



**INSTITUTO POTOSINO DE INVESTIGACIÓN  
CIENTÍFICA Y TECNOLÓGICA, A.C.**

**POSGRADO EN CIENCIAS APLICADAS**

**Respuestas Fisiológicas y Morfológicas a Sequía  
en Plántulas de Distintos Grupos Funcionales  
del Desierto Chihuahuense**

Tesis que presenta

**Claudia González Salvatierra**

Para obtener el grado de

**Maestra en Ciencias Aplicadas**

En la opción de

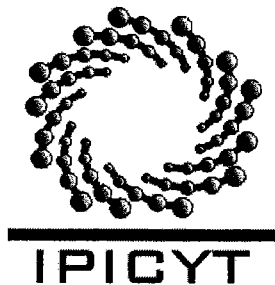
**Ciencias Ambientales**

Codirectores de la Tesis:

Dra. Elisabeth Huber-Sannwald

Dr. Joel David Flores Rivas

San Luis Potosí, S.L.P., Enero de 2005.



# Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

## Acta de Examen de Grado

COPIA CERTIFICADA

El Secretario Académico del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., certifica que en el Acta 002 del Libro 001 de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Maestría en Ciencias Aplicadas en la opción de Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 14 días del mes de enero del año 2005, se reunió a las 17:00 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

<b>Dr. Joel David Flores Rivas</b>	<b>Presidente</b>	<b>IPICYT</b>
<b>Dr. Juan Francisco Jiménez Bremont</b>	<b>Secretario</b>	<b>IPICYT</b>
<b>Dra. Elisabeth Huber- Sannwald</b>	<b>Sinodal</b>	<b>IPICYT</b>

a fin de efectuar el examen, que para obtener el Grado de:

**MAESTRA EN CIENCIAS APLICADAS  
EN LA OPCIÓN DE CIENCIAS AMBIENTALES**

sustentó la C.

**Claudia González Salvatierra**

sobre la Tesis intitulada:

***Respuestas Fisiológicas y Morfológicas a Sequía en Plántulas de Distintos Grupos Funcionales del Desierto Chihuahuense***

que se desarrolló bajo la dirección de

**Dra. Elisabeth Huber- Sannwald  
Dr. Joel David Flores Rivas**

El Jurado, después de deliberar, determinó

**APROBARLA**

Dándose por terminado el acto a las 18:25 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fé el Secretario Académico del Instituto.

A petición de la interesada y para los fines que a la misma convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 14 días del mes enero de 2005.



  
**Mtra. Ma. Elisa Lucio Aguilar**  
Jefa del Departamento de Asuntos Escolares

---

## **DEDICATORIA**

**A MI ABUELA,  
PORQUE TODO LO QUE ME HA ENSEÑADO**

**A MI MADRE Y A MIS HERMANOS,  
POR APOYARME EN TODOS MIS PROYECTOS**

**A NATALIA, PORQUE ES LO MEJOR DE TODO**

---

## AGRADECIMIENTOS

A los profesores de la División de Ingeniería Ambiental y Manejo de Recursos Naturales.

A la Dra. Elisabeth Huber-Sannwald, al Dr. Joel Flores Rivas y al Dr. Francisco Jiménez Bremont, por su asesoría, supervisión y apoyo.

A la M en C. Alicia Becerra por su apoyo en la parte experimental y por su amistad.

A Leo, por su amistad, ayuda y apoyo incondicional en el laboratorio, sin la cual no me hubiera ido de vacaciones y porque lo voy a extrañar.

A Joel, por su apoyo, consejos y amistad.

A Ana Laura por su amistad, por todo lo bueno y lo malo que hemos pasado, por sus consejos y ánimos !!. TQM

A Ana Alicia, por conocerla, por ayudarme a estudiar, jaja, por pasar momentos muy muy buenos fuera del ipicytilandia, (te voy a extrañar un buen, amiga!!)

A Julio, por su amistad, por sus consejos y porque lo quiero mucho (por supuesto a su hijo Ka!!)

A Samuel, Chuy y Zamudio (loco!!!!!!!), por escucharme cuando los necesitaba

A Rosangel y Dulce, por su ánimo y apoyo!!

A mis compañeros de generación, especialmente a Arcelia y al angelito.

A Lalo y Gaby (porque son bien “neta”), Felipe (por hacerme reír), Leo (ya dije!!), Armando (por sus consejos), Angélica (por dejarme cantar en su casa), Margarita (por los dulces!!) y Roció (por su confianza), por haberlos conocido y convivir con ellos en el momento

preciso, por darme ánimos y aunque sea poco tiempo este ha sido muy bueno y los voy a extrañar.

Al Dr. Femat, a Andrés y a Gris por su amistad y el “glamour” que los caracteriza.

A David y Alejandra, por sus consejos y las buenas parrandas.

A Lalo, Pepe y Aurora, por los buenos momentos que pasamos juntos

A Ale y Lore, por acompañarme y ayudarme hasta tarde...

A todos mis compañeros y amigos, que son parte importante de mi paso por SLP.

A la familia Elías Arriaga y González Guari, por todo...

A la Mtra. Maricela y al Dr. Luis, por su amistad y apoyo en todo este tiempo.

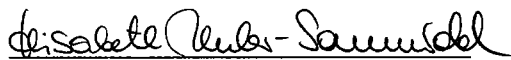
A Bertha, Alfredo, Yunuen y Ernesto, porque siempre están conmigo.

A Eri, por su amistad en tanto tiempo

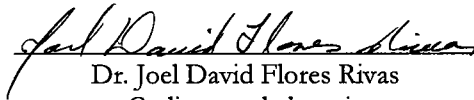
A Uri, por tantos años y buenos momentos

A Arelyna y a mi nuev@ sobrin@, por su apoyo, por su amistad y ánimos durante todo este tiempo.

La presente tesis de Maestría en Ciencias Aplicadas en la especialidad de Ciencias Ambientales fue elaborada por Claudia González Salvatierra y aprobada el 11 de enero de 2005 por los suscritos, designados por el Colegio de Profesores de la División de Ingeniería Ambiental y Manejo de Recursos Naturales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.



Dra. Elisabeth Huber-Sannwald  
Codirectora de la tesis



Dr. Joel David Flores Rivas  
Codirector de la tesis



Dr. Juan Francisco Jiménez Bremont  
Miembro del comité tutorial

---

## **APOYOS FINANCIEROS Y LOGÍSTICOS**

Esta tesis fue realizada en el invernadero y en el laboratorio de la División de Ingeniería Ambiental y Manejo de Recursos Naturales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., bajo la codirección de la Dra. Elisabeth Huber-Sannwald y del Dr. Joel David Flores Rivas.

La Comisión Nacional Forestal dio apoyo para la realización del trabajo de invernadero y de laboratorio, mediante el proyecto CONAFOR-2003-C03-9769, otorgado al Dr. Joel Flores.

Durante la realización del trabajo, la autora recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (No. de registro 172810).

El Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C. otorgó una beca de tres meses para terminar la redacción de la tesis.

# ÍNDICE

## RESUMEN

<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1 - 5</b>
<b>2. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>6</b>
<b>a) ESPECIES DE ESTUDIO</b>	<b>6</b>
<b>b) DISEÑO EXPERIMENTAL</b>	<b>6</b>
<b>i) GERMINACIÓN DE SEMILLAS</b>	<b>6</b>
<b>ii) DESCRIPCIÓN DE LOS TRATAMIENTOS</b>	<b>7</b>
<b>c) RESPUESTAS MORFOLÓGICAS</b>	<b>8</b>
<b>d) RESPUESTAS FISIOLÓGICAS</b>	<b>8 - 9</b>
<b>e) ANÁLISIS ESTADÍSTICO</b>	<b>9 - 10</b>
<b>3. RESULTADOS</b>	<b>11 - 33</b>

### Respuestas fisiológicas

- CONCENTRACIÓN DE PROLINA EN TALLOS A NIVEL DE GRUPOS FUNCIONALES
- CONCENTRACIÓN DE PROLINA EN RAÍCES A NIVEL DE GRUPOS FUNCIONALES
- CONCENTRACIÓN DE PROLINA EN TALLOS A NIVEL DE ESPECIES ANIDADO EN GRUPOS FUNCIONALES
- CONCENTRACIÓN DE PROLINA EN RAÍCES A NIVEL DE ESPECIES ANIDADO EN GRUPOS FUNCIONALES

### Respuestas morfológicas

- BIOMASA DE TALLOS
- BIOMASA DE RAÍCES
- PROPORCIÓN RAÍZ/TALLO (R/T)
- LONGITUD DE LAS RAÍCES
- NÚMERO DE TILLERS



<b>4. DISCUSIÓN</b>	<b>34 - 40</b>
ARBUSTOS	
GRAMÍNEAS	
SUCULENTAS	
<b>5. CONCLUSIONES</b>	<b>41 - 42</b>
<b>6. BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>43 - 49</b>
<b>ANEXOS</b>	<b>50 - 60</b>

### ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Promedios (Ls means retransformadas; $\pm$ error estándar) de la concentración de prolina en raíces y tallos a través de las cosechas con los dos tratamientos de humedad del suelo (interacción cosecha x tratamiento; raíz: $P < 0.01$ ; tallo: $P < 0.02$ , Anexo 5, Cuadro 1). R= tratamiento riego, control. SR= tratamiento sequía-riego.	<b>12</b>
<b>Figura 2.</b> Promedios (Ls means retransformadas; $\pm$ error estándar) de la concentración de prolina, para los tres grupos funcionales en tallos y raíces (interacción cosecha x grupo funcional; $P < 0.0001$ y raíces $P < 0.02$ ) en las tres las cosechas. R = raíz y T = tallos; A = arbustos, G = gramíneas y S= suculentas.	<b>13</b>
<b>Figura 3.</b> Promedios (Ls means retransformadas; $\pm$ error estándar) de la concentración de prolina en tallos para los arbustos, para las tres cosechas con los tratamientos de sequía-riego y riego. Acf = <i>Acacia farnesiana</i> ; Acs = <i>A. shaffneri</i> ; Cae = <i>Caliandra eryophylla</i> ; Prl = <i>Prosopis laevigata</i> . R = riego (control); SR = sequía-riego. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].	<b>14</b>
<b>Figura 4.</b> Promedios (Ls means retransformadas; $\pm$ error estándar) de la concentración de prolina en tallos para las gramíneas, para las tres cosechas con los tratamientos de sequía-riego y riego. Boc= <i>Bouteloua curtipendula</i> ; Bog= <i>B. gracilis</i> ; Bob= <i>Bothriochloa barbinodes</i> ; Pao= <i>Panicum obtusum</i> . R= riego (control); SR= sequía-riego. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].	<b>15</b>
<b>Figura 5.</b> Promedios (Ls means retransformadas; $\pm$ error estándar) de la concentración de prolina en tallos para las suculentas, para tres cosechas con los tratamientos de sequía-riego y riego. Ags = <i>Agave salmiana</i> ; Asm = <i>Astrophytum myriostigma</i> ; Ecp = <i>Echinocactus platyacanthus</i> ; Fep = <i>Ferocactus pilosus</i> ; Mac = <i>Mammillaria candida</i> ; Maz = <i>M. zephyrantoides</i> ; Yuc = <i>Yucca carnerosana</i> ; Yuf = <i>Y. filifera</i> . R = riego (control); SR = sequía-riego. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].	<b>16</b>
<b>Figura 6.</b> Promedios (Ls means retransformadas; $\pm$ error estándar) de la	<b>17</b>

concentración de prolina en raíces para los arbustos, para tres cosechas con los tratamientos de sequía-riego y riego. Acf= *Acacia farnesiana*; Acs= *A. schaffneri*; Cae= *Calliandra eryophylla*; Prl= *Prosopis laevigata*. R= riego (control); SR= sequía-riego. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].

**Figura 7.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de la concentración de prolina en raíces para el grupo funcional de las gramíneas, para cada cosecha en los tratamientos de sequía-riego y riego. Boc= *Bouteloua curtipendula*; Bog= *B. gracilis*; Bob= *Bothriochloa barbinodes*; Pao= *Panicum obtusum*. R= riego (control); SR= sequía-riego. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional]. **18**

**Figura 8.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de la concentración de prolina en raíces para el grupo funcional de las suculentas, para cada cosecha con los dos tratamientos. Ags= *Agave salmiana*; Ecp= *Echinocactus platyacanthus*; Yuc= *Yucca carnerosana* y Yuf= *Y. filifera*. R= riego (control); SR= sequía-riego. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional]. **19**

**Figura 9.** Promedios (Ls means retransformadas,  $\pm$  error estándar) del peso fresco de los tallos en los arbustos en los tratamientos sequía-riego y sequía para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Acf = *Acacia farnesiana*; Acs = *A. schaffneri*; Cae = *Calliandra eryophylla* y Prl = *Prosopis laevigata*. Interacción cosecha x tratamiento x especie. **20**

**Figura 10.** Promedios (Ls means retransformadas  $\pm$  error estándar) del peso fresco en tallos de las gramíneas en los tratamientos de sequía-riego y riego para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Boc = *Bouteloua curtipendula*; Bog = *B. gracilis*; Bob = *Bothriochloa barbinodes* y Pao = *Panicum obtusum*. Interacción cosecha x tratamiento x especie. **21**

**Figura 11.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de peso fresco en tallos de las suculentas en los tratamientos sequía-riego y riego para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Ags = *Agave salmiana*; Asm = *Astrophium myriostigma*; Ecp = *Echinocactus platyacanthus*; Fep = *Ferocactus pilosus*; Mac = *Mammillaria candida*; Maz = *M. zephyrantoides*; Yuc = *Yucca carnerosana* y Yuf = *Yucca filifera*. Interacción cosecha x tratamiento x especie. **22**

**Figura 12.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de peso fresco en raíces en los arbustos, bajo los tratamientos sequía-riego y riego para las dos cosechas. R= riego (control); SR = sequía-riego. Acf = *Acacia farnesiana*; Acs = *A. schaffneri*; Cae = *Calliandra eryophylla* y Prl = *Prosopis laevigata*. Interacción cosecha x tratamiento x especie. **23**

**Figura 13.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de peso fresco en raíces de las gramíneas en los tratamientos sequía-riego y riego para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Boc = *Bouteloua curtipendula*; Bog = *B. gracilis*; Bob = *Bothriochloa barbinodes* y Pao = *Panicum obtusum*. Interacción cosecha x tratamiento x especie. **24**

- Figura 14.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de peso fresco en raíces de las suculentas en los tratamientos sequía-riego y riego para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Ags = *Agave salmiana*; Yuc = *Yucca carnerosana* y Yuf = *Yucca filifera*. Interacción cosecha x tratamiento x especie. **25**
- Figura 15.** Promedios (Ls means retransformadas  $\pm$  1 error estándar) de la proporción raíz/tallo (R/T) de los tres grupos funcionales para los tratamientos sequía-riego y riego, para las dos cosechas (interacción cosecha x tratamiento x grupo funcional). 1= cosecha 1 y 2= cosecha 2. A = arbustos, G = gramíneas y S = suculentas. R = riego (control) y SR = sequía-riego. **26**
- Figura 16.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de la proporción raíz/tallo de los arbustos en los tratamientos sequía-riego y riego, para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Acf= *Acacia farnesiana*; Acs= *A. schaffneri*; Cae= *Calliandra eryophylla* y Prl= *Prosopis laevigata*. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional]. **27**
- Figura 17.** Promedios (Ls means retransformadas  $\pm$  error estándar) de la proporción de R/T en las gramíneas en los tratamientos sequía-riego y riego, para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Boc = *Bouteloua curtipendula*; Bog = *B. gracilis*; Bob = *Bothriochloa barbinodes* y Pao = *Panicum obtusum*. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional]. **28**
- Figura 18.** Promedios (Ls means retransformados  $\pm$  error estándar) de la proporción raíz/tallo (R/T) en las suculentas en los tratamientos sequía-riego y riego, para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Ags = *Agave salmiana*; Yuc = *Yucca carnerosana* y Yuf = *Yucca filifera*. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional]. **29**
- Figura 19.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de la longitud de las raíces para todas las especies en el grupo funcional de los arbustos en los dos tratamientos, para las dos cosechas. R= riego (control); SR= sequía-riego. Acf= *Acacia farnesiana*; Acs= *A. schaffneri*; Cae= *Calliandra eryophylla* y Prl= *Prosopis laevigata*. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional]. **30**
- Figura 20.** Promedios (Ls means retransformadas  $\pm$  error estándar) de la longitud de raíces de las gramíneas en los tratamientos sequía-riego y riego, para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Boc = *Bouteloua curtipendula*; Bog = *B. gracilis*; Bob = *Bothriochloa barbinodes* y Pao = *Panicum obtusum*. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional]. **31**
- Figura 21.** Promedios (Ls means retransformadas,  $\pm$  error estándar) de la longitud de las raíces de las suculentas en los tratamientos sequía-riego y riego, para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Ags = *Agave salmiana*; Asm = *Astrophium myriostigma*; Ecp = *Echinocactus platyacanthus*; Fep = *Ferocactus pilosus*; Mac = *Mammillaria candida*; Maz = *M. zephyrantoides*; Yuc = *Yucca carnerosana* y Yuf = *Yucca filifera*. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional]. **32**

**Figura 22.** Promedios (Ls means retransformados;  $\pm$  error estándar) del número de tillers en las gramíneas en los tratamientos sequía-riego y riego, para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Boc = *Bouteloua curtipendula*; Bog = *B. gracilis*; Bob = *Bothriochloa barbinodes* y Pao = *Panicum obtusum*. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].

## RESUMEN

Las plantas de zonas áridas muestran una extraordinaria plasticidad en los procesos morfológicos y fisiológicos en respuesta a las variaciones del ambiente abiótico. Algunas adaptaciones de las plantas a condiciones adversas como la sequía, pueden ser la acumulación de osmolitos orgánicos y/o de solutos involucrados en el ajuste osmótico. Un aminoácido sensible a estrés por sequía es la prolina. Aunque poco estudiado, la capacidad de acumulación de prolina puede ser un mecanismo bioquímico clave para el establecimiento de plántulas en zonas áridas. En este trabajo, se plantea determinar la capacidad de algunas plántulas de especies del desierto chihuahuense para producir prolina en sus tallos y raíces, y relacionarlo con modificaciones morfológicas bajo distintos niveles de humedad de suelo. Se trabajó con 16 especies de tres grupos funcionales: arbustos, gramíneas y suculentas. El experimento se realizó en invernadero. Se tuvieron dos tratamientos de humedad del suelo: riego (control) y un ciclo alternado de sequía-riego (para determinar la plasticidad en la recuperación de las plántulas con el riego después de un tratamiento de sequía). Se utilizaron 4 especies para los arbustos, 4 especies para las gramíneas y 8 especies de suculentas; con 6 plántulas/especie por tratamiento. Se determinó la concentración de prolina en los tejidos de las plántulas en tres cosechas (días 0, 15 y 30). Se presentan diferencias entre los grupos funcionales en el contenido de prolina entre tratamientos de humedad, tanto en tallo como en raíz, lo que sugiere que la concentración de prolina es una adaptación a estrés hídrico y un mecanismo de supervivencia en la fase más crítica del ciclo de vida de las especies del desierto. Las especies típicas del Altiplano muestran plasticidad en sus características morfológicas y fisiológicas a condiciones de sequía que facilitan su establecimiento en microhábitats con condiciones adversas.

**Palabras clave:** Grupos funcionales, plántulas, sequía, prolina, zonas áridas.

# 1 Introducción

Dentro del ciclo de vida de las plantas, la fase de establecimiento de plántulas es crucial para determinar la distribución de las plantas, tanto a nivel local como a nivel regional y global (Grubb, 1977; Fenner, 2000). La plántula representa el estado final en el proceso de germinación de la semilla; el período entre la germinación de las semillas y el establecimiento de plántulas es uno de los estados más vulnerables en el ciclo de vida de las plantas (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1975). La mortalidad en este temprano estado puede deberse a una amplia gama de factores bióticos y abióticos (*i.e.* herbivoría, disponibilidad de luz, precipitación, temperatura) que varían en el tiempo y en el espacio (Lamberts *et al.*, 1998; Kitzberger *et al.* 2000; Tielbörger y Kadmon, 2000).

En ambientes áridos y semiáridos, los factores abióticos como la baja humedad atmosférica promedio anual ( $\sim 4\%$ ), la alta radiación solar ( $1700\text{-}2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y las temperaturas extremas (máxima  $53 \text{ }^\circ\text{C}$  y mínima  $0 \text{ }^\circ\text{C}$ , o menos) afectan el establecimiento de las plántulas (Nobel, 1988; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Ibáñez y Schupp, 2001; Flores y Jurado, 2003; Flores *et al.*, 2004), ocasionando diferencias en sus respuestas de adaptación a sitios de establecimiento (Whitford, 2002). Las altas tasas de evaporación en zonas áridas, provocan que la disponibilidad de agua en la zona superficial del suelo cambie muy rápido después de un evento de precipitación (Perkins y Owen, 2003). Así, debido a que en esta zona se desarrollan las raíces de las plántulas, estas pueden asignar recursos (*i.e.* nutrientes y biomasa) al crecimiento de la raíz o del tallo, modificando su desarrollo y morfología (Jones, 1994; Robinson, 2004). La estacionalidad de la precipitación, la asignación de recursos, la profundidad en que absorben el agua y el tiempo de residencia del agua en el suelo, pueden reflejar respuestas morfológicas en raíz y tallo específicas de las especies (Perkins y Owen, 2003).

Por otra parte, las regiones áridas y semiáridas muestran gran riqueza de formas de vida vegetales, como resultado de una amplia variedad de adaptaciones morfo-fisiológicas que adquirieron evolutivamente en respuesta a distintos tipos de estrés ambiental (*i.e.* sequía, herbivoría). Por lo tanto, tales formas de vida se pueden considerar como grupos funcionales (*i.e.*

árboles freatofíticos, arbustos, gramíneas, suculentas) que están caracterizados por distintos rasgos morfológicos y fisiológicos que permiten su supervivencia en condiciones adversas. Así, los grupos funcionales juegan un papel dominante en los ecosistemas, debido a que poseen diferencias ecológicas y fisiológicas que determinan su distribución (Von Willert *et al.*, 1992; Smith *et al.*, 1998; Whitford, 2002; Perkins y Owens, 2003).

Los cambios estacionales de precipitación influyen dramáticamente en el establecimiento y distribución espacial de la vegetación (Harper, 1977, Neilson *et al.*, 1992), particularmente en las regiones semiáridas en las cuales las sequías son frecuentes (Whitford, 2002; Perkins y Owens, 2003). Sin embargo; en estas regiones las plantas responden de manera distinta en cuanto a lugares de establecimiento y en ajustes fisiológicos y morfológicos para enfrentar las condiciones de sequía, dependiendo del grupo funcional al que pertenecen. Por ejemplo, las plántulas de las gramíneas generalmente se establecen en lugares abiertos; en cambio, las plántulas de las suculentas se establecen mejor bajo la sombra de plantas nodriza, las cuales les proporcionan un microambiente con mayor disponibilidad de recursos, y las plántulas de especies arbustivas pueden establecerse tanto en lugares abiertos como bajo la sombra de plantas nodriza (Flores y Jurado, 2003), aunque no se ha evaluado en un solo experimento cómo estos distintos grupos funcionales asignan recursos al crecimiento en biomasa de raíz o de tallo bajo sequía, lo cual es importante conocer ya que los patrones de asignación de biomasa de las plantas están influenciados por la disponibilidad de los recursos, como la humedad (Weltzin *et al.*, 1998; Perkins y Owens, 2003). Las plantas pueden explotar de manera eficiente los recursos (i.e. nutrientes, humedad) a través de su capacidad en la plasticidad fisiológica y morfológica de las raíces cuando estas se encuentran bajo un incremento desproporcionado en la tasa de absorción de nutrientes (i.e. cinética de absorción) por unidad de masa del tejido o por la longitud de las raíces (Caldwell, 1994; Hutchings y de Kroon, 1994, Jackson *et al.*, 1990; 1999). La plasticidad morfológica y fisiológica en las raíces está influenciada por la forma de crecimiento (Caldwell *et al.*, 1991), estrategias en su historia de vida (Crick y Grime, 1987) y las características del hábitat individuales para cada especie (Cain *et al.*, 1996; Jackson y Caldwell, 1996). Este mecanismo puede ser importante cuando los recursos del suelo son temporal y espacialmente impredecibles (Grime, 1994). Así, las plantas poseen diferentes capacidades para explotar los recursos del suelo, y por lo tanto de una explotación efectiva del recurso por su plasticidad morfológica de las raíces (Jackson y Caldwell, 1996)

Según algunos reportes, se ha visto que la proporción raíz:tallo (R/T) en plántulas de arbustos va de 0.5 (Flores, 2001; Perkins y Owens, 2003) a 1.5 cuando se encuentran bajo sequía (Otieno *et al.*, 2001). En plántulas de gramíneas se ha reportado una proporción R/T de hasta 1.2 bajo condiciones de sequía severa (Fernández y Reynolds, 2000) y en plántulas de suculentas, la proporción R/T bajo sequía va de 0.2 (Flores, 2001) hasta 0.9 (Ruedas *et al.*, 2000), lo que nos indica que las plántulas de arbustos y de gramíneas asignan más recursos a la raíz que al tallo, en comparación con las plántulas de especies suculentas.

El estrés por sequía puede iniciar ciertas respuestas, que son mediadas por la expresión de genes o cambios bioquímicos que pueden ser necesarios para la supervivencia o para restaurar funcionamientos celulares (Geiger y Servatius, 1991), así como también para limitar el crecimiento de las plantas, más que cualquier otro factor. Así, las plantas no solo cambian su morfología –sino también pueden modificar algunos procesos fisiológicos para mantener la turgencia por ajuste osmótico (Xu *et al.*, 2002). Las plantas expuestas a sequía pueden acumular osmolitos orgánicos y solutos en las vacuolas como la prolina, para el ajuste osmótico (Blum y Ebercon, 1976). La prolina es un aminoácido libre que se presenta en hojas, tallos y raíces de las plantas, las cuales aumentan la concentración de este aminoácido como respuesta y adaptación a estrés hídrico y ajuste osmótico (Handa *et al.*, 1986; Aspinall y Paleg, 1981; Patil *et al.*, 1984; Martínez y Moreno, 1992; Claussen, 2005), pero también por efectos de alta salinidad, deficiencia de nitrógeno, alta intensidad de luz y en respuesta a temperaturas extremas (Cavaliere y Huang, 1979; Aspinall y Paleg, 1981, Xie *et al.*, 1997; Xu *et al.*, 2002; Claussen, 2005).

Se ha observado que la concentración de prolina está frecuentemente acompañada de una disminución de crecimiento, ya que la asimilación fotosintética está frecuentemente acompañada de osmoprotección y almacenamiento de energía (Bellinger *et al.*, 1991; Jones, 1994). La prolina también sirve como un donador de energía durante estrés ambiental principalmente bajo estrés hídrico, sugiriendo un papel importante en la supervivencia de las plantas (Mohammed y Sen, 1986; Hare y Cress, 1997), aunque se ha visto que no todas las plantas adaptadas a ambientes áridos responden acumulando prolina en sus tejidos (Triechel *et al.*, 1984). Así mismo, se ha sugerido que la prolina contribuye al mantenimiento de la fotosíntesis liberando electrones para el fotosistema II (Hare y Cress, en preparación, Hare y Cress 1997; Hare *et al.*, 1998). Desde el punto de vista ecofisiológico, en las plantas silvestres se debe considerar reducción en la transpiración



(i.e. control estomático) o también baja inversión en asignación de recursos para órganos que son caros (i.e. frutos). Por lo tanto, el estudio en los cambios en el contenido de prolina, junto con otras respuestas ecofisiológicas y/o morfológicas inducidas por condiciones adversas como la falta de agua, pueden dar una idea de cómo responden las plantas de distintos grupos funcionales ante sequía (Reigosa, 2001).

A pesar de la importancia que implica la concentración de prolina en las plantas para tolerar el estrés ambiental, se ha estudiado muy poco en especies desérticas o semidesérticas silvestres, siendo la mayoría de los estudios en plantas adultas (Wisniol, 1979; Treichel *et al.*, 1984; Jia-qong *et al.*, 1988; Mohammed y Sen, 1986, 1990; Ain-Lhout *et al.*, 2001; Yokota, 2003). Inclusive, en el continente americano se han realizado pocos estudios para especies desérticas: *Opuntia* spp. (Barcenas-Argüello *et al.*, 2000; Flores-Hernández *et al.*, 2001), *Fouquieria splendens* ssp. *breviflora* (Rodríguez-Dorantes y García-Castañeda, 2003) y *Agave salmiana* (Sánchez-Urdaneta *et al.*, 2004). Uno de los principales desiertos del continente americano es el desierto chihuahuense; el cual abarca parte del sur de Estados Unidos, así como parte del norte y centro de México (Whitford, 2002). La vegetación de esta región es matorral xerófilo y pastizales naturales, con dominancia de especies arbustivas, suculentas, gramíneas y herbáceas (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998, INEGI, 2002). En esta región, no existen trabajos sobre el establecimiento de las especies y de los mecanismos que presentan las plántulas para sobrevivir ante situaciones de estrés ambiental, como lo es la sequía.

Así, se plantea evaluar las respuestas fisiológicas (acumulación de prolina en raíz y tallo) y morfológicas (biomasa tallo y raíz, proporción raíz/tallo, longitud de raíz y número de “tillers” en las gramíneas) de plántulas de especies representativas del desierto chihuahuense, agrupadas en tres grupos funcionales (arbustos, suculentas y gramíneas), bajo dos niveles de humedad en el suelo. Las preguntas a contestar son ¿Existen modificaciones morfológicas (cambios en la asignación de biomasa en raíz y/o tallo y en características de raíces y tallos) y cómo difieren entre los grupos funcionales bajo condiciones distintas de sequía? ¿Existe la capacidad de concentrar prolina en raíces y/o tallos durante un período de sequía y cómo difiere entre los grupos funcionales? ¿Las respuestas morfológicas y fisiológicas están relacionadas u ocurren de manera alterna?

Se pretende aclarar las siguientes hipótesis: La capacidad de aumentar la concentración de prolina y la modificación en morfología como respuestas a sequía, difiere entre los grupos funcionales debido a los mecanismos y estrategias específicas de adaptación de las plantas para asignar recursos (biomasa). Entre los grupos funcionales, los arbustos no invierten tanto en producir prolina durante la sequía, debido a que asignan más biomasa en raíces y tallos. Las gramíneas están frecuentemente sujetas a condiciones de pastoreo y de sequía por establecerse en lugares abiertos, por lo cual han desarrollado mecanismos de respuesta rápida, invirtiendo en un aumento en la concentración de prolina en sus tejidos y simultáneamente incrementando la biomasa en raíces. Las suculentas, con sus tejidos hidratados, pueden soportar grandes períodos de sequía y, por lo tanto, no cambiarán la concentración de prolina, independientemente del tejido, cuando se encuentran bajo sequía.

# 2 Materiales y Método

## a) Especies de estudio

La investigación se realizó con 16 especies típicas de la vegetación dominante del altiplano en el estado de San Luis Potosí, México; el cual se encuentra al sur del desierto chihuahuense. Tales especies pertenecen a los tipos de vegetación del matorral xerófilo (matorral rosetófilo y matorral crasicaule) y pastizal mediano abierto (Anexo 1). Las especies pertenecen a distintos grupos funcionales de acuerdo a su forma de vida: arbustivas (*Acacia shaffneri*, *Prosopis laevigata*, *Acacia farnesiana* y *Calliandra eriophylla*), gramíneas (*Bouteloua gracilis*, *Botriochola barbinodes*, *Bouteloua curtipendula* y *Panicum obtusum*) y suculentas (*Echinocactus platyacanthus*, *Astrophytum myriostigma*, *Ferocactus pilosus*, *Mammillaria candida*, *Mammillaria zephyranthoides*, *Yucca fillifera* y *Agave salmiana*). Las semillas de las especies estudiadas se obtuvieron de colectas en campo en Junio de 2003, así como de los bancos de germoplasma del INIFAP Campus San Luis Potosí y del Instituto de Investigación Zonas Desérticas de la U.A.S.L.P (Anexo 2).

## b) Diseño experimental

### i) Germinación de semillas

Para elaborar este experimento, se trabajó con plántulas de la misma edad con el fin de eliminar efectos confundidos relacionados a la ontología (Coleman *et al.*, 1994); por lo tanto, se manejó una sincronización de la germinación de todas las especies, con el fin de tener semillas germinadas de las 16 especies en un mismo día. Para tal sincronización, se hicieron pruebas de germinación preliminares en los meses de marzo y abril de 2004, en donde se registraron tanto el porcentaje de germinación, como el tiempo de germinación.

Las semillas se pusieron a germinar en recipientes con “peat moss”, en el laboratorio de la División de Ingeniería Ambiental y Manejo de Recursos Naturales, donde la temperatura promedio es de 22 °C. Después de germinadas, se esperó a que las plántulas tuvieran tamaños adecuados para ser transplantadas (aproximadamente 2 cm de altura). Las plántulas fueron

transplantadas a macetas en junio de 2004, dentro del invernadero del IPICYT. Las suculentas fueron transplantadas en macetas de 5 cm x 6 cm, y los arbustos y gramíneas en macetas de 10.5 cm x 23.5 cm. Las plántulas se mantuvieron bajo las mismas condiciones, riego regular (cada 4 días) y radiación solar reducida (35% de sombra,  $400-700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) para mantener alta supervivencia. La fase de aclimatación en el invernadero antes de la aplicación de los tratamientos de humedad de suelo duró 27 días.

## **ii) Descripción de los tratamientos de sequía**

Después del período de aclimatación en el invernadero, las plántulas fueron puestas bajo dos tratamientos de humedad del suelo en mayo de 2004: (1) riego frecuente cada 4 días (control, R), y (2) un período de 15 días de sequía y posteriormente 15 días de riego frecuente (tratamiento, SR). Se realizaron tres cosechas, cada una de ellas con seis repeticiones por especie y por tratamiento de humedad del suelo, teniendo un total de 576 plántulas ( $16 \times 2 \times 3 \times 6$ ). En el tratamiento de sequía-riego, la cosecha 0 corresponde a la cosecha inicial donde todas las plántulas estuvieron bajo la misma condición de riego frecuente en el período de aclimatación; la cosecha 1 corresponde al período de 15 días bajo sequía y la cosecha 2 a 15 días bajo riego. En algunas cactáceas, debido al tamaño pequeño de sus individuos, se requirió usar aproximadamente 18 plántulas, para cada especie, por lo tanto se colocaron 10 individuos por maceta, para obtener la cantidad mínima de tejido (500 mg) de raíz y de tallo para el análisis de prolina.

El tratamiento de sequía-riego, se realizó con el fin de determinar la respuesta en la concentración de prolina de las plántulas bajo sequía (cosecha 1) y el potencial de recuperación (disminución de la concentración de prolina en los tejidos) en un período de riego después de la sequía (Cosecha 2). En el tratamiento de riego, se aplicaron 200 ml de agua en las macetas de arbustos y gramíneas, y 50 ml de agua para las macetas de suculentas. Se realizaron tres cosechas en los días 0, 15 y 30. En los dos tratamientos, la cosecha 0 se realizó con plántulas regadas en el pre-tratamiento de aclimatación.

A partir de la primera cosecha, la humedad del suelo fue registrada cada tercer día con la técnica de área de dominio de reflectometría con un sensor de humedad TDR Campbell Sct (Percy *et al.*, 2000), a 20 cm de profundidad. Este registro se hizo solamente para las macetas de las plántulas de arbustos y gramíneas. Para las especies suculentas no se midió la humedad del suelo debido a que el tamaño pequeño de las macetas no permitió usar el hidrosensor. Con los

datos de humedad del suelo, se hizo un promedio para cada cosecha y para cada especie. En el Anexo 4 se muestran los promedios del contenido volumétrico de humedad del suelo (%) en los dos tratamientos de humedad y para cada cosecha. Las cosechas 0 y 2, corresponden a las plántulas que estuvieron bajo humedad durante 15 días con riego cada 4 días, y la cosecha 1 corresponde a las plántulas bajo sequía por 15 días. Los porcentajes de humedad del suelo para las plántulas bajo riego frecuente (control; R) son de 30-50% y las plántulas bajo sequía entre 8 y 10% (SR).

### **c) Respuestas morfológicas**

Se evaluaron la biomasa fresca de raíces y tallos, la proporción raíz/tallo, la longitud de raíces y número de “tillers” en el caso de las gramíneas. En cada cosecha, las macetas fueron llevadas al laboratorio de la División de Ingeniería Ambiental y Manejo de Recursos Naturales, en donde se extrajeron las plántulas y se limpiaron cuidadosamente las raíces. Las raíces de las plántulas con tratamiento de humedad se limpiaron con agua, mientras que en las plántulas con tratamiento de sequía solo se sacudieron las raíces, para evitar alteración metabólica con el lavado. Tanto en raíces como en tallos se determinó la biomasa fresca, y se tomaron fotografías digitales de ambos tipos de tejido para evaluar las variables morfológicas. El análisis de las imágenes se hizo con los programas SigmaScan Pro5 y RHIZO (WinRHIZO, 2003). Posteriormente, las plántulas se pusieron en una hielera con nitrógeno líquido para detener la actividad fisiológica y después se congelaron a -70 °C para poder determinar después la actividad fisiológica.

### **d) Respuestas fisiológicas**

La concentración de prolina en raíces y tallos se estimó espectrofotométricamente por la reacción con ninhidrina siguiendo la técnica de Maiale *et al.* (2004). La ninhidrina es un oxidante que produce la deaminación oxidante del grupo  $\alpha$ -amino del aminoácido prolina, desprendiendo amonio,  $\text{CO}_2$ , el correspondiente aldehído y ninhidrina en forma reducida. El amonio reacciona con un mol adicional de ninhidrina y reduce la prolina, produciendo un complejo púrpura (Reigosa, 2001). Se utilizaron aproximadamente 500 mg de tejido de raíces y de tallos (por separado) de cada planta y se adicionaron 2 ml de agua destilada directamente al tejido. Las muestras de tejido se hirvieron durante 60 minutos, cuidando de que no se evaporara el agua y, en

los casos en que hubo evaporación, se hizo una corrección del volumen. Después, se tomaron 500 µl de ese extracto y se centrifugaron a 10,000 RPM durante 5 minutos; posteriormente, se adicionaron 500 µl de citrato de sodio (0.2M, pH 4.6) y 2 ml de ninhidrina (ninhidrina 1% en 40% agua: 60 % ácido acético). Finalmente, las muestras se volvieron a hervir durante una hora y se dejaron enfriar, se les agregó 2 ml de tolueno para separar la fase orgánica, la cual fue medida a 520 nm en un espectrofotómetro marca AQUAMATE (modelo Thermospectronic Cambridge, UK, 2001).

Para determinar la concentración de prolina en las muestras de tejido, se realizó una curva de calibración con concentraciones conocidas de prolina de entre 0.1 µM (0.006 µg) hasta 5 µM (288.75 µg). Estas concentraciones fueron analizadas de la misma forma que los extractos de las plántulas, utilizando tolueno como blanco. Con esta curva estándar se hizo una regresión lineal relacionando absorbancia vs. concentración de prolina. Al final, se obtuvo una ecuación que permitió hacer los cálculos de la concentración de prolina en cada muestra de tejido. Finalmente, se expresó la concentración de prolina relacionada con el peso fresco (µ mol de prolina/g de peso fresco).

Cuatro especies suculentas se caracterizaron por tener raíces muy pequeñas (*Astrophytum myriostigma*, *Ferocactus pilosus*, *Mammillaria candida* y *Mammillaria zephyrantoides*), por lo que en ellas solamente se analizó la concentración de prolina en los tallos.

#### **e) Análisis estadístico**

Se realizaron análisis de varianza multifactoriales anidados para la concentración de prolina y la proporción raíz/tallo, con los siguientes factores fijos: humedad (dos niveles: riego frecuente /R y ciclos sequía-riego /SR), cosecha (tres tiempos de cosecha) y especie (cada especie anidada dentro del grupo funcional correspondiente). Para las variables biomasa de raíz y de tallo, longitud de raíces y número de tillers para las gramíneas, se realizaron análisis de varianza multifactoriales, con humedad, especie y cosecha como factores fijos para cada grupo funcional. Debido a que los datos de cada una de las variables de respuesta no cumplieron con las pruebas de normalidad, fueron transformados utilizando el logaritmo base 10 ( $\log_{10}$ ); excepto en el caso de la proporción raíz/tallo, la cual fue transformada utilizando la raíz cuadrada. Se hizo un ajuste de Bonferroni

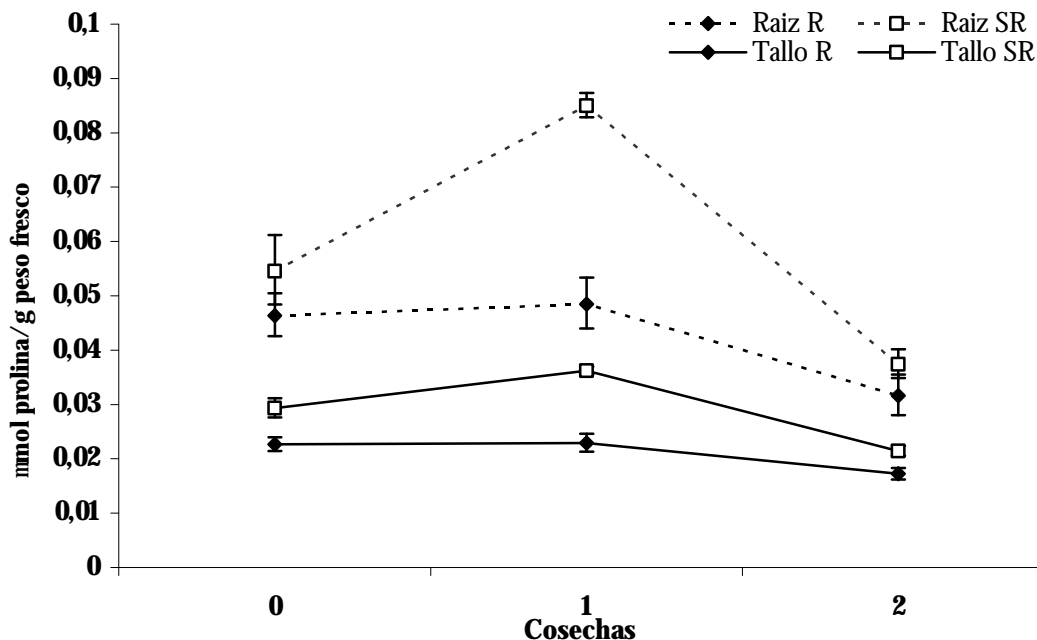
para las comparaciones múltiples, entre las combinaciones de tratamientos. Para determinar si las especies/grupos funcionales aumentan la concentración de prolina en el tratamiento de sequía, se comparó la respuesta entre tratamientos dentro de cada cosecha. Para evaluar la capacidad de recuperación de las especies/grupos funcionales después del período de sequía, se comparó la concentración de prolina en las cosechas en los tratamientos de sequía – riego (SR). En el caso de las variables morfológicas, también se compararon las respuestas entre los dos tratamientos de humedad del suelo dentro de cada cosecha y se compararon entre cosechas para cada tratamiento. En las gráficas se presentan los promedios (least square means) de cada variable de respuesta, con su error estándar. Los datos fueron analizados usando el procedimiento del modelo lineal generalizado del Statistical Analysis System (SAS Institute Inc., 1998).

# 3 Resultados

## Respuestas fisiológicas – concentración de prolina en tallos y raíces

En general, la concentración de prolina fue mayor en las raíces que en los tallos para todos los grupos funcionales, independiente de los tratamientos de sequía-riego (SR) y riego (R) (Figura 1, no evaluado estadísticamente). Durante los 30 días del experimento, el tratamiento SR indujo un ajuste en la concentración de prolina en las plántulas, tanto en los tallos (interacción cosecha x tratamiento;  $P < 0.02$ ; Anexo 5 Cuadro 1, Figura 1) como en las raíces (interacción cosecha x tratamiento;  $P < 0.01$ ; Anexo 5 Cuadro 2, Figura 1). En la cosecha 1, la concentración de prolina fue mayor en plántulas bajo tratamiento de sequía que en plántulas bajo tratamiento control (Figura 1), tanto en los tallos (comparación SR y R en cosecha 1;  $P < 0.0001$ ; Anexo 5, Cuadro 1) como en las raíces (comparación SR y R en cosecha 1  $P < 0.0001$ ; Anexo 5, Cuadro 2). En la cosecha 0, cuando todas las plántulas estuvieron bajo riego, la concentración de prolina en las raíces fue similar en los dos tratamientos pero la concentración de prolina en los tallos fue mayor bajo el tratamiento de sequía (raíz: comparación SR y R en cosecha 0,  $P = 1.0$ ; tallo: comparación SR y R en cosecha 0;  $P < 0.02$ ). En la cosecha 2, cuando todas las plántulas estuvieron sometidas a 15 días de riego, la concentración de prolina fue similar entre los tratamientos para las raíces, pero en el caso de los tallos se mantuvo una concentración mayor en el tratamiento SR que en el de R (raíz: comparación SR y R en cosecha 2;  $P = 1.0$ ; tallo: comparación SR y R en cosecha 2;  $P < 0.006$ ; Figura 1).





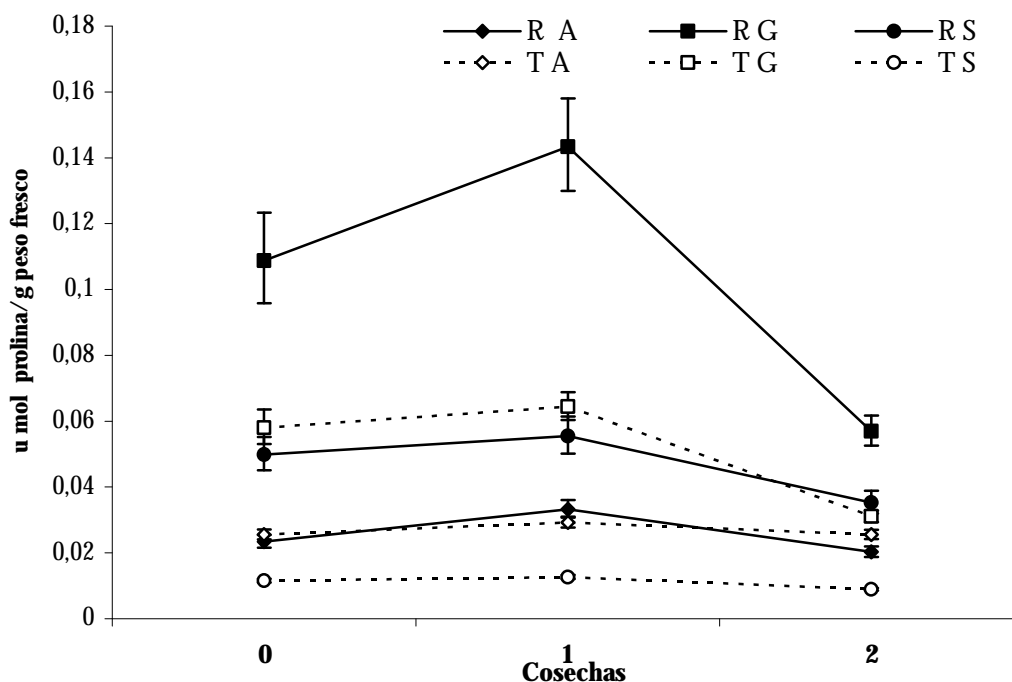
**Figura 1.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de la concentración de prolina en raíces y tallos a través de las cosechas con los dos tratamientos de humedad del suelo (interacción cosecha x tratamiento; raíz:  $P < 0.01$ ; tallo:  $P < 0.02$ , Anexo 5, Cuadro 1). R= tratamiento riego, control. SR= tratamiento sequía-riego.

### Concentración de prolina en tallos a nivel de grupos funcionales

A nivel de los grupos funcionales, las gramíneas presentaron la concentración de prolina más alta durante las cosechas 0 y 1. En la cosecha 2, la concentración de prolina fue similar entre gramíneas y arbustos, pero mayor que en las suculentas. Las suculentas, en general, mostraron la más baja concentración de prolina en los tallos. Con respecto a la comparación entre las cosechas 1 y 2, las gramíneas y las suculentas disminuyeron la concentración de prolina mientras que en los arbustos no se observó cambio en la concentración de prolina (interacción cosecha x grupo funcional,  $P < 0.0001$ ; Anexo 5, Cuadro 1; comparaciones entre cosechas 1 y 2 para gramíneas  $P < 0.0001$ , suculentas  $P < 0.0001$ , arbustos  $P > 0.05$ ; Figura 2).

## Concentración de prolina en raíces a nivel de grupos funcionales

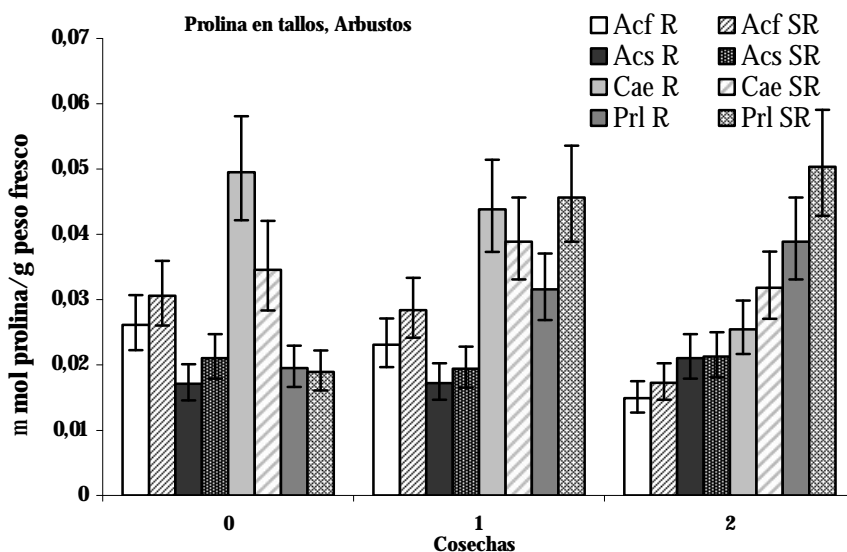
En la cosecha 0, la concentración de prolina en las raíces fue dos veces mayor en las gramíneas que en las suculentas y cinco veces mayor que en los arbustos. No cambió la concentración de prolina entre las cosechas 0 y 1 para ningún grupo funcional, pero entre las cosechas 1 y 2 disminuyó en todos los grupos funcionales (interacción cosecha x grupo funcional,  $P < 0.02$ ; Anexo 5, Cuadro 2; comparaciones entre cosechas 1 y 2 para gramíneas  $P < 0.0001$ , suculentas  $P < 0.05$ , arbustos  $P < 0.0006$ , Figura 2).



**Figura 2.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de la concentración de prolina, para los tres grupos funcionales en tallos y raíces (interacción cosecha x grupo funcional; tallos  $P < 0.0001$  y raíces  $P < 0.02$ ) en las tres las cosechas. R = raíz y T = tallos; A = arbustos, G = gramíneas y S= suculentas.

### Concentración de prolina en tallos a nivel de especies anidado en grupos funcionales

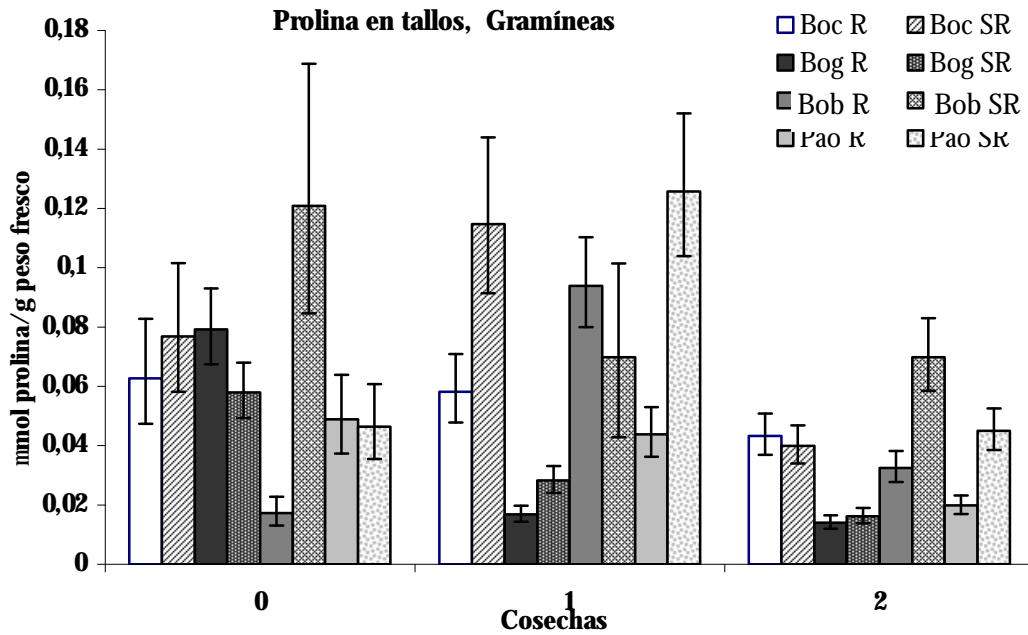
La concentración de prolina fue distinta entre las especies anidadas en los tres grupos funcionales para las tres cosechas, en función de los tratamientos de sequía-riego y riego (interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional],  $P < 0.02$ ; Figuras 3, 4, 5). Dentro de los arbustos, se encontraron diferencias significativas de concentración de prolina entre algunas especies (*i.e.* comparación entre *A. farnesiana* y *P. laevigata* en el tratamiento SR para la cosecha 2,  $P < 0.02$ ; Figura 3), pero los tratamientos de humedad de suelo no fueron significativos en ninguna especie para ninguna cosecha (Figura 3). *Prosopis laevigata* aumentó la concentración de prolina entre cosecha 0 y 1 en el tratamiento SR; sin embargo esta diferencia no fue estadísticamente significativa.



**Figura 3.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de la concentración de prolina en tallos para los arbustos, para las tres cosechas con los tratamientos de sequía-riego y riego. Acf = *Acacia farnesiana*; Acs = *A. shaffneri*; Cae = *Caliandra eryophylla*; Prl = *Prosopis laevigata*. R = riego (control); SR = sequía-riego. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].

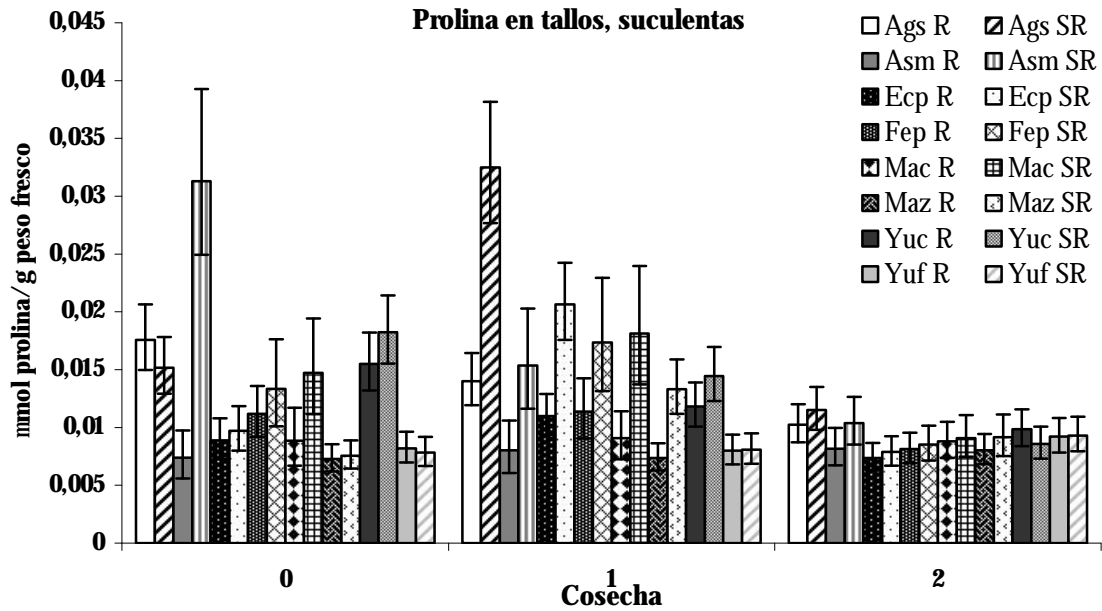
En los tallos de las gramíneas, las diferencias en la concentración de prolina entre especies (*i.e.* comparación entre *B. gracilis* y *B. barbinodes* en la cosecha 0, en el tratamiento de R,  $P < 0.01$ ; comparación entre *B. gracilis* y *B. barbinodes* en la cosecha 2, en el tratamiento de SR,  $P < 0.001$ ; Figura 4) fueron mayores que entre los tratamientos. Se observó una tendencia de aumento en la concentración de prolina durante la cosecha 1, en el tratamiento de R y SR, para

las especies *P. obtusum*, *B. curtipendula*, y muy ligera en *B. gracilis* aunque estas diferencias no son estadísticamente significativas.



**Figura 4.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de la concentración de prolina en tallos para las gramíneas, para las tres cosechas con los tratamientos de sequía-riego y riego. Boc= *Bouteloua curtipendula*; Bog= *B. gracilis*; Bob= *Bothriochloa barbinodes*; Pao= *Panicum obtusum*. R= riego (control); SR= sequía-riego. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].

Dentro de las suculentas, en los tallos no se encontraron diferencias significativas en la concentración de prolina entre los tratamientos de humedad de suelo para cada cosecha, ni entre cosechas para el tratamiento de SR para cada especie. Sin embargo, se encontraron diferencias entre especies en distintas cosechas y tratamientos (*i.e* en la cosecha 0, *A. myriostigma* mostró mayor concentración de prolina que *M. zephyrantoides* en SR;  $P < 0.002$ ; *A. salmiana* presentó mayor concentración de prolina que *Y. filifera* en SR;  $P < 0.004$ ; y en la cosecha 1, *A. salmiana* mostró mayor concentración de prolina que *Y. filifera* en SR;  $P < 0.0001$ ; Figura 5). En general, en la cosecha 1 se observó una tendencia de aumento de concentración de prolina en los tratamientos de SR en comparación con R, aunque estas diferencias no fueron estadísticamente significativas. En la cosecha 2, la concentración de prolina fue similar entre los tratamientos R y SR para todas las especies (Figura 5).

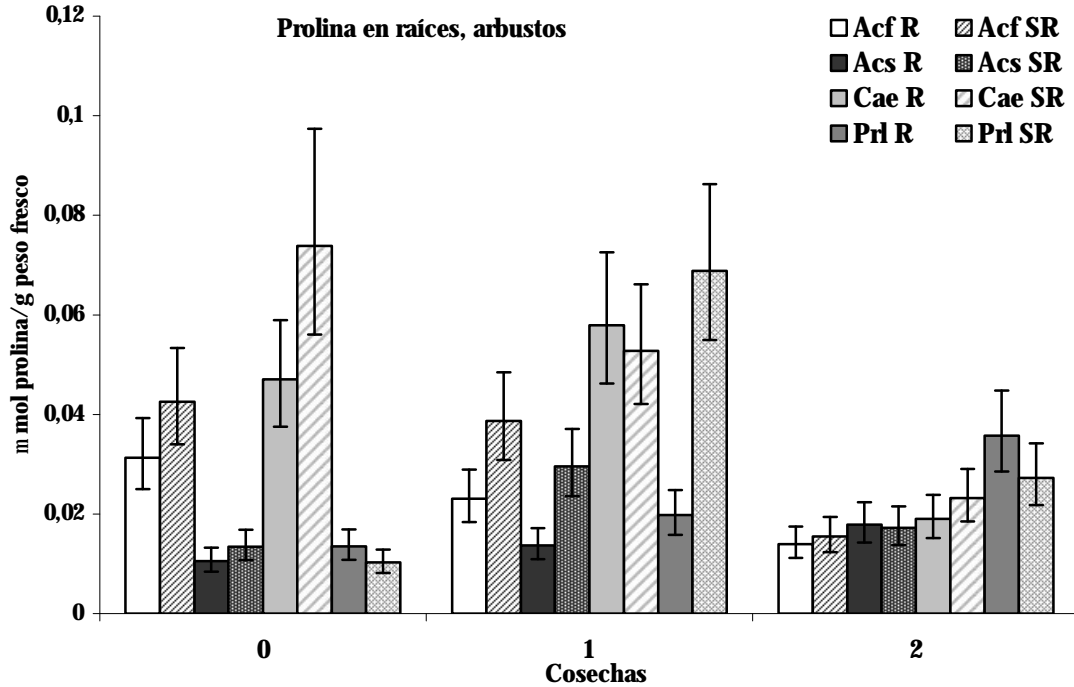


**Figura 5.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de la concentración de prolina en tallos para las suculentas, para tres cosechas con los tratamientos de sequía-riego y riego. Ags = *Agave salmiana*; Asm = *Astrophytum myriostigma*; Ecp = *Echinocactus platyacanthus*; Fep = *Ferocactus pilosus*; Mac = *Mammillaria candida*; Maz = *M. zephyrantoides*; Yuc = *Yucca carnerosana*; Yuf = *Y. filifera*. R = riego (control); SR = sequía-riego. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].

### Concentración de prolina en raíces a nivel de especies anidado en grupos funcionales

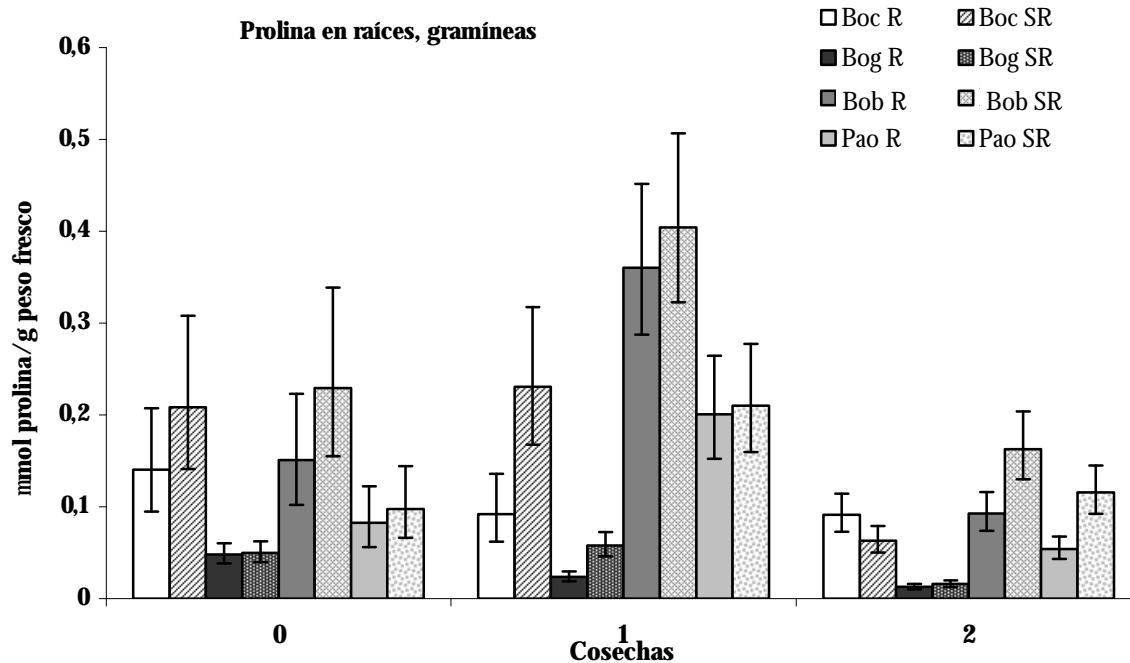
La concentración de prolina en los raíces fue diferente entre las especies anidadas en grupos funcionales y tratamientos (interacción cosecha x especie [grupo funcional]);  $P < 0.0001$ ; Anexo 5, Cuadro 2,) pero no se encontraron diferencias con relación a las cosechas (interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional]);  $P = 0.14$ ; Anexo 5, Cuadro 2). En ninguna de las especies de los grupos funcionales aumentó significativamente la concentración de prolina en respuesta al tratamiento de SR (Figuras 6, 7 y 8), las diferencias en la concentración de prolina se observaron entre las especies dentro de los tratamientos.

Dentro de los arbustos, la concentración de prolina en las raíces fue mayor en *C. eryophylla* que en *A. shaffneri* en los tratamientos de R y SR (*i.e.* comparación entre *C. eryophylla* y *A. shaffneri* para R,  $P < 0.0001$ ; y para SR,  $P < 0.003$ ; interacción cosecha x especie [grupo funcional], Figura 6).



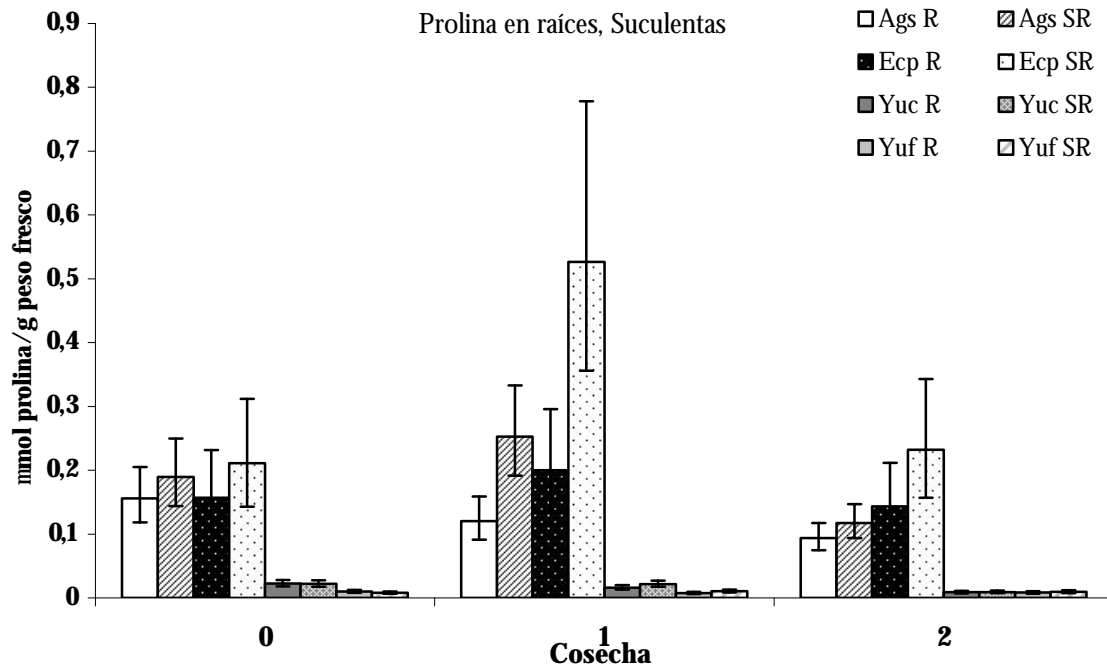
**Figura 6.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de la concentración de prolina en raíces para los arbustos, para tres cosechas con los tratamientos de sequía-riego y riego. Acf= *Acacia farnesiana*; Acs= *A. shaffneri*; Cae= *Calliandra eryophylla*; Prl= *Prosopis laevigata*. R= riego (control); SR= sequía-riego. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].

Para las gramíneas, la concentración de prolina en las raíces de *B. curtipendula*, *B. barbinodes* y *P. obtusum* fue mayor que en *B. gracilis* en los tratamientos de R y SR tomando en cuenta todas las cosechas (*i.e.* comparación para R entre *B. curtipendula* y *B. gracilis*,  $P < 0.0001$ ; entre *B. curtipendula* y *B. barbinodes*,  $P < 0.0001$ ; entre *B. gracilis* y *P. obtusum*,  $P < 0.0001$ ; y para SR entre *B. curtipendula* y *B. gracilis*,  $P < 0.0001$ ; entre *B. curtipendula* y *B. barbinodes*,  $P < 0.0001$ ; entre *B. gracilis* y *P. obtusum*,  $P < 0.0001$ ; Figura 7).



**Figura 7.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de la concentración de prolina en raíces para el grupo funcional de las gramíneas, para cada cosecha en los tratamientos de sequía-riego y riego. Boc= *Bouteloua curtipendula*; Bog= *B. gracilis*; Bob= *Bothriochloa barbinodes*; Pao= *Panicum obtusum*. R= riego (control); SR= sequía-riego. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].

Para las suculentas, la concentración de prolina fue mayor en las raíces de *A. salmiana* y *E. platyacanthus* que en *Y. carnerosana* y *Y. filifera* en los tratamientos R y RS (i.e. comparación para R entre *A. salmiana* y *Y. carnerosana*,  $P < 0.0001$ ; entre *A. salmiana* y *Y. filifera*,  $P < 0.0001$ ; entre *E. platyacanthus* y *Y. carnerosana*,  $P < 0.0001$ ; entre *E. platyacanthus* y *Y. filifera*,  $P < 0.0001$ ; y para SR entre *A. salmiana* y *Y. filifera*,  $P < 0.0001$ ; entre *A. salmiana* y *Y. filifera*,  $P < 0.0001$ ; entre *E. platyacanthus* y *Y. carnerosana*,  $P < 0.0001$ ; entre *E. platyacanthus* y *Y. filifera*,  $P < 0.0001$ ; Figura 8).



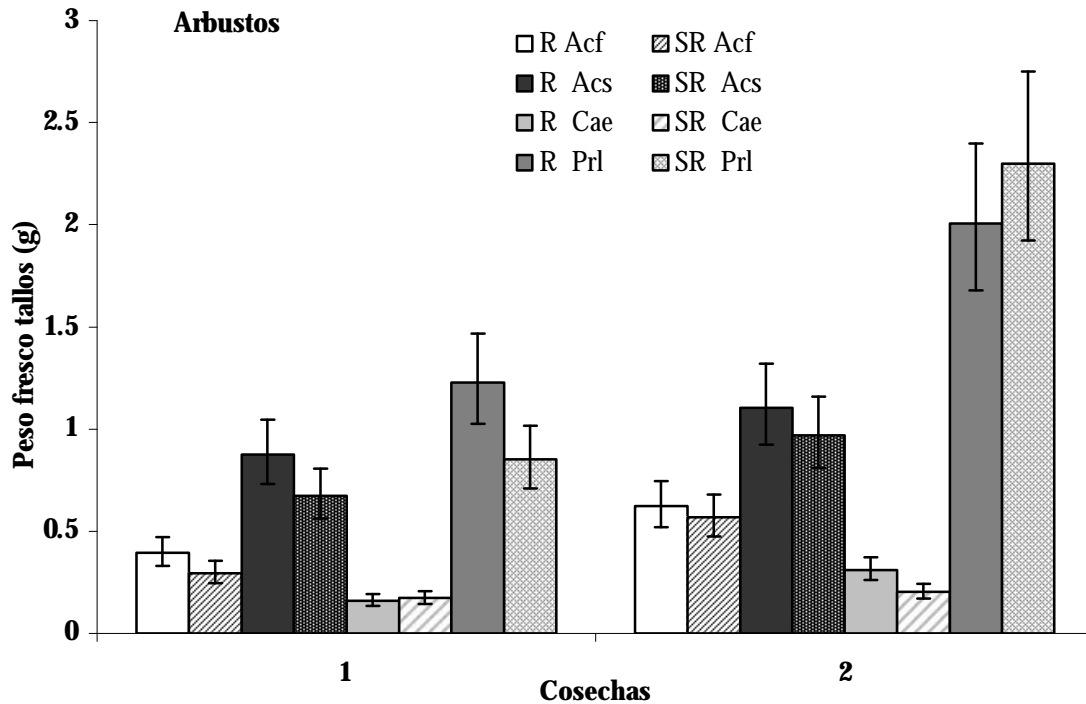
**Figura 8.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de la concentración de prolina en raíces para el grupo funcional de las suculentas, para cada cosecha con los dos tratamientos. Ags= *Agave salmiana*; Ecp= *Echinocactus platyacanthus*; Yuc= *Yucca carnerosana* y Yuf= *Y. filifera*. R= riego (control); SR= sequía-riego. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].

## Respuestas morfológicas

### Biomasa de tallos

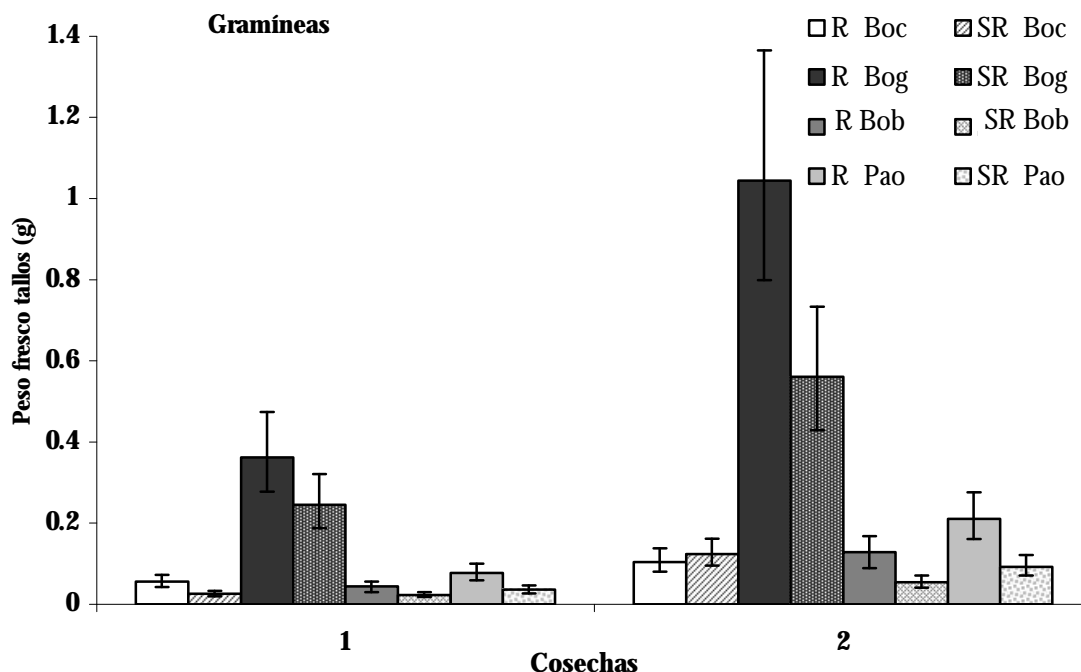
En las especies arborescentes se encontraron diferencias en biomasa de tallos entre las especies ( $P < 0.0001$ ) y cosechas ( $P < 0.0001$ ; Figura 9; Anexo 6, Cuadro 1). *Prosopis laevigata* mostró mayor biomasa que las especies *A. farnesiana* ( $P < 0.0001$ ), *A. schaffnerii* ( $P < 0.0008$ ) y *C. eriophylla* ( $P < 0.0001$ ). En general, en la cosecha 2 se encontró mayor biomasa que en la cosecha 1 ( $P < 0.0001$ ). No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0.06$ ; Anexo 6, Cuadro 1).





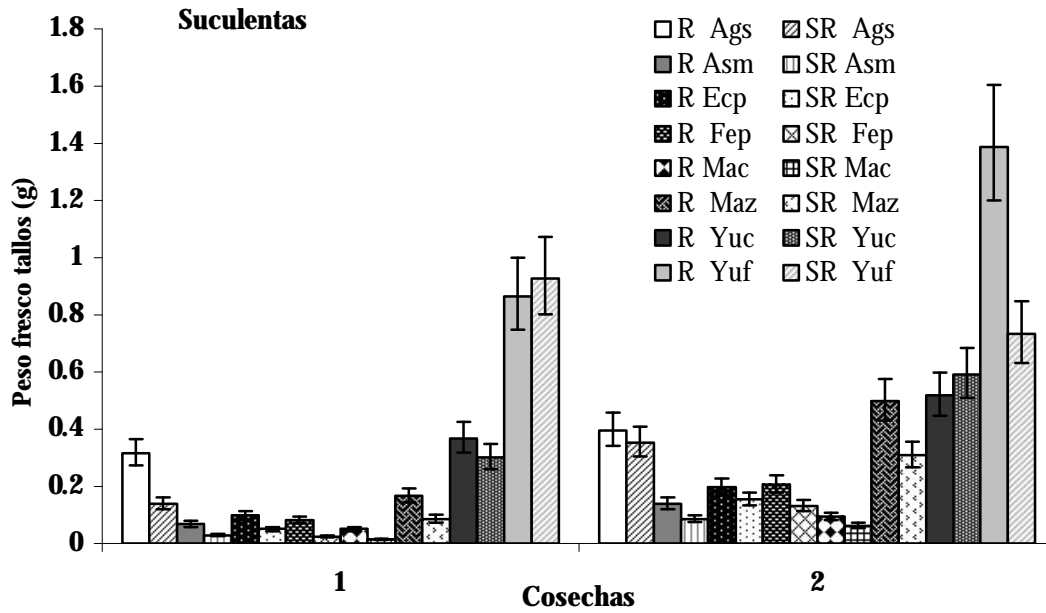
**Figura 9.** Promedios (Ls means retransformadas,  $\pm$  error estándar) del peso fresco de los tallos en los arbustos en los tratamientos sequía-riego y sequía para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Acf = *Acacia farnesiana*; Acs = *A. schaffneri*; Cae = *Calliandra eryophylla* y Prl = *Prosopis laevigata*. Interacción cosecha x tratamiento x especie.

En la biomasa de tallos de las gramíneas, se encontraron diferencias entre cosechas, tratamientos y especies (Figura 10; para todos los efectos principales  $P < 0.001$ , Anexo 6, Cuadro 1). En general, en la cosecha 2 se encontró mayor biomasa que en la cosecha 1 ( $P < 0.0001$ ). En el tratamiento de R se encontró mayor biomasa que en el tratamiento de SR ( $P < 0.001$ ). *Bouteloua gracilis* mostró mayor biomasa en los tallos que *B. curtipendula*, *B. barbinodes* y *P. obtusum* ( $P < 0.0001$ ). Además, *P. obtusum* presentó más biomasa que *B. barbinodes* ( $P < 0.05$ ).



**Figura 10.** Promedios (Ls means retransformadas  $\pm$  error estándar) del peso fresco en tallos de las gramíneas en los tratamientos de sequía-riego y riego para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Boc = *Bouteloua curtipendula*; Bog = *B. gracilis*; Bob = *Bothriochloa barbinodes* y Pao = *Panicum obtusum*. Interacción cosecha x tratamiento x especie.

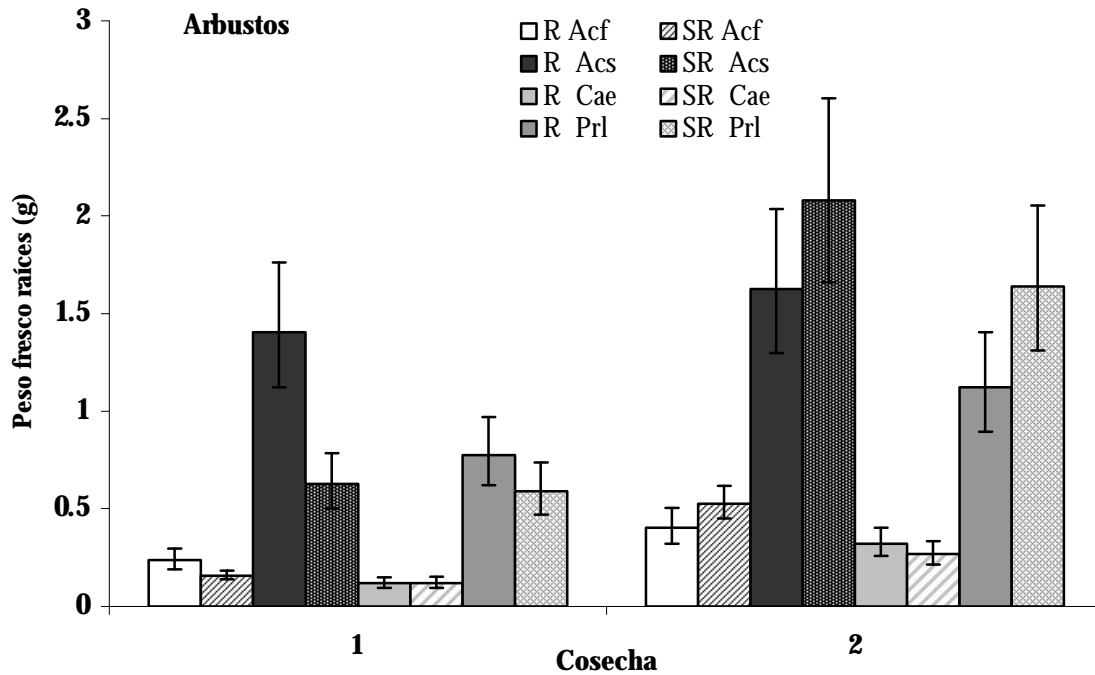
La biomasa de tallos en las suculentas fue diferente entre las especies, cosechas y tratamientos (interacción cosecha x tratamiento x especie;  $P < 0.01$ ; Figura 11; Anexo 6, Cuadro 1). En la cosecha 1, las especies *A. salmiana* ( $P < 0.05$ ), *A. myriostigma* ( $P < 0.03$ ), *F. pilosus* ( $P < 0.0001$ ) y *M. candida* ( $P < 0.0001$ ) presentaron menor biomasa de tallos en el tratamiento de SR que en R. Para la cosecha 2, no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos para ninguna especie. En el caso de *M. zephyrantoides* y de las especies de *Yucca* no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos y entre cosechas.



**Figura 11.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de peso fresco en tallos de las suculentas en los tratamientos sequía-riego y riego para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Ags = *Agave salmiana*; Asm = *Astrophtum myriostigma*; Ecp = *Echinocactus platyacanthus*; Fep = *Ferocactus pilosus*; Mac = *Mammillaria candida*; Maz = *M. zephyrantoides*; Yuc = *Yucca carnerosana* y Yuf = *Yucca filifera*. Interacción cosecha x tratamiento x especie.

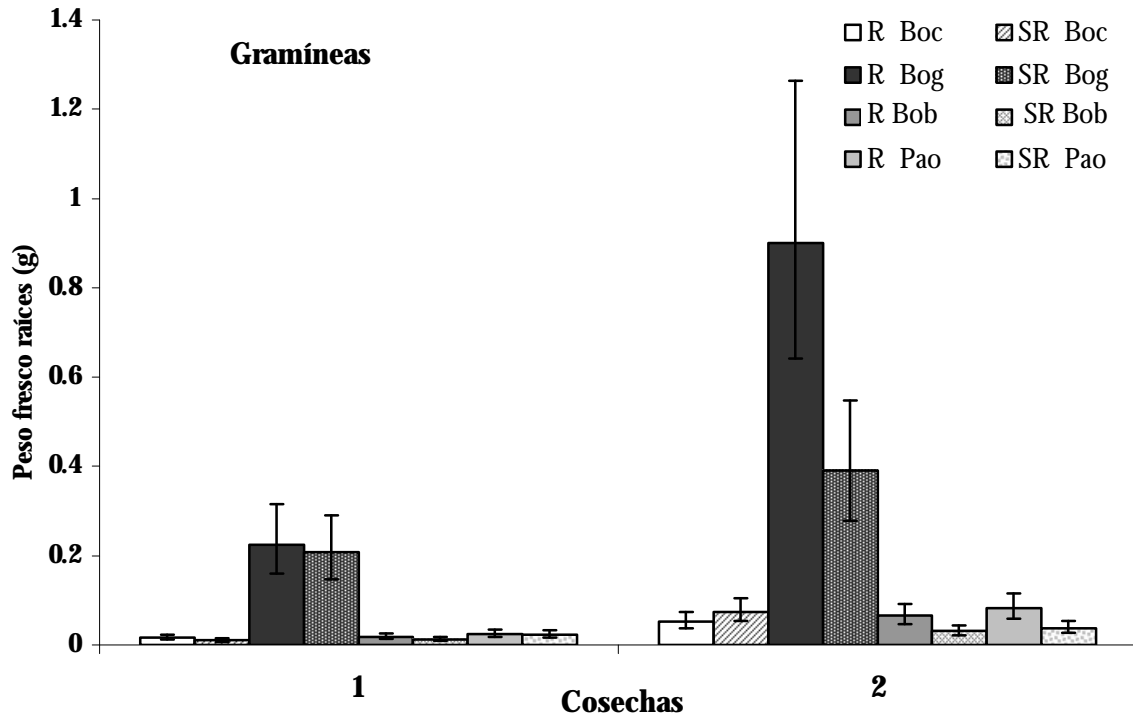
### Biomasa de raíces

Para los arbustos se observan diferencias en la biomasa de raíces en las cosechas y en las especies (factores principales cosecha y especie,  $P < 0.0001$ ; Figura 12; Anexo 6, Cuadro 2). La biomasa fue mayor en la cosecha 2 que en la cosecha 1 ( $P < 0.0001$ ) y las especies *A. schaffnerii* y *P. laevigata* mostraron mayor biomasa que las otras dos especies (Figura 12;  $P < 0.0001$ ). El tratamiento de sequía no afectó la biomasa de raíces ( $P > 0.05$ : Anexo 6, Cuadro 2).



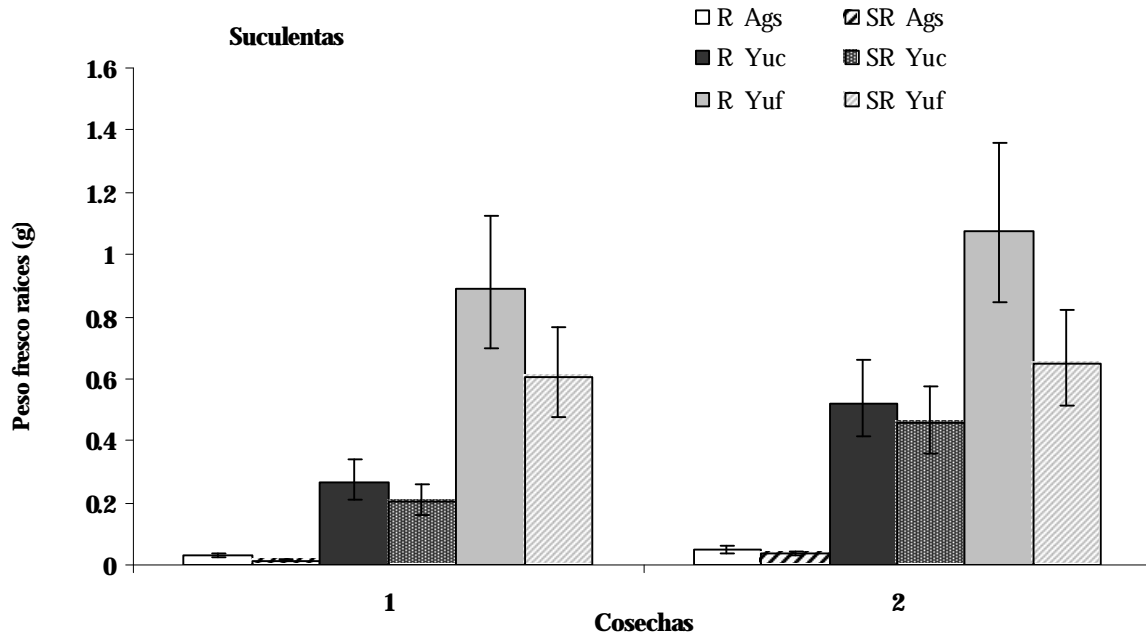
**Figura 12.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de peso fresco en raíces en los arbustos, bajo los tratamientos sequía-riego y riego para las dos cosechas. R= riego (control); SR = sequía-riego. Acf = *Acacia farnesiana*; Acs = *A. schaffneri*; Cae = *Calliandra eryophylla* y Prl = *Prosopis laevigata*. Interacción cosecha x tratamiento x especie.

En las gramíneas, la biomasa de raíces fue mayor en la cosecha 2 que en la cosecha 1 (Figura 13;  $P < 0.0001$ ; Anexo 6, Cuadro 2), y también en R que en el tratamiento de SR (Figura 13;  $P < 0.04$ ; Anexo 6, Cuadro 2). Entre especies, *B. gracilis* mostró mayor biomasa que las otras tres especies (Figura 13;  $P < 0.0001$ ; Anexo 6, Cuadro 2).



**Figura 13.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de peso fresco en raíces de las gramíneas en los tratamientos sequía-riego y riego para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Boc = *Bouteloua curtipendula*; Bog = *B. gracilis*; Bob = *Bothriochloa barbinodes* y Pao = *Panicum obtusum*. Interacción cosecha x tratamiento x especie.

Para las suculentas, la biomasa de las raíces fue mayor en la cosecha 2 que en la cosecha 1 (Figura 14;  $P < 0.0002$ ; Anexo 6, Cuadro 2), así como también mayor en el tratamiento de R que en el de SR (Figura 14;  $P < 0.005$ ; Anexo 6, Cuadro 2). Entre especies, *Y. filifera* mostró mayor biomasa que *Y. carnerosana* y *A. salmiana* ( $P < 0.0001$ ; Anexo 6, Cuadro 2).



**Figura 14.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de peso fresco en raíces de las suculentas en los tratamientos sequía-riego y riego para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Ags = *Agave salmiana*; Yuc = *Yucca carnerosana* y Yuf = *Yucca filifera*. Interacción cosecha x tratamiento x especie.

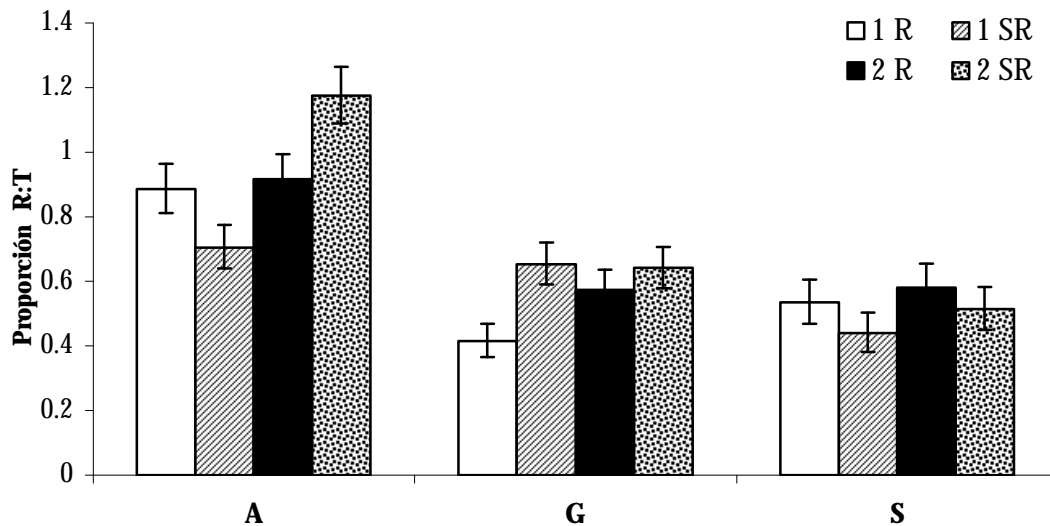
### Proporción Raíz/Tallo (R/T)

La proporción R/T difirió entre los grupos funcionales para los tratamientos de riego y sequía, en las dos cosechas (interacción cosecha x tratamiento x grupo funcional;  $P < 0.01$ ; Figuras 15, 16, 17, 18; Anexo 6, Cuadro 3). En la figura 15, que corresponde a la interacción cosecha x tratamiento x grupo funcional ( $P < 0.01$ ), se observa que bajo riego en la cosecha 1 las plántulas de los arbustos mostraron mayor proporción R/T que las gramíneas ( $P < 0.0001$ ) y que las suculentas ( $P < 0.05$ ), y que no se encontraron diferencias significativas entre gramíneas y suculentas ( $P > 0.05$ ). En el tratamiento SR de la misma cosecha, no se encontraron diferencias significativas entre los grupos funcionales ( $P > 0.05$ ). En la cosecha 2, bajo riego, la proporción R/T de las plántulas fue mayor en los arbustos que en las gramíneas ( $P < 0.04$ ), pero no se encontraron diferencias significativas entre gramíneas y suculentas ( $P > 0.05$ ). En el tratamiento de SR, los arbustos tuvieron

mayor proporción R/T que las gramíneas y que las suculentas ( $P < 0.0001$ ), pero no hubo diferencias entre estas dos últimas formas de vida ( $P > 0.05$ ).

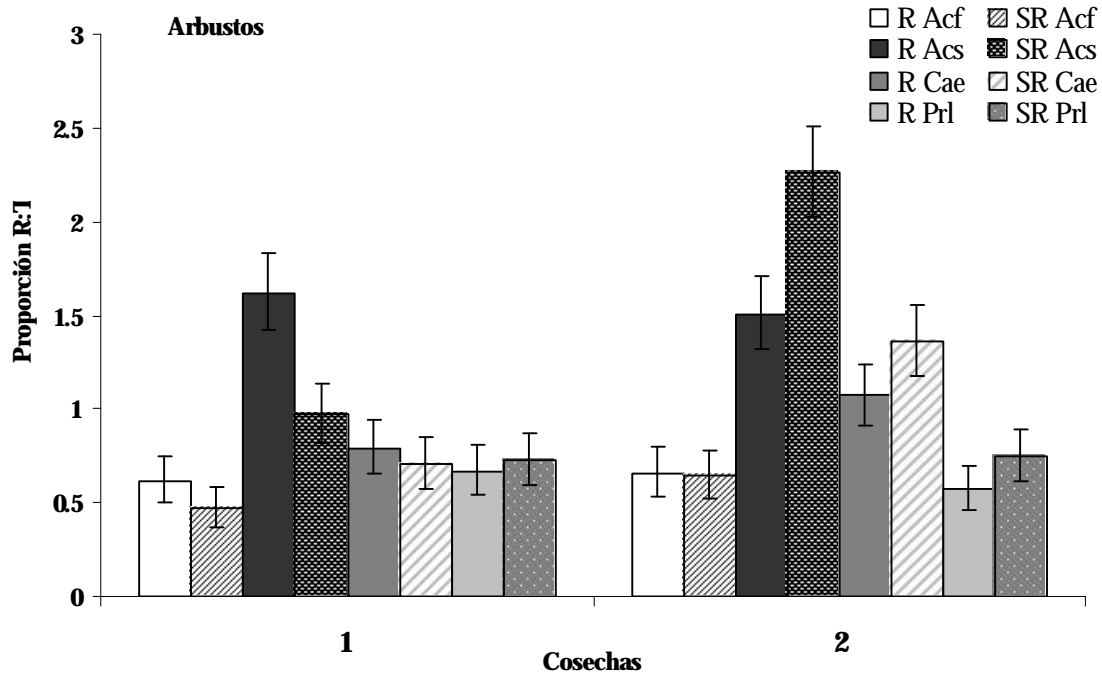
Además, se encontró un efecto significativo del tratamiento de riego entre los grupos funcionales (tratamiento x grupo funcional;  $P < 0.03$ ; Figura 15; Anexo 6, Cuadro 3). En el caso de las plántulas bajo riego, se observó mayor proporción R/T en los arbustos que en las gramíneas y las suculentas ( $P < 0.0001$ ) y entre las gramíneas y suculentas no se observaron diferencias ( $P > 0.05$ ). Para el tratamiento de sequía-riego, se observó mayor proporción R/T en los arbustos que en las suculentas ( $P < 0.0001$ ) y que en las gramíneas ( $P < 0.002$ ), pero entre gramíneas y suculentas no se observaron diferencias ( $P > 0.05$ ).

En general, la proporción raíz/tallo fue mayor en la cosecha 2 que en la cosecha 1 (factor principal cosecha,  $P < 0.002$ ; Figura 15; Anexo 6, Cuadro 3). Entre grupos funcionales, los arbustos mostraron mayor proporción R/T que las gramíneas y las suculentas (factor principal grupo funcional;  $P < 0.0001$ ; Anexo 6, Cuadro 3).



**Figura 15.** Promedios (Ls means retransformadas  $\pm 1$  error estándar) de la proporción raíz/tallo (R/T) de los tres grupos funcionales para los tratamientos sequía-riego y riego, para las dos cosechas (interacción cosecha x tratamiento x grupo funcional). 1= cosecha 1 y 2= cosecha 2. A = arbustos, G = gramíneas y S = suculentas. R = riego (control) y SR = sequía-riego.

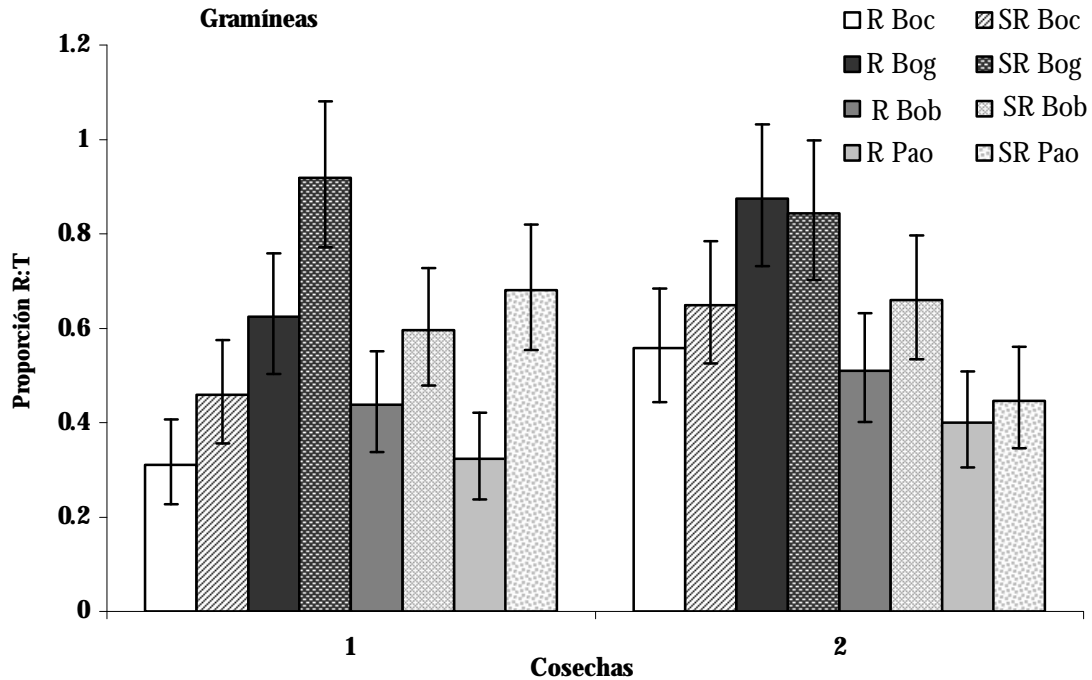
Al analizar los resultados dentro de cada grupo funcional, se encontraron diferencias entre especies (factor principal especie [grupo funcional];  $P < 0.0001$ , Anexo 6, Cuadro 3). En el caso de los arbustos, *A. schaffneri* mostró mayor proporción R/T que las especies *A. farnesiana* ( $P < 0.0001$ ), *P. laevigata* ( $P < 0.0001$ ) y *C. eryophylla* ( $P < 0.0003$ ). *C. eryophylla* mostró mayor proporción R/T que *A. farnesiana* ( $P < 0.01$ ).



**Figura 16.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de la proporción raíz/tallo de los arbustos en los tratamientos sequía-riego y riego, para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Acf= *Acacia farnesiana*; Acs= *A. schaffneri*; Cae= *Calliandra eryophylla* y Prl= *Prosopis laevigata*. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].

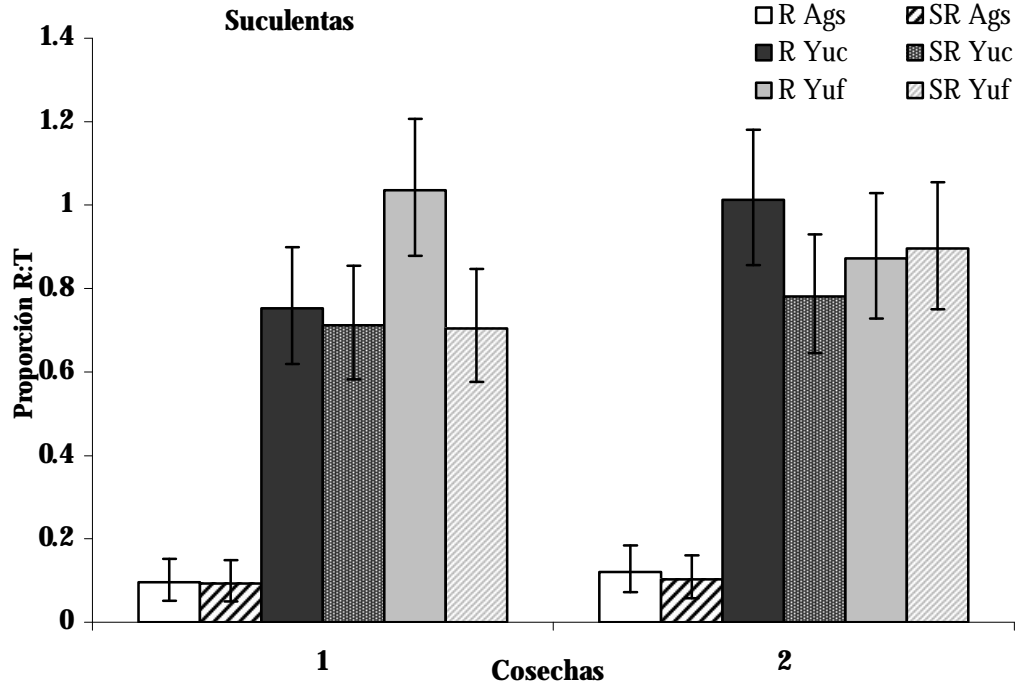
En las gramíneas (Figura 17), *B. gracilis* mostró mayor proporción R/T que *B. curtipendula* ( $P < 0.02$ ) y que *P. obtusum* ( $P < 0.005$ ).





**Figura 17.** Promedios (Ls means retransformadas  $\pm$  error estándar) de la proporción de R/T en las gramíneas en los tratamientos sequía-riego y riego, para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Boc = *Bouteloua curtipendula*; Bog = *B. gracilis*; Bob = *Bothriochloa barbinodes* y Pao = *Panicum obtusum*. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].

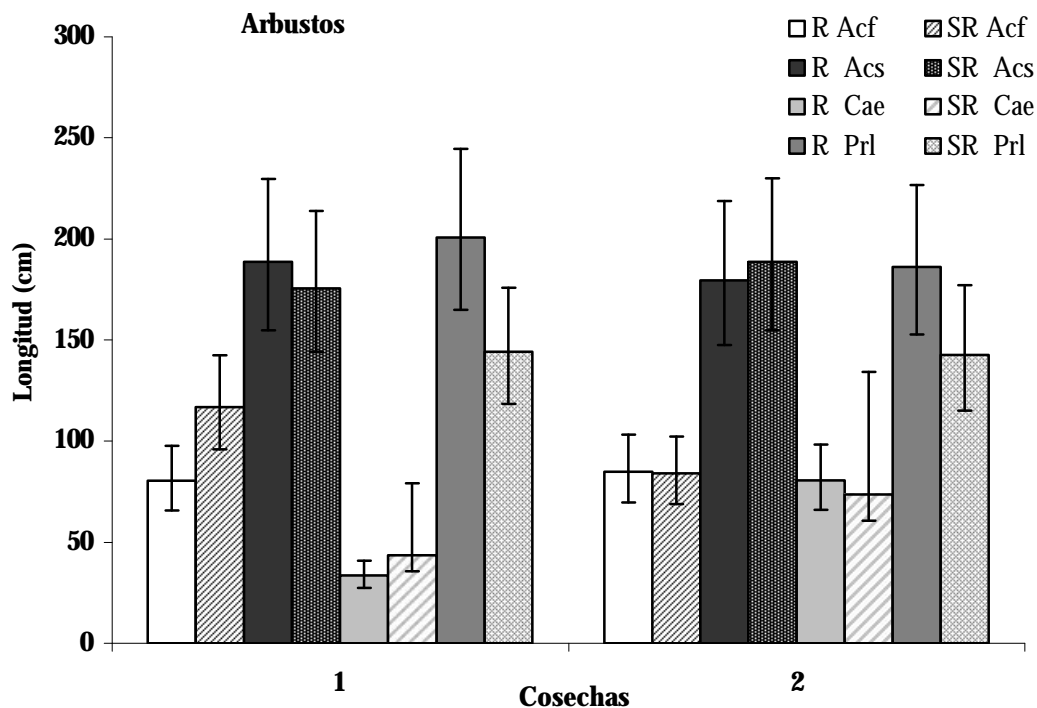
En las suculentas, *A. salmiana* mostró una proporción R/T menor que *Y. filifera* y que *Y. carnerosana* ( $P < 0.0001$ ). No hubo diferencia significativa entre las dos especies de *Yucca* ( $P > 0.05$ ; Figura 18).



**Figura 18.** Promedios (Ls means retransformados  $\pm$  error estándar) de la proporción raíz/tallo (R/T) en las suculentas en los tratamientos sequía-riego y riego, para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Ags = *Agave salmiana*; Yuc = *Yucca carnerosana* y Yuf = *Yucca filifera*. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].

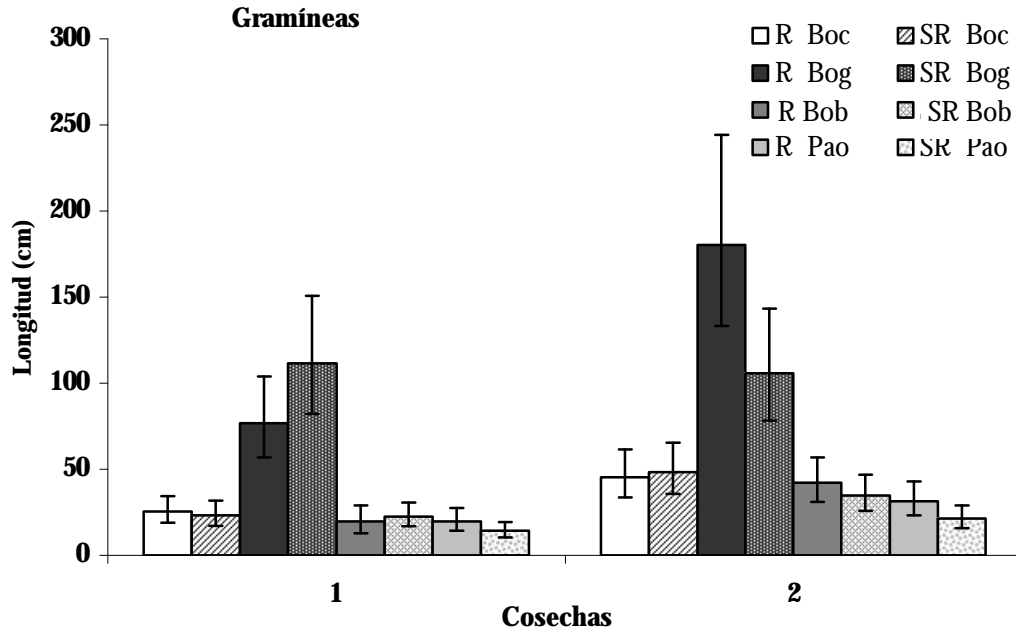
### Longitud de las raíces

Para los arbustos, cambió la longitud de las raíces por cosecha y especie (interacción cosecha x especie  $P < 0.01$ ; Figura 19; Anexo 6, Cuadro 4). En la cosecha 1, *C. eriophylla* mostró menor longitud de raíces que las especies *A. farnesiana* ( $P < 0.0003$ ), *A. schaffnerii* ( $P < 0.0001$ ) y *P. laevigata* ( $P < 0.0001$ ). En la cosecha 2, *A. schaffnerii* presentó mayor longitud de raíces que *A. farnesiana* ( $P < 0.005$ ) y que *C. eriophylla* ( $P < 0.001$ ), y *P. laevigata* mostró mayor longitud de raíces que *A. farnesiana* ( $P < 0.05$ ) y que *C. eriophylla* ( $P < 0.01$ ) (Interacción cosecha x especie  $P < 0.01$ ; Anexo 6, Cuadro 4). Entre las cosechas 1 y 2, solamente *C. eriophylla* aumentó la longitud de las raíces ( $P < 0.02$ ), las demás especies no la modificaron.



**Figura 19.** Promedios (Ls means retransformadas;  $\pm$  error estándar) de la longitud de las raíces para todas las especies en el grupo funcional de los arbustos en los dos tratamientos, para las dos cosechas. R= riego (control); SR= sequía-riego. Acf= *Acacia farnesiana*; Acs= *A. schaffneri*; Cae= *Calliandra eryophylla* y Prl= *Prosopis laevigata*. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].

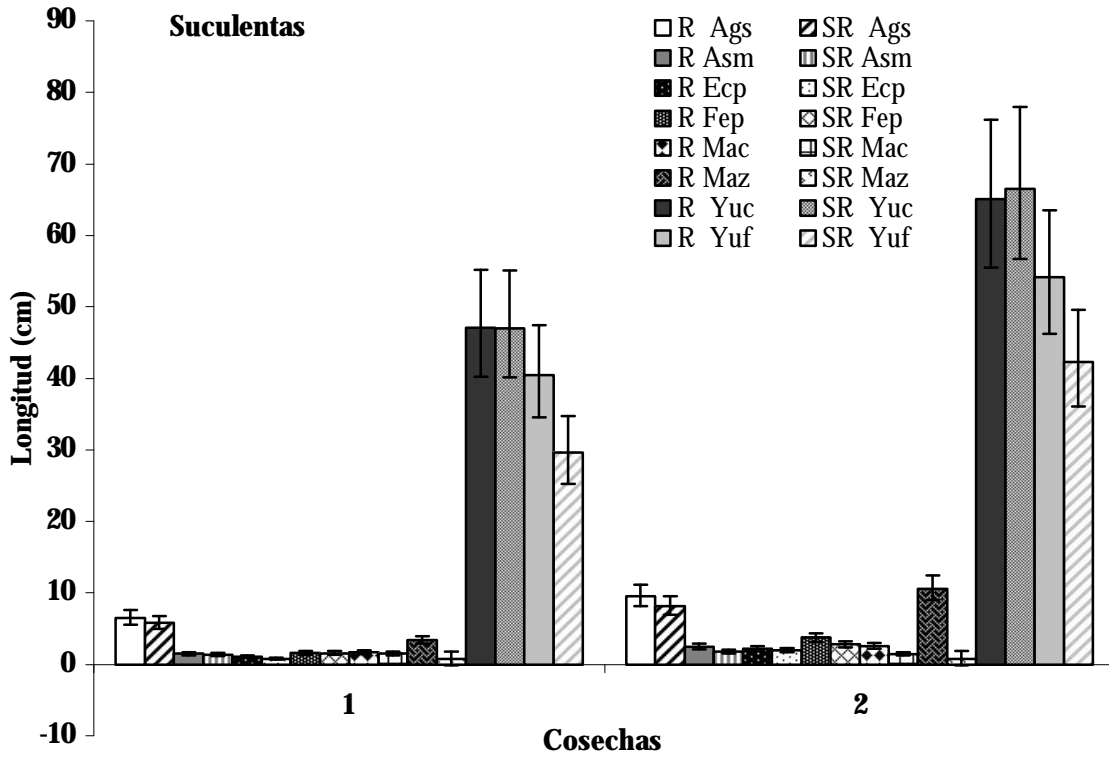
Para las gramíneas (Figura 20), la longitud de raíces fue mayor en *B. gracilis* que en las otras tres especies ( $P < 0.0001$ ). Además, la longitud de raíces fue mayor en la cosecha 2 que en la cosecha 1 (factores principales especie;  $P < 0.0001$ , y cosecha;  $P < 0.002$ ; Anexo 6, Cuadro 4). El tratamiento SR no cambió la longitud de las raíces en las gramínea ( $P > 0.05$ ).



**Figura 20.** Promedios (Ls means retransformadas  $\pm$  error estándar) de la longitud de raíces de las gramíneas en los tratamientos sequía-riego y riego, para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Boc = *Bouteloua curtipendula*; Bog = *B. gracilis*; Bob = *Bothriochloa barbinodes* y Pao = *Panicum obtusum*. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].

Para las suculentas (Figura 21), en la cosecha 1, no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ( $P > 0.05$ ); sin embargo, en la cosecha 2 sí se encontró mayor longitud de raíces en el tratamiento de riego ( $P < 0.003$ ; interacción cosecha x tratamiento;  $P < 0.05$ ; Anexo 6, Cuadro 4). Se encontró mayor longitud de raíces en la cosecha 2 que en la cosecha 1 (factor principal cosecha,  $P < 0.0001$ , Anexo 6, Cuadro 4), así como también en el tratamiento de R comparado con el de SR (factor principal tratamiento  $P < 0.003$ ; Anexo 6, Cuadro 4). Al analizar entre especies (factor principal especie;  $P < 0.0001$ ; Anexo 6, Cuadro 4), se encontró que *Y. carnerosana* y *Y. filifera* presentaron raíces con mayor longitud que las demás especies (todas las comparaciones con  $P < 0.0001$ ) sin haber diferencias significativas entre ambas especies de *Yucca* ( $P > 0.05$ ), tanto en la cosecha 1 como en la cosecha 2 (todas las comparaciones con  $P < 0.0001$ ; interacción cosecha x especie,  $P < 0.05$ ). En la cosecha 1, *E. platyacanthus* presentó menor longitud de raíces que *F. pilosus* y *M. candida* ( $P < 0.04$ ). *A. salmiana* mostró mayor longitud de raíces que *A. myriostigma*, *E. platyacanthus*, *F. pilosus* y *M. candida* en las dos cosechas ( $P <$

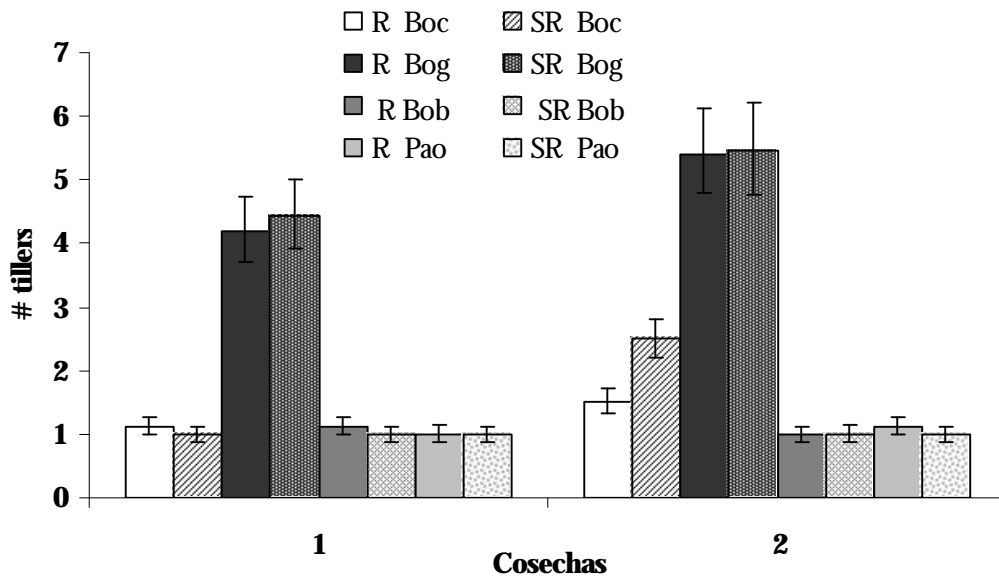
0.0001). También en las dos cosechas, *M. zephyrantoides* tuvo mayor longitud de raíces que *A. myriostigma*, *E. platyacanthus*, *F. pilosus* y *M. candida* ( $P < 0.0001$ ).



**Figura 21.** Promedios (Ls means retransformadas,  $\pm$  error estándar) de la longitud de las raíces de las suculentas en los tratamientos sequía-riego y riego, para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Ags = *Agave salmiana*; Asm = *Astrophium myriostigma*; Ecp = *Echinocactus platyacanthus*; Fep = *Ferocactus pilosus*; Mac = *Mammillaria candida*; Maz = *M. zephyrantoides*; Yuc = *Yucca carnerosana* y Yuf = *Yucca filifera*. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].

## Número de tillers

Se encontraron diferencias entre especies en las dos cosechas (interacción cosecha x especie,  $P < 0.002$ ; Anexo 6, Cuadro 5; Figura 22). En las cosechas 1 y 2, *B. gracilis* mostró mayor número de tillers que las especies *B. barbinodes*, *P. obtusum* y *B. curtipendula* ( $P < 0.0001$ ), además, en la cosecha 2, *B. curtipendula* tuvo mayor número de tillers que *B. barbinodes* y que *P. obtusum* ( $P < 0.0001$ ). De las especies, solamente *B. curtipendula* aumentó el número de tillers entre las cosechas 1 y 2 ( $P < 0.0001$ ). No se encontró un efecto significativo de los tratamientos R y SR sobre el número de tillers ( $P > 0.05$ ).



**Figura 22.** Promedios (Ls means retransformados;  $\pm$  error estándar) del número de tillers en las gramíneas en los tratamientos sequía-riego y riego, para las dos cosechas. R = riego (control); SR = sequía-riego. Boc = *Bouteloua curtipendula*; Bog = *B. gracilis*; Bob = *Bothriochloa barbinodes* y Pao = *Panicum obtusum*. Interacción cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional].

# 4 Discusión

La sequía es un factor clave en el establecimiento y la supervivencia de plántulas en ecosistemas desérticos (Nobel, 1988; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Ibáñez y Schupp, 2001; Flores y Jurado, 2003; Flores *et al.*, 2004). En este estudio, se examinaron las modificaciones fisiológicas y morfológicas de 16 especies típicas del desierto chihuahuense durante la fase de plántula, fase crítica de desarrollo. Se compararon plántulas de tres grupos funcionales: arbustos, gramíneas y suculentas. Todas las plántulas sobrevivieron a un tratamiento de 15 días de sequía (datos no mostrados). Así, es probable que la alta supervivencia de plántulas esté relacionada con los cambios fisiológicos y/o morfológicos expresados por cada grupo funcional como respuesta inmediata a un evento “extremo” de sequía que estas plántulas sufrieron por primera vez. Se ha sugerido que estos cambios morfofisiológicos ayudan a reducir la pérdida de agua, y/o a incrementar el acceso al agua para así aumentar la supervivencia de las plántulas a costo de reducir el crecimiento (Fernández y Reynolds, 2000). A continuación, se describen los patrones de respuesta para cada grupo funcional a un tratamiento alternado de sequía y riego, a través del cambio en la concentración de prolina tanto en tallos como en raíces, así como en las alteraciones en la asignación de biomasa en raíces y tallos y/o en la longitud de raíces

En general, para todos los grupos funcionales se observó una respuesta en el aumento en la concentración de prolina ante sequía, en los tallos y las raíces. Después de 15 días de sequía, todas las plántulas aumentaron la concentración de prolina principalmente en las raíces comparando con los tallos. En general, las plántulas exhiben cierta plasticidad cuando la sequía se ha interrumpido; es decir, cuando se ha reanudado el período de riego (15 días). Para los tallos de los tres grupos funcionales se observó una respuesta, incrementando la concentración de prolina cuando se sometieron a sequía, y disminuyó cuando se sometieron nuevamente a riego. En el caso de las raíces, se observó mayor concentración de prolina, y cuando las plántulas se sometieron a sequía aumentó al doble la concentración de prolina, disminuyendo cuando se sometieron a riego. Así, las raíces tienen la mayor concentración de prolina y es donde se observa la mayor respuesta ante sequía. Se han reportado concentraciones de prolina para plantas silvestres en tallos,

brotos y hojas, con valores bajo sequía que van de 1 – 50  $\mu\text{mol/g}$  de peso seco y bajo riego de 0.7 -20  $\mu\text{mol/g}$  de peso seco (Triechel *et al.*, 1984; Mohammed y Sen, 1990; Ain-Lhot *et al.*, 2001; Upadhyana y Panda, 2004); en el caso de las plantas cultivadas, cuando estas se encuentran bajo sequía los valores van de 0.53 – 1.6  $\mu\text{mol/g}$  de peso seco y bajo riego es de 0.56 – 0.65  $\mu\text{mol/g}$  peso seco (Verslues y Sharp, 1999; Raymond y Smirnoff, 2002; Sofo *et al.*, 2004; Claussen, 2005). En el caso de la concentración de prolina en raíces, en plantas cultivadas los valores reportados bajo sequía son de 0.73-0.44  $\mu\text{mol/g}$  de peso seco, y bajo riego son de 0.50 – 0.27 (Verslues y Sharp, 1999; Sofo *et al.*, 2004). Sin embargo, en estos trabajos no se hace comparación de la concentración de prolina entre los tallos y las raíces (Anexo 7), los valores de concentración de prolina en las raíces de nuestro trabajo son más altos, y es donde se presenta la mayor concentración de prolina.

### Arbustos

Los arbustos tienen la capacidad de establecerse tanto bajo otros arbustos como en espacios abiertos (Páez y Marco, 2000; Flores y Jurado, 2003), aún y cuando en espacios abiertos la sequía es más severa que bajo arbustos (Flores *et al.*, 2004). Para las especies de este grupo funcional se presentaron diferencias en cuanto a ajustes morfológicos ante la sequía.

En el caso de la respuesta fisiológica, a nivel de grupo funcional, no se observaron cambios en la concentración de prolina en tallos y raíces como respuesta a sequía en comparación con el tratamiento control. Solamente *P. laevigata* mostró un ligero aumento en la concentración de prolina en raíces y tallos, como respuesta a sequía (sin evidencia estadística). Se ha encontrado que individuos adultos de otras especies arbustivas de zonas desérticas concentran prolina como respuesta a sequía, aunque también se ha visto que otras especies no responden concentrando prolina debido a que poseen largos sistemas de raíces que pueden absorber agua del subsuelo, y por lo tanto es difícil determinar si son susceptibles de sequía (Batanouny y Obeid, 1981; Mohammed y Sen 1986; 1990; Ain-Lhout *et al.*, 2001; Xu *et al.*, 2002). En algunos arbustos de zonas desérticas (*i.e.* *Ammopiptanthus mongolicus*, Desierto de Asia media, China, Xu *et al.*, 2002), se ha observado que al estar bajo sequía disminuye su potencial hídrico y osmótico, se ha demostrado que la acumulación de



solutos (*i.e.* prolina) es un mecanismo fisiológico para reducir el daño y mantener el potencial hídrico para que no se deshidraten las células (Ain-Lhout *et al.*, 2001; Xu *et al.*, 2002), esto podría incrementar su tolerancia y por lo tanto aumentar su tasa de supervivencia.

Con respecto a modificaciones morfológicas, los arbustos no mostraron mucha plasticidad durante el tratamiento de sequía-riego; en este caso no se observaron diferencias entre los tratamientos, pero sí entre las especies. *Prosopis laevigata* mostró mayor biomasa en los tallos que las demás especies de arbustos, y *A. shaffneri* presentó mayor biomasa en raíces y mayor proporción R/T que las otras especies. La mayor longitud de raíces se observó en *P. laevigata* y *A. shaffneri*. Por lo tanto, en los arbustos no se observan cambios morfológicos y fisiológicos como respuesta ante sequía, esto podría deberse a que el tiempo de inducción de sequía fue muy corto, no siendo suficiente para obtener una respuesta; o también que durante este tiempo el contenido de agua en las macetas se mantuvo relativamente alto (el porcentaje de humedad en las macetas fue de 36% durante el riego y de 27% en la sequía, Anexo 4). Se ha reportado que la proporción raíz:tallo (R/T) en plántulas de arbustos es de 0.5 cuando se encuentran bajo sequía (Flores, 2001; Perkins y Owens, 2003). En el caso de *A. shaffneri*, se observó alta proporción R/T, bajo riego fue de 1.5 y bajo sequía de 1.0. El pulso de agua después de la sequía causó que las plántulas asignaran el doble de biomasa a raíces que durante la sequía (Figura 16). Esto sugiere que las plántulas una vez expuestas a sequía modifican sus patrones de asignación de recursos y lo asignan con preferencia a las raíces. También las plántulas de *A. shaffneri* y *P. laevigata* desarrollaron mayor longitud de raíces que los otros arbustos; así, esto les puede permitir a las plantas maximizar la adquisición de recursos e incrementar su capacidad competitiva (Richards, 1984; Perkins y Owens, 2003).

### Gramíneas

En general, en este grupo funcional se observó la mayor concentración de prolina tanto en tallos como en raíces, con la mayor concentración en las raíces. Los tallos de las plántulas de *Bothriochloa barbinodes* presentaron alta concentración de prolina al inicio de los tratamientos –en la cosecha 0–; tal vez esto se deba a las condiciones iniciales del invernadero, en donde se presentaron altas temperaturas (máxima 44°C y mínima 24°C,

Anexo 1), lo cual pudo provocar mayor transpiración y por lo tanto un aumento en la concentración de prolina (Aspinall y Paleg, 1981; Barcenás-Argüello y Flores-Hernández, 2000; Flores-Hernández *et al.*, 2001). Sin embargo; esta respuesta no fue general para todas las especies, por lo que podría ser una característica inherente de *B. barbinodes*, o bien, que las plántulas de esta especie no estaban bien establecidas, ya que en la cosecha 2 no presentó este aumento en la concentración de prolina.

*Bouteloua curtipendula* y *P. obtusum* fueron las especies que respondieron al tratamiento de SR concentrando más prolina en los tallos (Figura 4), aunque este aumento no fue estadísticamente significativo. *Botriochloa barbinodes* mostró la mayor concentración de prolina en las raíces; sin embargo, esta respuesta no estuvo relacionada con la sequía, por lo que aparentemente es una característica de la especie. Para plántulas y plantas adultas de otras especies de gramíneas se ha reportado que al disminuir la humedad del suelo, aumenta la concentración de prolina en el tejido (planta completa), y que la concentración de prolina incrementa en algunas especies porque es más rápida la biosíntesis de prolina que la de otros precursores (Bokhari y Trent, 1985).

En general, *B. curtipendula*, *P. obtusum* y *B. barbinodes* se comportaron de manera similar en cuanto al crecimiento y a la respuesta ante sequía, pero *B. gracilis* desarrolló características muy distintas. *Bouteloua gracilis* mostró la más baja concentración de prolina en las raíces y en los tallos, sin y con disponibilidad de agua. Sin embargo *B. gracilis* fue la especie que presentó mayor biomasa en tallos y raíces (hasta 10 veces más), longitud de raíces, proporción R/T y número de tillers; esto no solo estuvo relacionado a sequía sino también a las características inherentes de esta especie. La combinación de estas características en *B. gracilis* son interesantes, porque sugieren que esta especie invierte a largo plazo, aumentando recursos para las raíces y tallos; y no tanto en una respuesta inmediata a sequía, como el aumento en la concentración de prolina. *B. gracilis* frecuentemente se establece en sitios perturbados, en donde la disponibilidad de agua es baja y por lo tanto es necesaria una alta proporción R/T para adquirir los recursos necesarios. *Bouteloua gracilis* tuvo una proporción en R/T de 0.8, independientemente de la sequía. En plántulas de gramíneas se ha reportado una proporción R/T de hasta 1.2 bajo condiciones de sequía severa (Fernández y Reynolds, 2000), por lo tanto *B. gracilis* mantuvo una proporción R/T más balanceada. Así, *B. gracilis* podría tener un “trade off” ya que no

responde con un aumento en la concentración de prolina pero si en sus caracteres morfológicos.

Debido a que *B. gracilis* es una especie dominante en los pastizales naturales de México, al parecer los rasgos morfológicos le dan competitividad con las otras gramíneas, aunque se tienen que establecer nuevos experimentos para verificarlo. Las gramíneas están frecuentemente sujetas a condiciones de pastoreo y de sequía por establecerse en lugares abiertos, por lo que han desarrollado mecanismos que les permiten tolerar condiciones de sequía (Wisnol, 1979; Money *et al.*, 1991; Fahnestock y Detling, 2000). La variación en la asignación de recursos de biomasa indican que *B. curtipendula*, *B. barbinodes* y *P. obtusum* fueron menos plásticas que *B. gracilis*, esto puede contribuir a limitar la distribución de estas especies cerca de arbustos o a zonas con mayor disponibilidad de humedad. Así las especies no pueden adquirir recursos suficientes a través de la producción de raíces para adquirir agua y nutrientes si se encuentran en un ambiente de sequía, pero pueden tener respuestas rápidas (fisiológicas).

La variación de humedad en el suelo no alteró la proporción R/T de *B. curtipendula*, *B. barbinodes* y *P. obtusum*. Esto implica que sus patrones de asignación son bastante rígidos y no les permite responder ante aclimatación por estímulos ambientales (Perkins y Owens, 2003). El que tengan patrones de asignación inflexibles puede restringir su distribución espacial, así estas no serían capaces de ajustar la asignación de biomasa para maximizar la asignación de recursos en respuesta a factores externos (Richards, 1984; Pierson *et al.*, 1990, Perkins y Owens, 2003). Aunque sus patrones de crecimiento les permitió sobrevivir.

### Suculentas

Al parecer, de los tres grupos funcionales, las suculentas parecen ser el grupo funcional más adaptado a sequía y por lo tanto no se esperaba modificación en su morfología y fisiología como en los arbustos y las gramíneas. En relación a ajustes fisiológicos, se observó que la concentración de prolina fue más alta en raíces que en tallos. Todas las especies, excepto las dos *Yucca* spp., aumentaron la concentración de prolina en raíces y tallos bajo sequía, aunque este dato no fue estadísticamente significativo. En el caso de plántulas de *A. salmiana*, Sánchez-Urdaneta *et al.* (2004) reportaron una mayor concentración de prolina ( $2.2 \mu\text{mol } 100 \text{ mg}^{-1}$  peso fresco) con sequía (-2.5 MPa) que con un

tratamiento de 0 MPa ( $1.6 \mu\text{mol } 100 \text{ mg}^{-1}$  fresco fresco). Existen reportes de individuos adultos de especies suculentas que acumulan prolina bajo sequía (Treichel *et al.*, 1984; Mohamed y Sen, 1986, 1990; Jia-qong *et al.* 1988; Rodríguez-Dorantes y García-Castañeda, 2003; Wong *et al.*, 2004). Sin embargo, se ha observado que no todas las plantas suculentas responden acumulando prolina en sus tejidos bajo condiciones de sequía y, por lo tanto, esta no siempre juega un papel importante como protección durante la sequía (Treichel *et al.*, 1984; Mohammed y Sen, 1990).

Es probable que estas distintas respuestas de las suculentas estén relacionadas con: i) la capacidad que tienen de retener agua en sus tejidos, lo cual les ayuda a soportar grandes períodos de sequía (Von Willert *et al.*, 1992); ii) que toleren la sequía por el tipo de metabolismo CAM que poseen, el cual les permite usar el agua de manera más eficiente (Nobel, 1988; Sayed, 1998; Black y Osmond, 2003); iii) que el transporte fotosintético de electrones y la actividad de la PEP´Casa (fosfoenol piruvato carboxilasa), componentes fundamentales de las reacciones fotoquímicas y bioquímicas, respectivamente, de la fotosíntesis, mantengan una gran proporción de su actividad original aún después de un período prolongado de sequía severa (Peña-Valdivia y Aguilar-Becerril, 1999); o bien, iv) que en plantas suculentas con hojas parcialmente suculentas, un cambio en la concentración de solutos en las células abren la posibilidad para una asignación simplástica directa del agua desde el parénquima de almacenamiento hacia el clorénquima (Von Willert *et al.*, 1992). Así, las suculentas pueden soportar un largo período de sequía y por esto no todas acumulan prolina en sus tejidos.

En cuanto a la morfología, la biomasa y la longitud de raíces, fueron generalmente bajas en las cactáceas, debido a su propia naturaleza de lento crecimiento. En general, como respuesta a sequía, la biomasa de tallos y de raíces de la mayoría de las especies disminuyó. La biomasa de las dos especies de *Yucca* fue mayor que las demás especies. La proporción R/T fue mayor para las especies de *Yucca* que para las otras especies, con relativamente mayor inversión en la producción de raíces que en tallos. Se ha observado en plántulas de suculentas, que la proporción R/T en condiciones de sequía va de 0.2 (Flores, 2001) hasta 0.9 (Ruedas *et al.*, 2000); en este caso, la proporción R/T para *Agave salmiana* fue de 0.1 y en las *Yuccas* entre 0.7-1.0. Para plantas adultas, se ha encontrado que tienen una proporción R/T de 0.15 o menos (Nobel y North, 1996; von Willert *et al.*, 1992); con excepción de *Euphorbia gummiifera*, la cual posee un valor alto de 0.88 (von Willert *et al.*, 1992). Estos

resultados, nos indican que no hay un patrón definido de proporción R/T en las suculentas, pues mientras algunas asignan más recursos a tallo otras lo asignan a la raíz.

Con respecto a la longitud de las raíces, en este grupo funcional se encontró que el efecto de sequía no se observó después de los 15 días de sequía, sino que hubo un efecto fue retrasado, ya que en la segunda cosecha, después 15 días de riego, se observó mayor longitud en las raíces de plántulas del tratamiento de R que en SR. Este comportamiento indica que las suculentas responden lentamente. Comparando entre especies, la longitud de raíces de las *Yuccas* fue mayor que en las otras especies (sin diferencia estadística).

La variación en la tolerancia a sequía de las especies es probable que esté relacionada con la distribución de las especies y el mantenimiento en la productividad de las zonas desérticas. Suding *et al.*, (2003) sugieren que la tolerancia a la sequía y la capacidad de colonización de las especies parecen estar ligadas a los patrones de abundancia. En este caso, las plántulas de las gramíneas generalmente colonizan lugares abiertos y, según los resultados obtenidos, siguen una estrategia oportunista (rápida y con grandes cambios en la concentración de prolina); en cambio, las plántulas de las suculentas se establecen mejor bajo la sombra de plantas nodriza (en donde hay mayor humedad), pero no varía la concentración de prolina entre tratamientos de sequía y riego. Finalmente, las plántulas de especies arbustivas colonizan tanto lugares abiertos como espacios bajo plantas nodriza, con un mejor control sobre sus variables fisiológicas, mostrando una estrategia más conservadora.

El mecanismo de tolerancia a sequía en las especies parecería estar condicionado a varios factores, difícilmente se expresa en un solo parámetro. Por lo tanto; los resultados obtenidos en el presente trabajo, deben ser tomados como respuesta de que en cada grupo funcional se estudió la capacidad de las plantas para acumular prolina y algunas respuestas morfológicas bajo condiciones de sequía, y no como una respuesta de tolerancia a sequía, hasta que otros parámetros sean estudiados. Son necesarios trabajos sobre la plasticidad de las plantas silvestres, tanto adultas como de plántulas, entre diferentes grupos funcionales en ambientes áridos y semiáridos, para entender como sus características morfológicas y fisiológicas pueden influir en la distribución y en los patrones de abundancia encontrados en la naturaleza. Las respuestas fisiológicas y morfológicas podrían ser respuestas adaptativas simultáneas en el tiempo o mecanismos complementarios más que alternativos, que les permiten a las plántulas responder bajo condiciones de sequía.

# 5 Conclusiones

La capacidad de aumentar la concentración de prolina como respuesta a sequía, difirió entre los grupos funcionales, dependiendo del tipo de tejido. Los datos indican que el agua disponible y en consecuencia la sequía controla la concentración de prolina en los tejidos de las plántulas.

Las gramíneas presentaron mayor concentración de prolina en los dos tipos de tejido que los otros grupos funcionales. En las raíces, las suculentas presentaron mayor cantidad de prolina que los arbustos; en cambio, en los tallos, los arbustos presentaron mayor cantidad de prolina que las suculentas.

La proporción R/T de los distintos grupos funcionales no fue afectada por los tratamientos de riego y sequía-riego. En general, los arbustos mostraron mayor proporción R/T que las gramíneas y las suculentas, y no hubo diferencias entre estos dos últimos grupos funcionales.

Los arbustos no invierten tanto en producir prolina durante la sequía, posiblemente porque asignan más recursos a la estructura en raíces. Las gramíneas están frecuentemente sujetas a condiciones de pastoreo y de sequía por establecerse en lugares abiertos, por lo cual han desarrollado mecanismos de respuesta rápida, invirtiendo en un aumento en la concentración de prolina en sus tejidos. Las suculentas con sus tejidos de tallo hidratados pueden soportar grandes períodos de sequía y, por lo tanto, no cambian la concentración de prolina cuando se encuentran bajo este tratamiento sequía. Sin embargo; en las raíces de dos de las especies (*A. salmiana* y *E. platyacanthus*) se mostró mayor concentración de prolina bajo sequía.

La plasticidad en la asignación de recursos les permite a las plántulas maximizar la asignación de recursos e incrementar su capacidad competitiva. Los arbustos y las gramíneas tienen la capacidad de alterar los patrones de asignación en respuesta a sequía. Algunas especies, como *Bouteloua gracilis* y *Yucca* spp., invierten más en biomasa y longitud de raíces, que en producción de prolina.

Las especies típicas del Altiplano muestran alta plasticidad en características morfológicas y fisiológicas a condiciones de sequía, lo cual les permite establecerse en microhábitats con condiciones adversas.

La capacidad de respuesta de las plantas ante sequía depende de la especie, de la etapa vegetativa de la planta y de las condiciones hídricas del hábitat. En algunas plantas silvestres de zonas áridas se ha observado que la prolina no necesariamente es un indicador de estrés, ya que prolina puede estar ausente en muchas de las especies que están bien adaptadas a condiciones del desierto y esto probablemente sea por sus mecanismos fisiológicos y morfológicos de adaptación a sequía.

# 6 Bibliografía

- Ain-Lhout F, Zunzunegui M, Díaz-Barradas MC, Tirado R, Clavijo A, García Novo F.** 2001. Comparison of Proline Accumulation in Two Mediterranean Shrubs Subjected to Natural and Experimental Water Deficit. *Plant and Soil* 230: 175-183.
- Aspinall, D. y L.G. Paleg.** 1981. Proline Accumulation: Physiological Aspects. In: **Paleg, L.G. y D. Aspinall** (Eds.). *Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants*. Australia, Academic Press. Pp. 205-241.
- Barcenas-Argüello, M.C. y A. Flores-Hernández.** 2000. Acumulación de prolina en raíces de dos cultivos de nopal (*Opuntia* spp) bajo tensión por calor. *Revista Chapingo, Serie Zonas Áridas*. 1: 7 – 12.
- Batanouny, K.H. y M.M. Ebeid.** 1981. Diurnal changes in proline content of desert plants. *Oecologia* 51: 250-252.
- Black, C.C. y C.B. Osmond.** 2003. Crassulacean acid metabolism photosynthesis: “working the night shift”. *Photosynthesis Research*, 76: 329-341.
- Blum, A. y A. Ebercon.** 1976. Genotypic Responses in Sorghum to Drought Stress. III. Free Proline Accumulation and Drought resistance. *Crop Science*. 16:428-431.
- Bokhari, U.G. y J.D. Trent.** 1985. Proline concentrations in water stressed grasses. *Journal of Range Management* 38: 37-38.
- Cain, M. L., D. Dudle y J.P. Evans.** 1996. Spatial models of foraging in clonal plant species. 75. 933-944.
- Caldwell, M. M. 1994.** Exploiting nutrients in fertile soil microsites. **En: Demer, J.D. y D.D. Briske.** 1999. Does a tradeoff exist between morphological and physiological root plasticity? A comparison of grass growth forms. *Acta Oecologica*. 20(5). 519-526.
- Caldwell, M.M., J.H. Manwaring y R.B Jackson.** 1991. Exploitation of phosphate from fertile soil microsites by three Great Basin perennials when in competition. *Funct. Ecol.* 5. 757-764.



- Cavaliere, A.J. y H.C. Huang.** 1979. Evaluation of Proline accumulation in the Adaptation of Diverse Species of Marsh Halophytes to the Saline Environment. *American Journal of Botany*. 66:307-312.
- Challenger, A.** 1998. Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro. CONABIO. Instituto de Ecología. Agrupación Sierra Madre, A.C.
- Claussen W.** 2005. Proline as a measure of stress in tomato plants. *Plant Science* 168: 241-248.
- Coleman, J.S, K.D.M McConnaughy y D.D Ackerly.** 1994. Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology and Evolution*. 9:187-191.
- Crick, J.C. y J.P. Grime.** 1987. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytol.* 107. 403-414.
- Demer, J.D. y D.D. Briske.** 1999. Does a tradeoff exist between morphological and physiological root plasticity? A comparison of grass growth forms. *Acta Oecologica*. 20(5). 519-526.
- Fahnestock, J.T. y J.K. Detling.** 2000. Morphological and physiological responses of perennial grasses to long-term grazing in the Pryor Mountains, Montana. *American Midland Naturalist*, 143: 312-320.
- Fenner, M.** 2000. Seed: The Ecology of Regeneration in Plant Communities. 2º Edition.
- Fernandez R. J. y J. F. Reynolds.** 2000. Potential growth and drought tolerance of eight desert grasses: lack of a trade off?. *Oecologia*. 123. 90-98.
- Flores-Hernández, A., B. Murillo-Amador, J.L. García-Hernández y H.C. Fraga-Palomino.** 2001. Concentración de prolina en brotes de cultivares de nopal (*Opuntia megacantha*) sometidos a estrés por calor. *Phyton*. 15-24.
- Flores, J.** 2001. Dinámica del establecimiento de plántulas del desierto de Tehuacan, México Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, Xalapa, Ver., México
- Flores, J. y E. Jurado.** 2003. Are Nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments?. *Journal of Vegetation Science*. 14: 911-916.
- Flores, J., O. Briones, A. Flores y S. Sánchez-Colón.** 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments*, 58: 1-18.

- Geiger, D. R. y Servatius, J. C.** 1991. Carbon allocation and response to stress. Capítulo 5. En: **Mooney, H. A., W.E. Winner y E. J. Pell.** 1991. Response of Plants to Multiple Stresses. Academic Press, Inc.
- Grime, J.P.** 1994. The role of plasticity in exploiting environmental heterogeneity. En: **Derner, J.D. y D.D. Briske.** 1999. Does a tradeoff exist between morphological and physiological root plasticity? A comparison of grass growth forms, *Acta Oecologica*. 20(5). 519-526.
- Grubb, P.J.** 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*. 52: 107-145.
- Handa, S., A.K Handa, P.M. Hasegawa y R.A. Bressan.** 1986. Proline accumulation and the adaptation of cultured plant cells to water stress. *Plant Physiology*. 80:935-945.
- Hare, P.D. y W. A. Cress.** 1997. Metabolic Implications of Stress-Induced Proline Accumulation in Plants. *Plant Growth Regulation*. 21: 79-102
- Hare, P.D., W.A. Cress y J. Van Staden.** 1998. Dissecting the Roles of Osmolyte Accumulation During Stress. *Plant, Cell and Environment*. 21: 535-553.
- Harper, J.L.** 1977. Population Biology of Plants. En: **Perkins, S.R. y M.K. Owens.** 2003. Growth and biomass allocation of shrub and grass seedlings in response to predicted changes in precipitation seasonally. *Plant Ecology*. 168: 107-120.
- Hutchings, M. J. y H. de Kroon.** 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Adv. Ecol. Res.* 25. 159-238.
- Ibáñez, I. y E. W. Schupp.** 2001. Positive and negative interactions between environmental conditions affecting *Cercocarpus ledifolius* seedlings survival. *Oecologia* 129: 543-550.
- INEGI.** 2002. Síntesis de Información Geográfica del Estado de San Luis Potosí. México.
- Jackson R.B., J. H. Manwaring y M.M. Caldwell.** 1990. Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature*. 344. 58-60.
- Jackson R.B. y M.M. Caldwell.** 1996. Integrating resource heterogeneity and plant plasticity: modeling nitrate and phosphate uptake in a patch soil environment. *J. Ecol.* 84. 891-903.
- Jackson, R.B., W.T. Pockman y W.A. Hoffmann.** 1999. The structure and function of root systems. En: **Derner, J.D. y D.D. Briske.** 1999. Does a tradeoff exist between

- morphological and physiological root plasticity? A comparison of grass growth forms, *Acta Oecologica*. 20(5). 519-526.
- Jia-qong, L., L. Zhi-jian, P. Jia-chun, L. Xin-min y Z. Si-di.** 1988. Comparative studies on relationships between proline accumulation and photosynthesis, respiration and chlorophyll content of some plant species in the middle part of the desert zone in China. *Acta Botanica Sinica* 30: 85-95.
- Jones, H. G.** 1994. *Plants and Microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology.* Second edition. Cambridge. University press.
- Kitzberger, T., Steinaker, D.F. y T.T. Veblen.** 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology*. 81: 1914-1924.
- Lamberts, H., F.S. Chapin III y T. H. Pons.** 1998. *Plant Physiological Ecology.* Springer-Verlag. New York. Pp. 362.
- Maiale, S., D.H. Sánchez, A. Guirado, A. Vidal y O.A. Ruiz.** 2004. Spermine accumulation under salt stress. *Journal of Plant Physiology*. 161. 35-42.
- Martínez, C.A. y U. Moreno.** 1992. Expresiones fisiológicas de resistencia a la sequía en dos variedades de papa sometida a estrés hídrico. *Revista Brasileira do Fisiologia Vegetal*. 4(31): 33-38.
- Mayer A. M y A. Poljakoff-Mayber.** 1975. *The Germination of Seeds.* Pergamon Press. Oxford. 192 pp.
- Mohammed, S. y D. N. Sen.** 1986. Proline Accumulation in Arid Zone Plants. *Journal of Arid Environments*. 13. 231-236.
- Mohammed, S. y D. N. Sen.** 1990. Environmental Changes and Proline Content in Some Desert Plants. *Journal of Arid Environments*. 19. 241-243.
- Mooney, H. A., W.E. Winner y E. J. Pell.** 1991. *Response of Plants to Multiple Stresses.* Academic Press, Inc.
- Neilson, R. P. G.A. King y G. Koerper.** 1992. Toward a rule based biome model. *Landscape Ecology* 7: 27-43.
- Nobel, P.** 1988. *Environmental Biology of agaves and caci.* Cambridge University Press. New York.
- Nobel, P.S. y G.B. North.** 1996. Features of roots of CAM plants. 266-280. **En:** Winter y Smith (Eds). *Crassulacean acid metabolism. Biochemistry, Ecophysiology and Evolution.* Series: Ecological Studies. Vol. 114. Berlin, Springer. pp 449.

- Otieno, D. O., J. I. Kinyamario y T. Omendra.** 2001. Growth features of *Acacia tortilis* and *Acacia xanthophlea* seedlings and their response to cyclic soil drought stress. African Journal of Ecology 39(2): 126-132.
- Páez, S.A. y D.E. Marco.** 2000. Seedling habitat structure in dry Chaco forest (Argentina). Journal of Arid Environments 46: 57-68.
- Patil, S., Y. Panchal y K. Janardhan.** 1984. Effect of short term moisture stress on free proline and relative water content in different plant parts of maize genotypes. Indian Journal of Plant Physiol. 4:322-327.
- Pearcy, R.W. J. Ehleringer, H.A. Money y R.W. Rundel.** 2000. Plant Physiological Ecology. Field Methods and Instrumentation. Kluwer Academic Publishers. Netherlands.
- Peña-Valdivia, C.B. y G. Aguilar-Becenil,** 1999. Respuestas bioquímicas-fisiológicas de *Opuntia ficus-indica* (L.) Millar (Cactaceae) a la sequía. Quaderni di Botanica Ambientale e Applicata, 10: 97-103.
- Pierson, E.A., R.N. Mack y R.A. Black.** 1990. The effect of shading on photosynthesis, growth, and regrowth following defoliation for *Bromus tectorum*. Oecologia 84. 534-543.
- Perkins, S.R. y M.K. Owens.** 2003. Growth and biomass allocation of shrub and grass seedlings in response to predicted changes in precipitation seasonally. Plant Ecology. 168: 107-120.
- Raymond, M.J. y N. Smirnov.** 2002. Proline metabolism and transport in maize seedlings at low water potential. Annals of Botany. 89: 813 - 823.
- Reigosa, M. J.** 2001. Handbook of Plant Ecophysiology Techniques. Kluwer Academic Publishers.
- Richards, J. H. 1984.** Root growth response to defoliation in two Agropyron bunchgrasses: field observations with an improved root periscope. Oecologia. 64: 21-25.
- Robinson, M.D.** 2004. Growth and abundance of desert annuals in an arid woodland in Oman. Plant Ecology. 174:137 – 145.
- Rodríguez-Dorantes A.M. y M.T. García-Castañeda.** 2003. Análisis bioquímico y fisiológico de *Fouquieria splendens* ssp. *breviflora* bajo la acción de agentes de estrés hídrico. Polibotánica 16: 49-62.

- Ruedas, M., T. Valverde y S. Castillo Arguello.** 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plantas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. Bol Soc. Bot. Mex. 66:25-35.
- Rzedowski, J.** 1978. Vegetación de México. México. Limusa.
- Sánchez-Urdaneta, A., Peña-Valdivia, C.B., Aguirre, J.R., Trejo, C.** 2004. Efectos del potencial de agua en el crecimiento radical de plántulas de *Agave salmiana* Otto ex Salm-Dick. Interciencia 29: 626-631.
- SAS Institute Inc.** 1988. SAS/STAT. Release. 6.03 Edition. SAS Institute Inc. Cary, N.C.
- Sayed, O.H.** 1998. Phenomorphology and ecophysiology of desert succulents in eastern Arabia. Journal of Arid Environments 40: 177-189.
- SigmaScan Pro 5.** 1997. Image analysis software. SigmaScan Pro. SYSTAT Software Inc.
- Smith, T.M., H.H. Shugart y F.I. Woodward.** 1998. Plant Functional Types. Cambridge University Press.
- Sofa, A., B. Dichio, C. Xiloyannis y A. Masia.** 2004. Lipoxygenase activity and proline accumulation in leaves and roots of olive trees in response in drought stress. Physiologia Plantarum. 121:58-65
- Suding, K.N., A.E. Goldberg y K.M. Hartman.** 2003. Relationships among species traits: separating levels of response and identifying linkages to abundance. Ecology. 84: 1 - 16.
- Tielbörger, K. y R. Kadmon.** 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. Ecology. 81: 1544-1553.
- Treichel S, Brinckmann E, Scheitler B, von Willert DJ.** 1984. Occurrence and changes of proline content in plants in the southern Namib Desert in relation to increasing and decreasing drought. Planta, 162: 236-242.
- Upadhyaya, H. y S.K. Panda.** 2004. Responses of *Camellia sinensis* to drought and rehydration. Biologia Plantarum, 48: 597-600.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra.** 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. Journal of Ecology. 9: 961-971.
- Vilela, A.E. y D.A. Ravetta,** 2001. The effect of seed scarification and soil media on germination, growth, storage, and survival of seedlings of five species of *Prosopis* L. (Mimosaceae). Journal of Arid Environments, 48: 171-184.

- Verslues, P. y R.E. Sharp.** 1999. Proline accumulation in Maize (*Zea mays* L.) primary roots at low waters potentials. II. Metabolic source of increased proline deposition in the elongation zone. *Plant physiology*. 119. 1349-1360.
- Von Willert, D. J. B. M. Eller, M.J. Werger, E. Brinckmann y H.D. Ihlenfeldt.** 1992. Life Strategies of succulents in deserts. With special reference to the Namib desert. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press.
- Weltzin J.F. S.R. Archer y R.K. Heitschmidt.** 1998. Defoliation and woody plant (*Prosopis glandulosa*) seedling regeneration: potential vs realized herbivory tolerance. *Plant Ecology*. 138. 127-135.
- Whitford, W.** 2002. Ecology of Desert System. Academic Press.
- WinRhizo.** 2003. Basic, Reg & Pro. Manual for washed root measurement. Régent Instruments Inc. August 1<sup>st</sup> 2003.
- Wisiol, K.** 1979. Clipping of water-stressed blue grama affects proline accumulation and productivity. *Journal of Range Management*. 32(3).194-195.
- Wong, S., C. Won, Y. Won, H. Chen, Z. Zhou, H. Fu y R.E. Sosebee.** 2004. The characteristics of Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> and free proline distribution in several drought-resistant plants of the Alxa desert, China. *Journal of Arid Environments*, 56: 525-539.
- Xie, H.S. A.I. Hsiao y W.A. Quick.** 1997. Influence of drought on graminicide phytotoxicity in wild oat (*Avena fatua*) growth under difference temperature and humidity conditions. *Journal of Plant Growth Physiology*. 24: 617-622.
- Xu, S., L. An, H. Feng, X. Wang y X. Li.** 2002. The seasonal effects of water stress on *Ammopiptanthus mongolicus* in a desert environment. *Journal of Arid Environments*.51:437-447
- Yokota, S. 2003.** Relationship between salt tolerance and proline accumulation in Australian acacia species. *J. For. Res.* 8:89-93.

**Anexo 1.** Especies que corresponden a cada grupo funcional

<b>Especies</b>	<b>Grupo Funcional</b>	<b>Sitio de crecimiento</b>	<b>Tipo de Vegetación</b>
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	Arbustiva	Crece en el ecotono con el matorral desértico y el submontano, crece sobre suelos someros, pedregosos, en laderas y pie de monte; asociada a <i>Prosopis</i> o <i>Larrea</i>	Matorral desértico micrófilo, Matorral crasicaule, Pastizales
<i>Acacia schaffneri</i> (S. Watson) F.J. Herm	Arbustiva	Laderas de cerros riolíticos o basálticos y abanicos aluviales en la base de los cerros. Está asociado a <i>Prosopis</i> , <i>Yucca filifera</i> , <i>Opuntia</i> , <i>Mimosa</i> y <i>Larrea</i>	Matorral desértico micrófilo, Matorral crasicaule
<i>Calliandra eryophylla</i> Benth.	Arbustiva	Laderas abiertas, en arenas lixiviadas, y en laderas a menos de 5000 pies, pueden ser abundantes en suelos secos, rocas y laderas arenosas entre 1000 y 5000 pies de elevación.	Matorral desértico micrófilo, Matorral crasicaule, Matorral desértico rosetófilo, Pastizal
<i>Prosopis laevigata</i> (Willd.) M. C. Johnst.	Arbustiva	Crece en las vegas de los ríos y en los valles de suelo profundo, o en lugares con capas freáticas altas; así como en terrenos planos con poca inclinación.	Matorral desértico micrófilo, Matorral crasicaule, Pastizales
<i>Bothriochloa barbinodes</i> Lag.	Gramínea	Crece en sitios de poca humedad y poco drenados, asociado a arbustos, y generalmente se encuentra en espacios abiertos	Pastizal mediano abierto
<i>Bouteloua curtipendula</i> (Michx.) Torr.	Gramínea	Debajo de arbustos, espacios abiertos. Está ampliamente distribuida por las planicies, praderas y bajas montañas.	Pastizal inducido, Matorral desértico rosetófilo, Matorral crasicaule
<i>Bouteloua gracilis</i> (Kunth) Lag. ex Steud var. <i>major</i> (Vasey ex L. H. Dewey) Beetle.	Gramínea	Debajo de arbustos, de <i>Opuntia</i> , espacios abiertos. Crece en laderas de poca inclinación, en mesetas o planicies, valles, bancos aluviales y en zonas drenadas.	Pastizal natural, Matorral crasicaule
<i>Panicum obtusum</i> HBK.	Gramínea	Debajo de arbustos, de <i>Prosopis</i> , espacios abiertos, lugares húmedos	Pastizal inducido
<i>Agave salmiana</i> Otto ex Salm.-Dyck	Suculenta	Preferencia por laderas con suelos derivados de rocas volcánicas, y abanicos aluviales,	Matorral crasicaule, Matorral desértico rosetófilo, Matorral

		crece sobre suelos someros, pedregosos, en laderas y pie de monte; asociada a <i>Prosopis</i> , <i>Mimosa</i> , <i>Opuntia</i> y <i>Larrea</i>	desértico micrófilo,
<i>Astrophytum myriostigma</i> Lemaire	Suculenta	Asociado a <i>Larrea</i> y <i>Prosopis</i>	Matorral desértico rosetófilo, Matorral desértico micrófilo
<i>Echinocactus platyacanthus</i> Link & Otto	Suculenta	Crece en las laderas de los cerros Asociado a <i>Acacia</i> y <i>Mimosa</i> .	Matorral desértico micrófilo, Matorral desértico rosetófilo
<i>Ferocactus pilosus</i> (Galeotti) Werderm.	Suculenta	Suelos calizos aluviales, en las faldas de los cerros y planicies, asociado a <i>Larrea</i> , <i>Agave</i> , <i>Hechtia</i> y <i>Yucca</i> , se pueden establecer entre las rocas.	Matorral desértico micrófilo, Matorral desértico rosetófilo, Pastizales
<i>Mammillaria candida</i> Scheidweiler.	Suculenta	Se pueden establecer en grietas y debajo de arbustos, en suelos calizo o aluviales tanto en los cerros como en planicies, y suelos rocosos	Matorral desértico micrófilo, Matorral desértico rosetófilo
<i>Mammillaria zephyrantoides</i> Scheidweiler.	Suculenta	Se pueden establecer en grietas y debajo de arbustos	Matorral desértico micrófilo, Matorral desértico rosetófilo
<i>Yucca carnerosana</i> (Trel.) McKelvey	Suculenta	Asociados a <i>Prosopis</i> , <i>Acacia</i> , <i>Larrea</i> , <i>Echinocereus sp.</i> , <i>Opuntia</i> . Ocupa laderas de pendientes suaves o fuertes, con suelos pedregosos, calizos, con altitudes entre 1000 y 2000 msnm, pendientes aluviales., <i>Echinocereus sp.</i> , y otras cactáceas; sobre suelo limoso y con roca caliza, entre los 1000-1850 m snm.	Matorral desértico rosetófilo, Matorral desértico micrófilo, , Matorral crasicaule, Pastizal
<i>Yucca filifera</i> Chabaud	Suculenta	Asociada a <i>Prosopis</i> , <i>Acacia</i> , <i>Larrea</i> , <i>Opuntia</i> crece en las partes altas y medias de las laderas, en planicies con suelos profundos, bien drenados o con drenaje suficiente (cuencas endorreicas) con altitudes entre 500 y 2000 msnm	Matorral desértico rosetófilo, Matorral desértico micrófilo, Matorral crasicaule, Pastizal

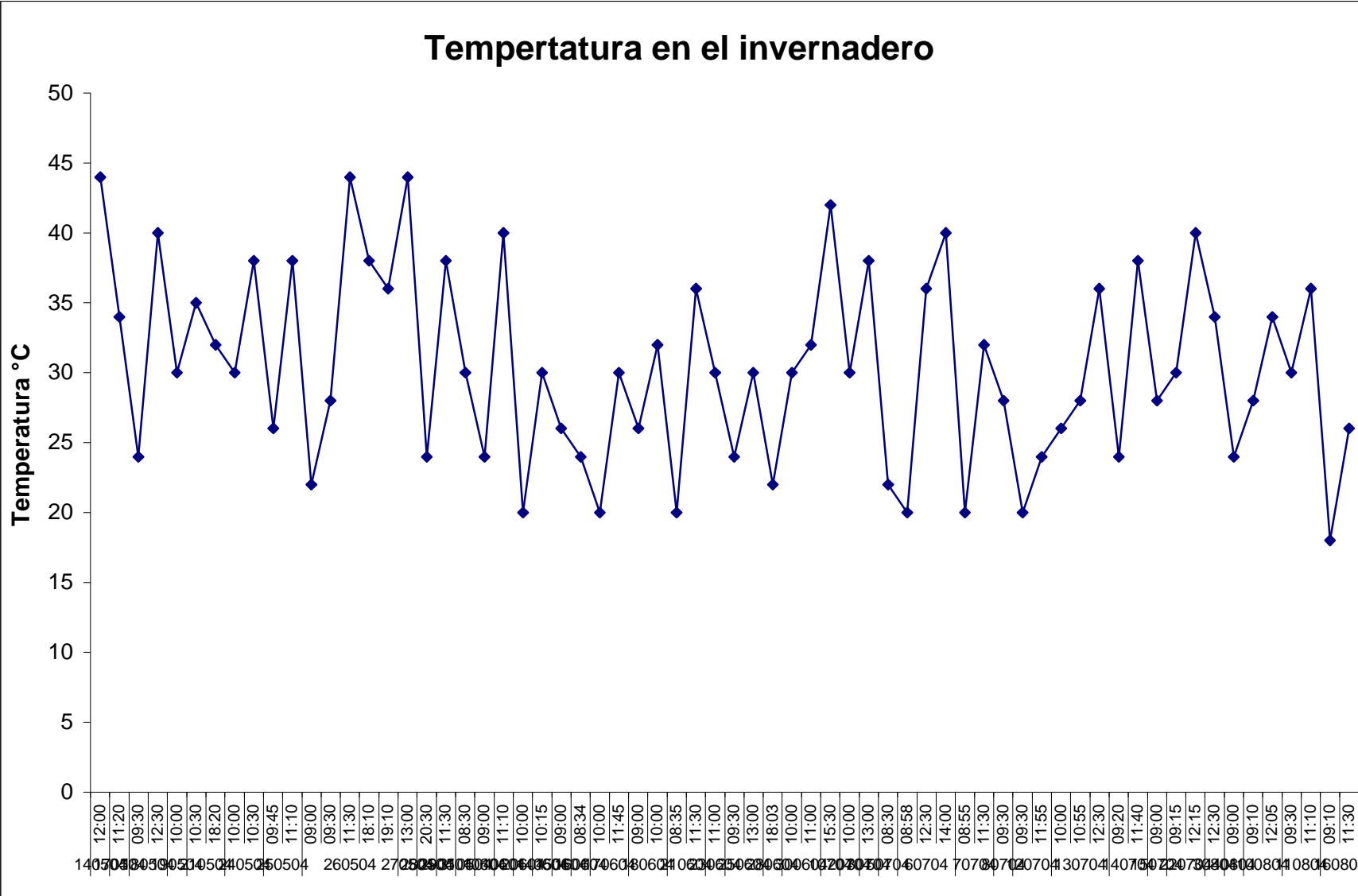


La colecta de semillas se realizó en los meses de abril a mayo del 2003, en distintos sitios del altiplano potosino, las especies colectadas fueron *Acacia shaffneri*, *Prosopis laevigata*, *Bouteloua gracilis*, *Echinocactus platyacanthus* y *Yucca filifera*. Las semillas de las especies de suculentas *Astrophytum myriostigma*, *Ferocactus pilosus*, *Mammillaria candida* y *Mammillaria zephyranthoides*, fueron compradas en el banco de germoplasma del Campo Experimental Palma de la Cruz, del INIFAP; y *Bothriochloa barbinodes*, *Bouteloua curtipendula*, *Panicum obtusum*, *Acacia farnesiana*, *Calliandra eriophylla*, *Yucca fillifera* y *Agave salmiana* fueron donadas por el Instituto de Investigación de Zonas Desérticas de la UASLP.

## Anexo 2. Datos de colecta de las especies estudiadas

Especie	Fuente	Colectas	Sitio de colecta
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	Donada	2002	Zonas Desérticas, UASLP
<i>A. shaffneri</i> (S. Watson) F.J. Herm	Campo y donada	Agosto 2003. Donada: 1998	Ojuelos, Salinas, SLP, y Pinos, Zac.
<i>Calliandra eryophylla</i> Benth.	Donada	2002	INIFAP
<i>Prosopis laevigata</i> (Willd.) M. C. Johnst.	Campo y Donada	Campo: 030703, Donadas: 1998	Palma de la Cruz, SLP. Zonas Desérticas, UASLP
<i>Bothriochloa barbinodes</i> Lag.	Donada	2001	Zonas Desérticas, UASLP
<i>Bouteloua curtipendula</i> (Michx.) Torr.	Donada	2002	Zonas Desérticas, UASLP
<i>B. gracilis</i> (Kunth) Lag. ex Steud var. <i>major</i> (Vasey ex L. H. Dewey) Beetle.	Campo	Dic 2003, Marzo, 2004	Ojuelos, SLP
<i>Panicum obtusum</i> HBK.	Donada	2002	Zonas Desérticas, UASLP
<i>Agave salmiana</i> Otto ex Salm.-Dyck	Donada	2003	Zonas Desérticas, UASLP. Mezquitic, SLP
<i>Astrophytum myriostigma</i> Lemaire	Comprada	Cosecha Abril, mayo, 03	INIFAP
<i>Echinocactus platyacanthus</i> Link & Otto	Campo	2002	Cadereyta, Qro
<i>Ferocactus pilosus</i> (Galeotti) Werderm.	Comprada	Cosecha junio 03. INIFAP #27	INIFAP
<i>Mammillaria candida</i> Scheidweiler.	Comprada	Cosecha junio 03. INIFAP #405	INIFAP
<i>M. zephyrantoides</i>	Comprada	Cosechas de oct 02, sept, nov, dic 03, enero 04. INIFAP #240	INIFAP
<i>Yucca carnerosana</i> (Trel.) McKelvey	Donada	2003	Zonas Desérticas, UASLP
<i>Y. filifera</i> Chabaud	Campo	Julio 2003	La Florida, Soledad; Pinos, Zac

**Anexo 3.** Temperatura en el invernadero durante el experimento



Prom            30.35  
 max            44  
 min            18

#### Anexo 4. Humedad del suelo.

Resultados del porcentaje de humedad del suelo durante cada cosecha. R =riego; RSR = riego-sequia-riego; Acf = *Acacia farnesiana*; Acs = *A. shaffneri*; Cae = *Calliandra eriophylla*; Prl = *Prosopis laevigata*; Boc = *Bouteloua curtipendula*; Bog = *B. gracilis*; Bob = *Bothriochloa barbinodes*; Pao = *Panicum obtusum*; Yuc = *Yucca carnerosana*; Yuf = *Y. filifera*. 0 = cosecha inicial (riego), 1 = primera cosecha (sequia), 2 = segunda cosecha (riego).

Grupo funcional	Tratamiento	Cosecha (día 0)			Cosecha (día 15)			Cosecha (día 30)		
		0	1	2	0	1	2	0	1	2
<b>Arbustos</b>										
Acf	R	27	-	-	23.66	30.83	-	24.33	42.71	47.55
	SR	30.17	-	-	24.33	12.08	-	23.17	15.06	37.89
Acs	R	-	-	-	-	47	-	-	40	49
	SR	-	-	-	-	8.77	-	-	19.5	33.39
Cae	R	35.83	-	-	42.33	42.22	-	37.33	47.5	46.94
	SR	33	-	-	37.5	16.25	-	32.83	20.44	37.91
Prl	R	-	-	-	-	38.4	-	-	36.43	38.94
	SR	-	-	-	-	7.66	-	-	6.94	26.55
<b>Gramíneas</b>										
Boc	R	36.67	-	-	32.83	32.28	-	30.833	46.13	50.06
	SR	40.17	-	-	28.83	15.16	-	28	17.22	43.89
Bog	R	-	-	-	-	44.87	-	-	43.06	44.28
	SR	-	-	-	-	12.99	-	-	9.611	31
Bob	R	37.83	-	-	24.5	34	-	26.67	44.33	46.72
	SR	40.67	-	-	36.67	16	-	32	16.31	36.69
Pao	R	41	-	-	35.17	40.39	-	26.83	43.16	47.72
	SR	33.33	-	-	31.33	15.42	-	20.833	14.14	35.52
<b>Suculentas</b>										
Yuc	R	30.83	-	-	17.67	35.89	-	20.16	40.38	49.83
	SR	26.66	-	-	21.33	9.5	-	24.83	16.97	35.68
Yuf	R	-	-	-	-	36.5	-	-	38.73	45
	SR	-	-	-	-	10.17	-	-	10.55	35.33

## Anexo 5. Respuesta fisiológica de plántulas a la sequía

A continuación se presenta los análisis de varianza para prolina en tallos y raíces.

**Cuadro 1.** Concentración de prolina en tallos.

<b>Factores</b>	<b>G.L.</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>P</b>
Cosecha	2	1.266	0.0001
Tratamiento	1	1.785	0.0001
Grupo funcional	2	14.505	0.0001
Cosecha ? tratamiento	2	0.119	0.0176
Cosecha ? grupo funcional	4	0.250	0.0001
Tratamiento ? grupo funcional	2	0.266	0.0001
Cosecha ? tratamiento ? grupo funcional	4	0.410	0.2318
Especie [grupo funcional]	13	0.472	0.0001
Cosecha ? especie [grupo funcional]	26	0.173	0.0001
Tratamiento ? especie [grupo funcional]	13	0.100	0.0001
Cosecha ? tratamiento ? especie [grupo funcional]	26	0.048	0.0222
Error	387		

**Cuadro 2.** Concentración de prolina en raíces

<b>Factores</b>	<b>G.L.</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>P</b>
Cosecha	2	2.128	0.0001
Tratamiento	1	1.266	0.0001
Grupo funcional	2	9.160	0.0001
Cosecha ? tratamiento	2	0.256	0.0124
Cosecha ? grupo funcional	4	0.178	0.0161
Tratamiento X grupo funcional.	2	0.009	0.8512
Cosecha ? tratamiento ? grupo funcional	4	0.029	0.7320
Especie [grupo funcional]	9	5.438	0.0001
Cosecha ? especie [grupo funcional]	18	0.267	0.0001
Tratamiento ? especie [grupo funcional]	9	0.022	0.9415
Cosecha ? tratamiento ? especie [grupo funcional]	18	0.079	0.1417
Error	291		

## Anexo 6. Respuestas morfológicas de plántulas a sequía

A continuación se presenta el análisis de varianza para los variables morfológicas: biomasa de tallos (Cuadro 1), biomasa de raíces (Cuadro 2), proporción raíz:tallo (R/T) (Cuadro 3), longitud de tallos (Cuadro 4) y número de tillers en gramíneas (Cuadro 5).

**Cuadro 1.** ANOVA para el peso fresco de tallos.

<b>Fuente</b>	<b>G.L.</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>P</b>
<b>Arbustos</b>			
Cosecha	1	1.1360	0.0001
Tratamiento	1	0.1282	0.0631
Cosecha x tratamiento	1	0.0073	0.6533
Especie	3	3.3282	0.0001
Cosecha x especie	3	0.0421	0.3271
Tratamiento x especie	3	0.0015	0.9885
Cosecha x tratamiento x especie	3	0.0508	0.2462
Error	80		
<b>Gramíneas</b>			
Cosecha	1	4.5065	0.0001
Tratamiento	1	1.5566	0.0001
Cosecha x tratamiento	1	0.0114	0.7091
Especie	3	4.6149	0.0001
Cosecha x especie	3	0.0067	0.9695
Tratamiento x especie	3	0.0563	0.5592
Cosecha x tratamiento x especie	3	0.0924	0.3393
Error	80		
<b>Suculentas</b>			
Cosecha	1	5.9413	0.0001
Tratamiento	1	2.3674	0.0001
Cosecha x tratamiento	1	0.2827	0.0008
Especie	7	4.6938	0.0001
Cosecha x especie	7	0.1697	0.0001
Tratamiento x especie	7	0.0800	0.0024
Cosecha x tratamiento x especie	7	0.0661	0.0100
Error	159		

**Cuadro 2.** ANOVA para el peso fresco de raíces.

<b>Fuente</b>	<b>G.L.</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>P</b>
<b>Arbustos</b>			
Cosecha	1	2.8602	0.0001
Tratamiento	1	0.1818	0.0788
Cosecha x tratamiento	1	0.3658	0.0135
Especie	3	4.2910	0.0001
Cosecha x especie	3	0.0186	0.8081
Tratamiento x especie	3	0.0619	0.3626
Cosecha x tratamiento x especie	3	0.0822	0.2392
Error	80		

Gramíneas			
Cosecha	1	5.7013	0.0001
Tratamiento	1	0.5961	0.0352
Cosecha x tratamiento	1	0.0802	0.4344
Especie	3	6.9676	0.0001
Cosecha x especie	3	0.1090	0.4761
Tratamiento x especie	3	0.0524	0.7507
Cosecha x tratamiento x especie	3	0.1543	0.3195
Error	80		
Suculentas			
Cosecha	1	1.0045	0.0002
Tratamiento	1	0.5462	0.0049
Cosecha x tratamiento	1	0.0336	0.4709
Especie	7	13.6036	0.0001
Cosecha x especie	7	0.1472	0.1084
Tratamiento x especie	7	0.0400	0.5376
Cosecha x tratamiento x especie	7	0.0384	0.5508
Error	159		

**Cuadro 3.** ANOVA para la proporción raíz/tallo (peso fresco)

Fuente	G.L.	Cuadrados Medios	P
Cosecha	1	0.3763	0.0021
Tratamiento	1	0.0301	0.3801
Grupo funcional	2	1.4697	0.0001
Cosecha x tratamiento	1	0.0318	0.3676
Cosecha x grupo funcional	2	0.0518	0.2664
Tratamiento x grupo funcional	2	0.1368	0.0315
Cosecha x tratamiento x grupo funcional	2	0.1835	0.0099
Especie [grupo funcional]	8	1.2225	0.0001
Cosecha x especie [grupo funcional]	8	0.0560	0.1824
Tratamiento x especie [grupo funcional]	8	0.0109	0.9718
Cosecha x tratamiento x especie [grupo funcional]	8	0.0432	0.3580
Error	220		

**Cuadro 4.** ANOVA para la longitud de raíces.

Fuente	G.L.	Cuadrados Medios	P
Arbustos			
Cosecha	1	0.0802	0.1811
Tratamiento	1	0.0004	0.9218
Cosecha x tratamiento	1	0.0215	0.4867
Especie	3	1.4544	0.0001
Cosecha x especie	3	0.1679	0.0132
Tratamiento x especie	3	0.0475	0.3638
Cosecha x tratamiento x especie	3	0.0202	0.7117
Error	79		

Gramíneas			
Cosecha	1	1.0509	0.0021
Tratamiento	1	0.1083	0.3102
Cosecha x tratamiento	1	0.0524	0.4793
Especie	3	2.3941	0.0001
Cosecha x especie	3	0.0144	0.9363
Tratamiento x especie	3	0.0251	0.8670
Cosecha x tratamiento x especie	3	0.0620	0.6186
Error	79		

Suculentas			
Cosecha	1	1.9782	0.0001
Tratamiento	1	0.2613	0.0028
Cosecha x tratamiento	1	0.1104	0.0504
Especie	7	9.5996	0.0001
Cosecha x especie	7	0.0573	0.0559
Tratamiento x especie	7	0.0177	0.7365
Cosecha x tratamiento x especie	7	0.0490	0.1062
Error	160		

**Cuadro 5.** ANOVA para el número de tillers de las gramíneas.

<b>Fuente</b>	<b>G.L.</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>P</b>
Cosecha	1	0.1908	0.0011
Tratamiento	1	0.0032	0.6609
Cosecha x tratamiento	1	0.0215	0.2587
Especie	3	2.3338	0.0001
Cosecha x especie	3	0.0934	0.0016
Tratamiento x especie	3	0.0154	0.4322
Cosecha x tratamiento x especie	3	0.0305	0.1484
Error	77		

Anexo 7. Estudios de acumulación de prolina en especies silvestres y cultivas

Especie	Tejido	
<b><i>Halimium halimifolium</i> (Ain-Lhout, Zunzunegui, Díaz-Barradas, Tirado, Clavijo y Novo, 2001)</b>	Arbusto mediterráneo Alta concentración de prolina sufren marchitamiento,	hojas
<b><i>Pistacia lentiscus</i> (Ain-Lhout, Zunzunegui, Díaz-Barradas, Tirado, Clavijo y Novo, 2001)</b>	Arbusto mediterráneo Acumula prolina dos veces al año, frío o sequía.	hojas
<b><i>Opuntia megacantha</i> (Flores-Hernández, Murillo-Amador, García-Hernández y Fraga Palomino, 2001)</b>	Aumento de prolina con la temperatura, diferencia en edades	brotes
<b><i>Zygophyllum quaterense</i> y <i>Francoeuria crispa</i> (Batanouny y Ebeid, 1981)</b>	Arbustos, Baja prolina al amanecer, aumenta por la tarde	xxx
<b><i>Bouteloua gracilis</i> (Wisnol, 1979)</b>	Acumulación de prolina relacionado a resistencia a sequía, edad o tasa de crecimiento afecta el grado de acumulación de prolina	Tallos, hojas
<b>Mesófitas Xerófitas poco suculentas Xerófitas suculentas (Jia-qong, Zhi-jian, Jin-chun y Xin-min, 1988)</b>	0.42 mg/g dw 1.73 mg/g dw 7.22 mg/g dw	xxx
<b><i>Fouquieria splendens</i> spp <i>breviflora</i> (Rodríguez y García, 2003)</b>	Respuesta a estrés hídrico de <i>F. splendens</i> . Prolina se incrementó bajo la presencia de polietilenglicol y ácido abscísico, evidenciando mecanismos que le permiten responder a las condiciones de estrés hídrico generadas por el ambiente árido en el que se desarrolla.	Brotes foliares
<b><i>Opuntia</i> spp (Barcenas-Argüello et al., 2000)</b>	Acumulación de prolina en raíces de dos variedades <i>Opuntia</i> spp, de diferente edad, una especie resistente y la otra susceptible, sometidos a estrés por calor. Encontrando que con la acumulación de prolina se ve afectada por la edad (mas edad mayor acumulación) o etapa fenológica, y mayor acumulación en las raíces primarias	Raíces



<b><i>Bothriichloa</i> spp, <i>Festuca arundinacea</i>, <i>Agropyron smithii</i> (Bokhari, y Trent, 1985;Triechel et al, 1984)</b>	Pastos, Interdependencia entre el potencial de agua y concentración de prolina	hojas
<b>23 especies desérticas (Mohammed y Sen, 1990)</b>	Respuestas a cambios estacionales de disponibilidad de agua.	hojas
<b>Arroz (Pandey y Agarwal, 1998)</b>	Aumento de prolina en condiciones de luz/oscuridad	Tallos hojas
<b>Papa (Martínez y Moreno, 1992)</b>	Resistencia a sequía ligada a concentración de prolina	Hojas
<b>Zarzamora (Parra et al., 1999)</b>	Suspensión de riego aumento el contenido de prolina	hojas
<b>Soya y sorgo (Waldren y Teare, 1974)</b>	Acumulación de prolina inicia con el estrés por humedad, pérdida de turgencia, enrollamiento, estomas cerrados, alta tensión del potencial hídrico	Hojas
<b>Maíz (Raymond y Smimoff, 2002)</b>	Transporte de prolina	Raíces primarias