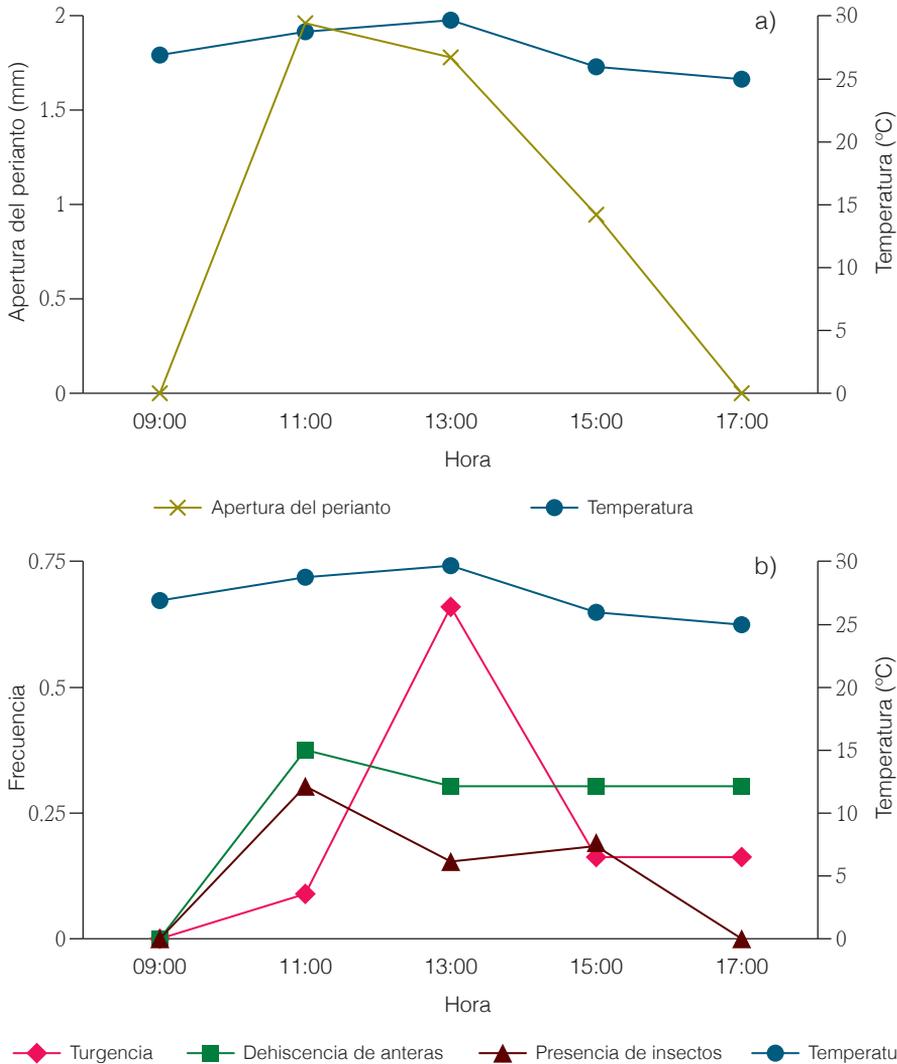


FIGURA 2. Comportamiento de la flor de *L. diffusa* ( $N=13$  flores). a) Apertura del perianto; b) Comportamiento de los órganos sexuales y presencia de insectos.

**Sistema de cruce.** El sistema de cruce en la especie se determinó mediante los siguientes tratamientos de polinización ( $N=10$  flores de distintos individuos por tratamiento): 1) Control: flores marcadas, abiertas a polinización natural, sin manipulación, 2) Entrecruza artificial: flores polinizadas manualmente con un pincel impregnado de polen de diez flores de distintos

individuos y mantenidas aisladas de visitantes florales con bolsas de organza, 3) Autocruza artificial: flores polinizadas manualmente con un pincel con el polen de sus mismas anteras y aisladas de visitantes florales con bolsas de organza, 4) Autocruza natural: flores no manipuladas y aisladas de visitantes florales con bolsas de organza. Cuatro meses después de la realización

del experimento de polinización se cosecharon los frutos producidos en cada tratamiento con el fin de estimar el éxito reproductivo (*fruit set* y *seed set*). Los resultados fueron comparados mediante una prueba de Chi-cuadrada  $\chi^2$  (Zar 2010).

## Resultados

**Fenología.** La producción de botones florales se observó de febrero a octubre a excepción de septiembre. Se observó un periodo de floración en pulsos con producción de flores en abril, julio, agosto y octubre. La mayor cantidad de flores se presentó en agosto, este evento coincidió con uno de los registros más altos de temperatura y una baja precipitación (Fig. 1). La producción de frutos se presentó durante todo el año de observación excluyendo los meses de marzo y abril.

**Marcha floral y visitantes florales.** Las flores de *L. diffusa* son diurnas y abren de uno a tres días. No obstante, la muestra de flores observadas en este estudio sólo permanecieron abiertas un día. El seguimiento del comportamiento de las flores se realizó el 14 de septiembre de 2010. La antesis comenzó alrededor de las 9:00 h y finalizó entre las 16:30 h y las 17:00 h. La apertura máxima del perianto se presentó antes del registro de la temperatura ambiental más alta. Durante toda la antesis se apreció receptividad en los lóbulos del estigma, la mayor frecuencia de estigmas receptivos se presentó a las 13:00 h coincidiendo con la temperatura ambiental más alta (29°C) (Fig. 2a). La mayoría de las flores presentaron polen disperso en el interior del perianto dos horas después del inicio de la antesis (11:00 h). Esto coincidió con la frecuencia más alta de visitantes florales (Fig. 2b). Los

estambres presentan tigmotaxia (desplazamiento hacia el centro de la flor), lo cual podría favorecer la adherencia del polen al cuerpo de los insectos.

Los insectos observados en las flores de *L. diffusa*, pertenecen al Orden Hymenoptera. Entre las actividades realizadas por los visitantes florales se encuentran: el vuelo sobre el perianto y algunos de ellos se introdujeron en la flor. También se observaron visitantes del Orden Orthoptera depredando las flores, tanto el perianto, como el androceo y gineceo de las flores (Foto 3).

**Sistema de cruza.** No se produjeron frutos por autopolinización, por lo que el sistema presente en la especie es de entrecruza, y probablemente exista algún sistema de autoincompatibilidad. La producción de frutos tiende a ser mayor en las flores abiertas a polinización natural, sin manipulación experimental (*fruit set* control: 0.7), aunque no es significativamente distinta a la producción de frutos del tratamiento de entrecruza artificial (*Fruit set*: 0.6) ( $X^2 = 0.14$ ,  $P = 0.7$ ). Los frutos son retenidos entre los tricomas apicales de la planta por un periodo de cuatro a cinco meses, lo que dificultó su extracción y el conteo de semillas totales. En colectas de otros frutos completos realizados eventualmente a lo largo del año de estudio, en otras localidades ( $N=14$ ), se determinó que el peso promedio de los frutos secos es de  $42 \pm 13$  mg (1DE), con un promedio de  $27.6 \pm 7.7$  semillas/fruto y un peso promedio de las semillas de  $1 \pm 0.3$  mg.

## Discusión

El peyote queretano es una especie que presenta estructuras reproductivas todo el

año. El periodo de floración se extiende de marzo a octubre, con dos picos de producción de flores (abril y agosto), ambos picos coinciden con las temperaturas más altas y las precipitaciones más bajas del año en la región. Esto es distinto a lo reportado por Trujillo-Hernández (2002), quien menciona que en Peñamiller (Oro.) y en el Huizache (SLP), el inicio de la floración para *L. diffusa* y *L. williamsii*, respectivamente, comienza en el mes de mayo y se extiende hasta el mes de agosto, dejando en claro que el comienzo de la floración coincide con las primeras lluvias abundantes. Los datos obtenidos en este estudio indican que *L. diffusa* produce flores prácticamente todo el año, excepto en la época de lluvias y en el invierno, posiblemente debido a las bajas temperaturas que se presentan en esta época. El número de flores observadas en la población de estudio fue bajo y aunque fue posible identificar dos pulsos de floración, la floración no fue sincrónica. Se observaron frutos durante todo el año, contrastando con lo reportado por Trujillo-Hernández (2002) quien señala que, para ambas especies, los frutos se presentan solamente de julio a septiembre. El proceso de maduración de los frutos es largo, en este estudio se observó que dicho proceso requiere unos 5 meses. Sin embargo, se ha reportado que el proceso de maduración requiere de un año (Anderson 2007). A medida que los frutos maduran, estos van emergiendo de entre los tricomas apicales. Nosotros observamos hormigas (Formicidae) consumiendo el fruto, lo que dejaba expuestas a las semillas, por lo que es posible que la dispersión de estas estructuras se lleve a cabo por este grupo de insectos (Foto 4).

Se ha documentado que comúnmente los cactus globosos producen un bajo núme-

ro de semillas por fruto (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). *Lophophora diffusa* no es la excepción ya que los frutos colectados tuvieron en promedio  $27.6 \pm 7.7$  semillas/fruto. Otros trabajos con esta misma especie confirman este dato: Sánchez-Martínez *et al.* (2006), señalan un promedio de  $30 \pm 11$  semillas/fruto, mientras que Trujillo-Hernández (2002) de 35 semillas/fruto. Por otro lado, para la otra especie del mismo género, *L. williamsii*, se ha reportado un promedio de 32 semillas/fruto (Trujillo-Hernández 2002). La semilla de *L. diffusa* pesa en promedio  $1 \pm 0.3$  mg, lo cual concuerda con lo reportado por Trujillo-Hernández (2002) ( $0.966 \pm 0.11$  mg). Cabe señalar que el peso promedio de la semilla de *L. diffusa* es mayor al peso promedio reportado para las semillas de *L. williamsii* ( $0.509 \pm 0.06$  mg) (Trujillo-Hernández 2002).

Las flores viven de uno a tres días, la antesis es diurna, inicia alrededor de las 9:00 h y finaliza entre 16:30 y 17:00 h. La máxima apertura del perianto, la máxima actividad de los órganos sexuales y la mayor cantidad de visitas de insectos sucede alrededor de las 13:00 h lo cual coincide con la máxima temperatura ambiental. Estos datos coinciden con lo reportado por Briseño-Sánchez (2016). Los estambres presentaron tigmotaxia, lo cual favorece la adherencia del polen de las anteras al cuerpo de los visitantes florales.

Los experimentos de polinización evidencian un sistema de cruce xenógamo en donde las flores demandan la presencia de polen exógeno para la formación de frutos. En este estudio no se obtuvieron frutos de las flores bajo el tratamiento de autopolinización forzada, sin embargo, Briseño-Sánchez (2016) reporta la formación de frutos por autopolinización, por lo que

Omar Díaz-Segura

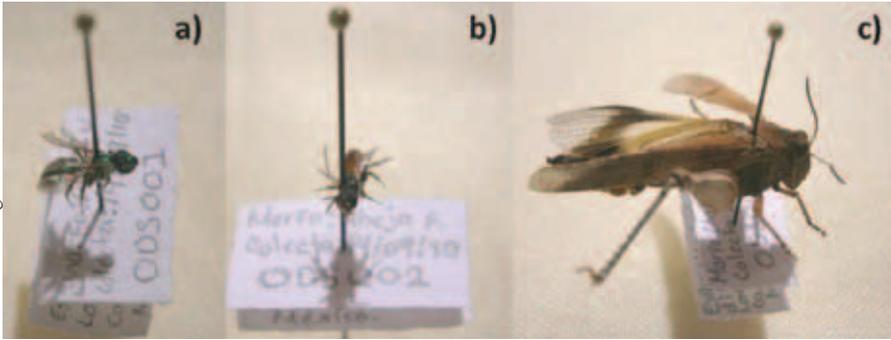


FOTO 3. Visitantes florales de la población de *Lophophora diffusa* en el sitio de estudio. a) y b) Orden Hymenoptera, c) Orden Orthoptera.

Ma. Loraine Matías-Palafox



FOTO 4. Hormigas (Formicidae) sobre el fruto de *Lophophora diffusa*. Estos insectos consumen los frutos dejando expuestas las semillas.

existe la posibilidad de la presencia de una autoincompatibilidad parcial en la especie. Nuestros resultados indican que la función de los polinizadores es de vital importancia para alcanzar el éxito reproductivo. En este estudio encontramos visitas de abejas

solitarias de la superfamilia Apoidea (Hymenoptera), mismas que han sido señaladas como polinizadores de esta especie y de otras cactáceas globosas (Martínez-Peralta 2007; Matías-Palafox 2007; Ossa & Medel 2011), entre las especies reportadas como

polinizadoras de *L. diffusa* se encuentran *Macrotera* sp., *Lasioglossum (Dialictus)* sp. y *Augochlorella* sp., asimismo se ha reportado la presencia del escarabajo *Acmaeodera* sp. a quien se le ha atribuido ser el principal polinizador de la especie (Briseño-Sánchez 2016). También fue posible constatar la depredación de flores por parte de saltamontes (Orthoptera). Briseño-Sánchez (2016), reporta a tres especies de ortópteros como florívoras (*Lactista* sp., *Orphulella* sp. y *Philocleon* sp.). La florivoría por este tipo de organismos también ha sido reportada para otras especies de cactáceas globosas como *Turbincarpus horripilus* (Lemaire) John & Riha, *Ariocarpus Kotchoubeyanus* Lemaire y *A. retusus* Scheidweiler (Martínez-Peralta 2007; Matías-Palafox 2007; Arroyo-Pérez 2014). Se ha documentado que la florivoría disminuye el número disponible de flores para la reproducción, aminora la atracción hacia los polinizadores, restringe el éxito reproductivo y consecuentemente reduce la adecuación. Algunos trabajos como el de Piña *et al.* (2010) y Martínez-Peralta & Mandujano (2011) han demostrado que la florivoría en cactáceas ocasionada por larvas de Lepidópteros y Coleópteros, limitan el éxito reproductivo de las especies atacadas. Lo anterior hace suponer que la depredación de las estructuras florales de *L. diffusa* ocasionada por ortópteros podría representar un factor de importancia que limita el éxito reproductivo de la especie.

### Agradecimientos

A la M. en B. E. Arroyo-Pérez y al M. en C. E. Vázquez-Díaz por su colaboración en el trabajo de campo. Al CONACYT por la beca 248848 otorgada a ODS para realizar estudios de Maestría. El financiamiento de los proyectos "Ecología

Genética y aprovechamiento de los recursos vegetales en las comunidades semiáridas de México" y "Dinámica poblacional de cactáceas amenazadas" (CONABIO 14344142) a cargo de CLJS. A la Dra. María C. Mandujano y un revisor anónimo por los comentarios al trabajo.

### Literatura citada

- Álvarez-Hidalgo S, González-Salvatierra C, Juárez-Arriaga K, Pazaran-Navarijo MY & Suzán H. 1999. Análisis poblacional de *Lophophora diffusa* en la zona de Higuerillas-Peña blanca Querétaro. Página 74. En cactáceas y otras plantas suculentas. II Congreso Mexicano, I Congreso Latinoamericano y del Caribe. Sociedad mexicana de cactología. Oaxaca, México.
- Anderson EF. 2007. *Peyote el Cactus Divino*. Laertes. Barcelona, España.
- Arroyo Pérez E. 2014. Características de la historia de vida de *Ariocarpus kotschobeyanus* (Cactaceae) en el Estado de Querétaro. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. Ciudad de México, México.
- Batis A & Rojas-Aréchiga M. 2002. El Peyote y otros cactus alucinógenos de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. *Biodiversitas* **40**:12-17.
- Boke N H & Anderson E F. 1970. Development and taxonomy in the genus *Lophophora*. *Am J Bot* **57**:569-578.
- Bravo-Hollis H & Sánchez-Mejorada H. 1991. *Las Cactáceas de México*. Vol II. UNAM. México D.F., México.
- Briseño-Sánchez MI. 2016. Estructura poblacional y biología de la reproducción de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo (Cactaceae) en Querétaro México. Tesis de Licenciatura. UNAM. Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, México.

- Bruhn JG & Bruhn C. 1973. Alkaloids and ethnobotany of Mexican peyote cacti and related species. *Econ Bot* **27**:241-251.
- Bye R. 1979. Hallucinogenic plants of the Taramar. *J Ethnopharmacol* **1**:23-48.
- Cruden RW. 1977. Pollen/ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* **31**:32-46.
- De Bie S, Ketner P, Paasse M & Geerling C. 1998. Woody plant phenology in the West African savanna. *J Biogeogr* **25**:883-900.
- Díaz-Segura O. 2013. Dinámica poblacional de *Lophophora diffusa* "peyote" (Cactaceae) en una localidad del estado de Querétaro. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. México.
- Díaz-Segura O, Jiménez-Sierra CL, Matías-Palafox ML & Vázquez-Díaz E. 2012. Evaluación del estado de conservación del peyote queretano *Lophophora diffusa* Croizat (Bravo), cactácea endémica del desierto Querétaro-Hidalguense, México. *Cact Suc Mex* **57**:68-85.
- Dixon WE. 1899. The physiological action of the alkaloids derived from *Anhalonium lewinii*. *J Physiol* **25**:69-86.
- Futuyma DJ. 1998. *Evolutionary Biology*. 3ª ed. Sinauer. Sunderland. Massachusetts. U. S. A.
- García-Naranjo Ortíz de la Huerta A & Mandujano MC. 2010. Patrón de distribución espacial y nodricismo del peyote (*Lophophora williamsii*) en Cuatrociénegas, México. *Cact Suc Mex* **55**:36-55.
- Godínez-Álvarez H, Valverde T & Ortega-Baes P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Bot Rev* **69**:173-203.
- Guzmán U, Arias S & Dávila P. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. UNAM. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Harda Y, Kawano S & Iwasa Y. 1997. Probability of clonal identity: inferring the relative success of sexual versus clonal reproduction from spatial genetic patterns. *J Ecol* **85**:591-600.
- Islas-Huitrón H. 1999. Estudio ecológico de *Lophophora williamsii* (Lem.) Coulter en una comunidad vegetal perturbada del desierto de San Luis Potosí. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM. México.
- Lieth H. 1974. *Phenology and Seasonality Modeling*. Springer-Verlag. New York. U. S. A.
- Martínez-Peralta C. 2007. Biología floral de *Ariocarpus fissuratus* (Engelmann) Schumann (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM. México.
- Martínez-Peralta C & Mandujano MC. 2011. Reproductive ecology of the endangered living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *J Torrey Bot Soc* **138**:145-155.
- Matías-Palafox ML. 2007. Estructura poblacional y biología reproductiva de *Turbiniacarpus horripilus* (Lem.) Vác. John & Riha (Cactaceae). Tesis de Maestría en Biología. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. D. F. México.
- Matías-Palafox ML, Jiménez-Sierra CL, Golubov J, Mandujano MC. 2017. Reproductive ecology of threatened "star cactus" *Astrophytum ornatum* (Cactaceae): a strategy of continuous reproduction with low success. *Bot Sci* **95**:245-258.
- McIntosh ME. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecol* **159**:1-13.
- Montero-Anaya D & García-Rubio O R. 2010. Análisis espacial por índices de distancia (SA-DIE) de *Lophophora williamsii* en tres parcelas con diferente grado de perturbación en San Luis Potosí. VII Simposio Internacional sobre la Flora Silvestre en Zonas Áridas. Universidad de Sonora. Hermosillo, Sonora, México.

- Ossa CG & Medel R. 2011. Notes on the floral biology and pollination syndrome of *Echinopsis chiloensis* (Colla) Friedrich & G.D. Rowley (Cactaceae) in a population of semiarid Chile. *Gayana Bot* **68**:213-219.
- Piña HH, Montaña C. & Mandujano M C. 2010. *Olycella* aff. *Junctolineella* (Lepidoptera: Pyralidae) florivory on *Opuntia microdasys*, a Chihuahuan Desert endemic cactus. *J Arid Environ* **74**:918-923.
- Plasencia-López L. 2003. Biología reproductiva de *Opuntia bradliana* (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Rojas Aréchiga M. 2008. El controvertido peyote. *Ciencias* **91**:44-49.
- Sánchez-Martínez E, Chávez-Martínez R J, Hernández-Oria JG & Hernández-Martínez MM. 2006. *Especies de Cactaceae Prioritarias para la Conservación en la Zona Árida Queretano-Hidalguense*. Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro. México.
- Santini N, Flores-Moreno H, Ávila Muñoz ME, Díaz Coránguez M, Gasteazoro Piñeiro F & Martorell C. 2007. La cobertura de espinas de los cactus determina que éstos se establezcan bajo nodrizas con distinta fenología. *Cact Suc Mex* **52**:36-45.
- Scheinvar L. 2004. *Flora Cactológica del Estado de Querétaro. Diversidad y Riqueza*. Fondo de cultura económica. México.
- Schultes RE. 1938. The appeal of peyote (*Lophophora williamsii*) as a medicine. *Am Anthropol* **40**:698-715.
- Schultes RE. & Hoffmann A. 1982. *Las Plantas de los Dioses: Orígenes del Uso de los Alucinógenos*. Fondo de cultura económica. México.
- Trujillo-Hernández A. 2002. Ecología Fisiológica de la germinación de las cactáceas del género *Lophophora*. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias. UNAM. D. F. México.
- Zar JH. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5ª Ed. Pearson. New Jersey, U.S.A.
- Zuñiga B, Malda G. & Suzán H. 2005. Interacciones planta-nodrizas en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un desierto subtropical de México. *Biotrópica* **37**:351-356.

Recibido: octubre 2017; Aceptado: noviembre 2017.  
Received: October 2017; Accepted: November 2017.



## *Agave garcia-mendozae* Galván & L. Hern. Nombre común: Arcia, Shilimaya

Beatriz Maruri Aguilar



FOTO 1 y 2. *Agave garcia-mendozae*, en la colección viva del Jardín Botánico Regional de Cadereyta.

Es una planta perenne, simple o cespitosa, presenta rosetas de 75-115 (-130) cm de altura, 100 – 175 cm de diámetro, con (30-) 50-80 hojas maduras, de (33-) 48-78 cm de largo, 6-13 cm de ancho, lanceoladas, crasa, flexibles, de color verde oscuro a glauco, planas a ligeramente cóncavas en el envés, rectas o curvas, margen córneo, 0.5-2 mm de ancho, continuo, de color, gris a café rojizo, separado por dientes rectos o curvos, de 7-14 mm de largo, deltoides, aplanados, color gris con la punta de color marrón rojizo, estrechamente acuminado, separados de (0.7-) 1-4 cm de distancia, a menudo con dientes secundarios; espina terminal cónica a subulada, de 2.7-4.8 cm de largo, color gris, surcada en la superficie superior, aquillada por debajo, decurrente en la hoja; inflorescencia de 3.2-5.5 m de altura, espiga  $\frac{1}{2}$  o  $\frac{2}{3}$  más larga que el pedúnculo; pedúnculo rojizo a verde glauco, brácteas de 7.5-23 cm de largo, 1-3.5 cm de ancho en la base, de forma alargada-deltoides, papiráceas, brácteas florales de 2.3-2.6 cm de largo, con 2 cm de ancho en la base, ovadas, rojizas y acuminadas; flores pequeñas de 2.8-3.9 cm de largo, geminadas, de color verde claro a verde amarillento y algo glaucas; pedicelos de 2-3 mm de largo; ovario de 8-12 mm de largo, 3.5 mm de ancho, cilíndrico, cuello contraído, 2-3 mm de largo, 1.2-1.8 mm de ancho, tubo de 1.5-2.5 mm de largo, 5-6 (-7) mm de ancho, tépalos de 12.5-16 mm de largo, de 4-5 mm de ancho, oblongos, involutos, a veces rojizos, agudos, ligeramente pilosos, series internas con una quilla ancha; filamentos de 3.8-4.5 cm de largo, insertados en la base del tépalo, antera de 10-13 mm de largo, amarillo o amarillo verdoso; cápsulas de (1.5-) 1.7-2 cm de largo, 9-11 mm de ancho, poco apiculado; semillas de 3-4.9 mm de largo, 2-2.7 mm de ancho, semicirculares, negras, con el ala marginal de 0.8-1 mm de ancho, muesca hilar superficial. Los caracteres vegetativos y reproductivos lo colocan en el grupo Marginatae.

La especie se encuentra en los estados de Hidalgo, Querétaro y San Luis Potosí. Su distribución se presenta en la cuenca del río Moctezuma en Hidalgo, Querétaro y San Luis Potosí, en suelos calizos de laderas rocosas, con frecuencia en fondos de cañones con diversos tipos de vegetación matorral xerófilo y en zonas intermedias de roble y pino-encino, a altitudes de 1800 a 2350 m snm. Florece de junio a agosto y los frutos maduran en septiembre.

---

(Galván R & Hernández L. 2002, *Agave garciae-mendozae*, a new species from central Mexico. *Cact Succ J* **74**:188-191).

Altamirano-Vázquez Hugo G & Maruri-Aguilar Beatriz  
Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío”, Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro (CONCYTEQ). Camino Antigua Hacienda de Tovares S/N, Ejido las Fuentes, 76500 Cadereyta de Montes, Oro. Correo electrónico: altamiranovazq@gmail.com