

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

**POSGRADO EN CIENCIAS APLICADAS**

**Función ecológica de la contracción de raíces bajo sequía en especies de  
plantas suculentas: estudio de caso en agaváceas y cactáceas**

Tesis que presenta

**Arizbe Ponce Bautista**

Para obtener el grado de

**Maestra en Ciencias Aplicadas**

en la opción de

**Ciencias Ambientales**

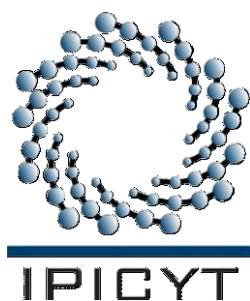
Codirectores de la Tesis:

**Dr. Joel D. Flores Rivas**

**Dra. Laura Yáñez Espinosa**

San Luis Potosí, S.L.P., septiembre de 2012

# Constancia de aprobación de tesis



## Créditos Institucionales

Esta tesis fue elaborada en el Invernadero y el Laboratorio de Ecología y Cambio Ambiental Global de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., y en el Instituto de Investigación de Zonas Desérticas de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí, bajo la codirección del Dr. Joel David Flores Rivas y la Dra. Laura Yáñez Espinosa.

Durante la realización del trabajo la autora recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-376182) y del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Este trabajo fue realizado con financiamiento del proyecto SEP-CONACYT “Mecanismos de respuesta a la sequía y a la alta intensidad de luz en plántulas de especies desérticas” (CB-2010-01-156205).



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

## Acta de Examen de Grado

El Secretario Académico del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., certifica que en el Acta 062 del Libro Primero 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 27 días del mes de septiembre del año 2012, 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. Hugo Magdaleno Ramírez Tobías</b>	<b>Presidente</b>	<b>UASLP</b>
<b>Dr. Ernesto Iván Badano</b>	<b>Secretario</b>	<b>IPICYT</b>
<b>Dr. Joel David Flores Rivas</b>	<b>Sinodal</b>	<b>IPICYT</b>
<b>Dr. Laura Yáñez Espinosa</b>	<b>Sinodal externo</b>	<b>UASLP</b>

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

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

sustentó la C.

**Arizbe Ponce Bautista**

sobre la Tesis intitulada:

*Función ecológica de la contracción de raíces bajo sequía en especies de plantas suculentas: estudio de caso en agaváceas y cactáceas*

que se desarrolló bajo la dirección de

**Dr. Joel David Flores Rivas**  
**Dra. Laura Yáñez Espinosa (UASLP)**


El Jurado, después de deliberar, determinó

**APROBARLA**

Dándose por terminado el acto a las 18:20 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fe 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 27 días del mes de septiembre de 2012.

  
**Mtra. Ivonne Lizette Cuevas Vélez**  
Jefa del Departamento del Posgrado

  
**Dr. Marcial Benilla Machin**  
Secretario Académico



## Dedicatoria

Al Dios de mis padres y al Buddha de mis oraciones por cada bendición que recibo cada día GRACIAS.

A Ana y Arturo por cada momento de felicidad y por las lágrimas que les he ocasionado, por apoyar y respetar mis decisiones, y sobre todo por ser la luz bajo la cual se guía mi vida. Los amo papás.

A Vicente, Isrrael, Gabino y Guadalupe (mi familia gato) a ustedes debo el haber llegado a este momento, jamás me alcanzará ninguna de las vidas que aun me falta por recorrer para agradecer todo lo que han hecho y sacrificado por mí. Hermanos son mi más grande amor.

A la sonrisa sincera de mis sobrinos: David, Aioria, Soren y Diego.

A Gerardo por ser la constante de mi vida, porque cada paso que doy responde a un momento contigo y sobre todo porque a pesar de la distancia el presente sigues siendo tú.

A Ikishi por compartir una de sus siete vidas conmigo.

## Agradecimientos

Al Dr. Joel Flores por todo tu conocimiento compartido, por tu apoyo y confianza para desarrollar este proyecto, por ser tan amable conmigo y por hacer más agradable mi estancia en el IPICyT. Gracias por obsequiarme tu amistad.

A la Dra. Laura Yáñez por aceptar ser mi codirectora, por las clases de anatomía con “música de fondo”, por las amenas pláticas de ciencia y música. Gracias por tu amabilidad y tus atenciones conmigo.

A la Dra. Claudia González por tu disposición para enseñarme y ayudarme, en verdad te estoy muy agradecida y ante todo porque en ti encontré a una buena amiga.

Al Dr. Ernesto I. Badano por sus valiosos comentarios que retroalimentaron el proyecto.

Al Dr. Hugo Martínez por su disposición para asesorarme y por sus aportaciones.

Al técnico M. en C. Juan Pablo Rodas por su amabilidad y apoyo en el laboratorio.

A la Dra. Ceci Jiménez por mostrarme el camino.

A mi familia: A mi mamá y papá, a mis hermanos y hermana por el amor que comparten conmigo, a mis tíos Tomás, Felipe y Dulce, a mis primos Mirna, Héctor y Dany. Por que donde quiera que esté sus palabras de aliento permanecen conmigo.

A mi segunda familia: Evelyn (Jocelyn) por ser mi hermana por elección, por sufrir y reír conmigo, por todas las experiencias que hemos pasado juntas, Reyes por tu apoyo desde el primer momento que llegué a esta ciudad y sobre todo por compartir tu alegría conmigo, Tere por tu hermosa esencia y tu gran corazón, Monse por ti aprendí una gran lección de vida, gracias por ser mi amiga. Gracias a todos por las pláticas esotéricas de cada noche. A Amaranta por los ataques de risa, de histeria colectiva, por la sinceridad y por la apuesta por el rock & roll, esto no habría sido lo mismo sin ti. Los quiero.

A mis amigos y compañeros: Lorena Elisa y Karen Mariana por su ayuda y sus buenos deseos, Emily por tu brillante personalidad, Daniel por la buena música y siempre tener la mejor actitud, Octavio por tu particularidad y los buenos ratos, Marco por la disciplina y tu buen humor, Areli por tu determinación, a Ulises, Meli, Josué, Claudia, Gaby, Karlis, Rigo, Omar y Malu.

A mis amigos de antaño: Cuau, Mi Lalo, Bere Dueñas, Rox y Ady.

A la chilanga banda: Sandra, Javier Campos, Claussen, Eladio, Ely Anzures, David, Alma, Farit, Oscar, Guadalupe, Claudia G, Perita, Erick, Erasmo, Ever, Gregory (Mis ojos azules) y a Chepe (hasta el lugar al cual algún día todos llegaremos).

Si yo fuera águila andaría en el cielo.  
Moviendo mis alas iría lejos al otro lado del mar,  
hacia el poniente, donde se oculta el sol.

Cuidaría los animales de mi abuelo  
sentada en la punta de los pinos,  
iría a bañarme en el mar.  
Desde la cima del peñasco cuidaría  
a todo lo que hay en la tierra,  
a todo ser viviente,  
a todo aquello que camina.

Seguiría el canto del mara'akame  
hasta llegar a Pariyatsie.  
No importa que alguien queriendo obtener sabiduría me matara,  
mis plumas seguirían hablando junto con el mara'akame.  
No sería yo quien hablaría, sino mis plumas;  
ellas ven,  
ellas escuchan,  
ellas escriben nuestro camino.

Angélica Ortiz López

# Contenido

Constancia de aprobación de tesis.....	ii
Créditos Institucionales .....	iii
Acta de examen.....	iv
Dedicatoria.....	v
Agradecimientos.....	vi
Índice .....	ix
Lista de tablas .....	xi
Lista de figuras.....	xii
Resumen.....	xiv
Abstract .....	xvi



## Índice

1. Introducción.....	1
2. Antecedentes .....	5
3. Justificación.....	7
4. Hipótesis .....	8
5. Objetivo general .....	9
5.1 Objetivos particulares .....	9
6. Materiales y Métodos .....	10
6.1 Especies de estudio. ....	10
7. Métodos .....	13
7.1 Evaluación de la contracción de las raíces.....	13
7.2 Evaluación de la eficiencia cuántica del fotosistema II de las plantas.....	13
7.3 Evaluación de la conductancia estomática ( $g_s$ ) .....	14
7.4 Contenido relativo de agua (CRA).....	15
7.5 Acidez titulable .....	15
7.6 Evaluación de la conductividad hidráulica teórica ( $K_h$ ) .....	16
7.7 Diámetro y longitud de las raíces .....	16
7.8 Microtecnia de la raíz .....	16
8. Análisis estadísticos .....	18
9. Resultados .....	20
9.1 Contracción de las raíces .....	20
9.2 Enterramiento por efecto de la contracción de la raíz .....	21
9.3 Eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ).....	25
9.4 Disipación no fotoquímica (NPQ) y tasa de transporte de electrones (ETR)...	26
9.5 Respuesta instantánea de las curvas de luz .....	29

9.6 Conductancia estomática ( $g_s$ ).....	31
9.7 Contenido relativo de agua (CRA).....	32
9.8 Acidez titulable .....	33
9.9 Diámetro de los vasos y conductividad hidráulica teórica (Kh).....	33
9.10 Longitud y diámetro de las raíces.....	34
10. Descripción de la anatomía de la raíz .....	36
10.1 <i>Yucca decipiens</i> .....	36
10.2 <i>Agave salmiana</i> .....	38
10.3 <i>Leuchtenbergia principis</i> .....	41
10.4 <i>Turbinicarpus schmiedickeanus</i> .....	44
11. Discusión.....	46
12. Conclusiones.....	54
13. Perspectivas.....	55
14. Referencias .....	56

## Lista de tablas

Tabla 1. Análisis de varianza de medidas repetidas para el diferencial de la eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi$ PSII). .....	25
Tabla 2. Análisis de varianza de medidas repetidas para el diferencial de la disipación no fotoquímica (NPQ).....	27
Tabla 3. Análisis de varianza de medidas repetidas para el diferencial de la tasa de transporte de electrones (ETR). .....	28
Tabla 4. Diámetro de los vasos y Conductividad hidráulica teórica ( $K_h$ ).....	34

## Lista de figuras

Figura 1. Raíces no contráctiles de <i>Yucca decipiens</i> después de cuatro meses de tratamiento bajo riego y sequía .....	20
Figura 2. Raíces con riego (sin contracción) excepto por <i>A. salmiana</i> que presenta los dos tipos de raíz en este tratamiento, y sequía (con contracción) después de cuatro meses de ambos tratamientos. ....	21
Figura 3. Movimiento de <i>Yucca decipiens</i> en riego y sequía al final del experimento (cuarto mes).....	22
Figura 4. Movimiento de <i>Agave salmiana</i> en riego y sequía al final del experimento (cuarto mes).....	22
Figura 5. Movimiento de <i>Leuchtenbergia principis</i> en riego y sequía al final del experimento (cuarto mes).....	23
Figura 6. Movimiento de <i>Turbinicarpus schmiedickeanus</i> en riego y sequía al final del experimento (cuarto mes).....	23
Figura 7. Potencial hídrico del suelo ( $\Psi_s$ ) durante cuatro meses sin riego para las cuatro especies analizadas. ....	24
Figura 8. Diferencial del desplazamiento de la planta en el suelo (enterramiento) de las cuatro especies.....	24
Figura 9. Diferencial de la eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ) .....	26
Figura 10. Diferencial de la disipación no fotoquímica (NPQ) .....	27
Figura 11. Diferencial de la tasa de transporte de electrones (ETR).....	28
Figura 12. Curvas de respuesta de luz instantánea, ajuste entre los puntos cardinales tasa de transporte de electrones (ETR) y la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) en cuatro especies suculentas después de cuatro meses bajo riego y sequía.. ....	30
Figura 13. Comportamiento durante 24 horas de la conductancia estomática ( $g_s$ ) de tres de las cuatro especies analizadas al final del periodo de experimentación (cuatro meses).. ....	31
Figura 14. Contenido relativo de agua calculado para las cuatro especies al cuarto mes de los tratamientos. ....	32

Figura 15. $\Delta$ acidez de las cuatro especies analizadas bajo condiciones de riego y sequía al final del experimento (cuarto mes).....	33
Figura 16. Longitud y ancho de las raíces de cada especie en ambos tratamientos después de la cosecha de las plantas al final del experimento.....	35
Figura 17. Raíces de <i>Yucca decipiens</i> . Sección transversal.....	37
Figura 18. Raíces de <i>Agave salmiana</i> . Sección transversal..	39
Figura 19. Raíces de <i>Agave salmiana</i> . Sección longitudinal.....	40
Figura 20. Raíces de <i>L. principis</i> . Sección transversal.....	42
Figura 21. Raíces de <i>L. principis</i> . Sección longitudinal..	43
Figura 22. Raíces de <i>T. schmidickeanus</i> .....	44
Figura 23. Raíces de <i>T. schmidickeanus</i> en sequía.....	45

## Resumen

Las plantas suculentas, típicas de zonas áridas y semiáridas, han desarrollado diversas adaptaciones que les ayudan a sobrevivir en estos ambientes. Algunas de estas plantas presentan contracción (“arrugamiento” o “plegamiento”) de la raíz, arrastrando al tallo cerca o debajo de la superficie del suelo. El objetivo de este trabajo fue analizar a nivel fisiológico y anatómico la posible ventaja ecológica de este tipo de raíz para tolerar la sequía en cuatro especies suculentas: dos Agavaceae (*Agave salmiana* y *Yucca decipiens*) y dos Cactaceae (*Leuchtenbergia principis* y *Turbinicarpus schmiedickeanus*). Se seleccionaron diez plantas por cada especie, de las cuales cinco fueron sometidas a riego y cinco a sequía, durante cuatro meses, bajo condiciones de invernadero. Se midió el nivel de enterramiento de la planta a consecuencia de la contracción de la raíz, cada quince días durante cuatro meses. Se evaluó la eficiencia cuántica del fotosistema II al inicio y final del experimento, con mediciones intermedias de curvas de luz; también se midió la conductancia estomática ( $g_s$ ) en tres de las cuatro especies y al cuarto mes se cosecharon las raíces y se les hicieron cortes anatómicos. Otras variables de respuesta evaluadas son la tasa de transporte de electrones (ETR, por sus siglas en inglés), la disipación no fotoquímica (NPQ, por sus siglas en inglés), la acidez titulable, el diámetro de los vasos y la conductividad hidráulica axial teórica ( $K_h$ ). Se encontró que la única especie que no presentó contracción fue *Y. decipiens* y el fenómeno de “enterramiento” se presentó solo en *L. principis* y *T. schmiedickeanus* al tercer mes de sequía, alcanzando un máximo enterramiento de 0.92 cm en el cuarto mes. Respecto a la eficiencia cuántica del fotosistema II, la hora de mayor estrés fue a las 12 del día en riego y en sequía. En las especies con raíz contráctil hubo descenso de la  $\Phi_{PSII}$  a lo largo del día, pero se recuperaron por completo al atardecer. *Turbinicarpus schmiedickeanus* es la única especie que bajo riego y sequía mantuvo su eficiencia cuántica del fotosistema II en valores óptimos. Con excepción de *Y. decipiens*, para las demás especies con riego no hubo efecto en la hora de mayor estrés. En las plantas con menor eficiencia cuántica del fotosistema II la disipación de calor y la tasa de transporte de electrones fueron más altas, para tratar de tolerar el estrés. La

conductancia estomática fue menor en agaváceas bajo sequía y en *L. principis* fue muy baja en ambos tratamientos. El diámetro de los vasos y la  $K_h$  fueron mayores con riego que sin riego, solamente en *L. principis*. Respecto a la anatomía de las raíces contráctiles, en general; en el plano longitudinal la epidermis presentó ondulaciones y las células del córtex medio al interno se colapsaron radial y tangencialmente. En el caso de las cactáceas, en las traqueidas de banda ancha la separación entre bandas fue más corta y los vasos asociados a ellas permanecieron intactos. La contracción de la raíz influye en el enterramiento de las cactáceas y en el mantenimiento de valores óptimos de la  $\Phi_{PSII}$  en las plantas bajo sequía, pero no hubo mejora en la  $g_s$  ni en la  $K_h$  axial. Se sugiere que algunas características anatómicas de este tipo de raíz, como las traqueidas de banda ancha, protegen tejidos conductores y facilitan la asimilación y absorción de agua bajo sequía.

**PALABRAS CLAVE:** Raíz contráctil, plantas suculentas, eficiencia cuántica del fotosistema II, conductividad hidráulica axial teórica, anatomía de la raíz.

## Abstract

Succulent plants are common in arid and semiarid areas, and they have developed several adaptations to survive in these environments, like contractile roots which induce an underground movement of the stem. The aim of this work was to evaluate the possible ecological advantages of contractile roots in four succulent plants: two Agavaceae (*Agave salmiana* and *Yucca decipiens*), and two Cactaceae (*Leuchtenbergia principis* and *Turbinicarpus schmidickeanus*). Ten plants for each species were selected, 5 of them were watered and 5 were not irrigated, by a period of four months under greenhouse conditions. Underground movement was measured each 15 days. We evaluated the quantum efficiency of photosystem II at the beginning and at the end of the experiment, with intermediate measurements of light curves. In addition, we measured stomatal conductance ( $g_s$ ) in three of the four species, and made histological dissections for all species. Other evaluated response variables were electron transport rate (ETR), non-photochemical quenching (NPQ), titratable acidity, vessel diameter and theoretical axial hydraulic conductivity (Kh). Contractile roots were found in three species, but not in *Y. decipiens*. The "burial" phenomenon was only detected for *L. principis* and *T. schmidickeanus*, starting after three months of drought and reaching a maximum of 0.92 cm depth in the fourth month. We found higher stress (lower quantum efficiency of photosystem II;  $\Phi_{PSII}$ ) at mid-day in both treatments. In species with contractile roots,  $\Phi_{PSII}$  declined at mid-day but recovered completely at sunset. *Turbinicarpus schmidickeanus* was the only species that reached optimal values of  $\Phi_{PSII}$  under both treatments, and *Y. decipiens* was the only species that reached lower  $\Phi_{PSII}$  at mid-day when watered, but recovered at sunset. However; *Y. decipiens* in drought had lower  $\Phi_{PSII}$  and it did not recover at sunset, but had higher NPQ (heat dissipation) and ETR possibly as an attempt to tolerate stress. Stomatal conductance was lower for plants of the Agavaceae under drought, for *L. principis* it was very low in both treatments. Vessel diameter and Kh were higher in irrigated plants than in non-irrigated only for *L. principis*. In general for contractile root anatomy, the epidermis in the longitudinal plane showed waves and the medium to inner cortex cells were radial and tangentially collapsed. For cacti, in the wide-band tracheids the separation between bands was shorter and the vessels associated to them remained intact. The root contraction influenced the underground movement of the plants, as well as in the optimum values of  $\Phi_{PSII}$  in plants under drought, but not in the  $g_s$  nor in the axial Kh. Anatomical



characteristics of contractile roots (e.g. wide-band tracheids) protect conductive tissues and facilitate water absorption and assimilation under drought.

KEYWORDS: contractile root, succulents, efficiency quantum of photosystem II, conductivity hydraulic axial theoretical, anatomy.

## 1. Introducción

La escasez de agua y las temperaturas extremas suelen ser una de las principales causas que afectan la supervivencia de las especies en ecosistemas desérticos (Hernández, 2006). Las plantas que se establecen en este tipo de hábitats han desarrollado diversas estrategias morfológicas, anatómicas y fisiológicas que les ayudan a sobrevivir. Una característica típica de estos ambientes es la succulencia, entre las familias más representativas de especies suculentas se encuentran Cactaceae, Agavaceae, Nolinaceae y Crassulaceae. Estas plantas se caracterizan por tener la capacidad de absorber y almacenar grandes cantidades de agua en los tejidos de tallos, hojas y/o raíces, cuando las condiciones climáticas son favorables (Hernández, 2006).

Las raíces son parte fundamental de las plantas para llevar a cabo sus funciones vitales, como la asimilación de nutrientes y, en algunos casos, almacenamiento de carbohidratos y agua (Dubrovsky y North, 2002), así como la fijación en el suelo y absorción y movimiento de agua a través de la planta (Huang y Nobel, 1993). Esta última función está determinada esencialmente por la conductividad hidráulica, que incluye dos componentes: la conductividad radial que va de la superficie de la raíz al xilema y la axial que ocurre a lo largo de todo el xilema (Huang y Nobel, 1993).

En el caso de las plantas que se desarrollan en ambientes extremos, como lo son las zonas áridas y semiáridas en los cuales la lluvia es escasa y los periodos de sequía son prolongados, el sistema de absorción de la raíz debe adaptarse (North y Nobel, 2000) para asimilar la mayor cantidad de agua posible con el fin de garantizar la supervivencia de la planta (Bravo-Hollis, 1978). Entre estas adaptaciones se encuentran la contracción de las raíces, que implica el plegamiento de la raíz en su extremo proximal al tallo, ocasionando que se produzca una cavidad en el suelo, debido a la expansión radial de la raíz,

provocando que el órgano de la planta pueda ser “transportado o “enterrado” (efecto de canal) con el menor gasto energético para la planta (Pütz *et al.*, 1995), lo cual puede influir en la protección de la planta contra algún tipo de estrés abiótico (lumínico, hídrico, etc.) (Bobich y North, 2008).

La descripción característica para las raíces contráctiles a nivel morfológico es el “arrugamiento” o “plegamiento” de la raíz (Stevenson, 1980; Pütz, 2002; Bobich y North, 2008). A nivel anatómico, esta adaptación involucra un acortamiento longitudinal y una ampliación tangencial y radial del parénquima del córtex interno y el colapso del medio y externo (Stevenson, 1980; Pütz, 2002; North *et al.*, 2008; Garret *et al.*, 2010).

Las raíces contráctiles están ampliamente distribuidas entre monocotiledóneas y dicotiledóneas herbáceas perennes (Gregory, 2006). Una gran variedad de especies presentan contracción en sus raíces, siendo frecuente en las familias Oxalidaceae, Magnoliaceae, Asteraceae, Rosaceae (Pütz, 2002) y Apiaceae (Pütz y Sukkau, 2002), así como en algunas especies de Cycadaceae (Stevenson, 1980) y Agavaceae (Pütz, 2002; Feria-Arroyo *et al.*, 2010; North *et al.*, 2008). Aunque también se ha reportado para algunas especies de cactáceas como *Pediocactus knowltonii* (Sivinski y McDonald, 2007), *Lophophora williamsi* (Terry y Mauseth, 2006) y *Leuchtenbergia principis* (Bobich y North, 2008), basándose en la posición de la planta por debajo del nivel del suelo (enterramiento) y en observaciones morfológicas de la raíz, mientras que para *Ariocarpus fissuratus* ya existe un estudio a nivel anatómico el cual establece cómo se presenta la contracción de la raíz bajo determinadas condiciones ambientales (Garret *et al.*, 2010).

Por ejemplo, plántulas de magueyes (North *et al.*, 2008) e individuos adultos de algunas especies de cactáceas (Garret *et al.*, 2010), en las cuales sus tallos miden apenas unos cuantos centímetros, la presencia de contracción en sus raíces les ayuda a tolerar el estrés manteniéndolos protegidos por una cubierta considerable de suelo. Durante el día la energía del sol es absorbida por la superficie del suelo, lo que podría elevar la temperatura de la superficie a niveles

particularmente altos en días en extremo soleados, lo que implica que el calor se transfiere por convección, aumentando la temperatura del aire circundante cercano a la superficie del suelo (Ehleringer y Sandquist, 2006).

Pütz (2002) sugiere que la importancia ecológica del movimiento subterráneo de las plantas es que ubican sus partes más expuestas (tallos, nuevos brotes) en sitios más favorables; este movimiento por debajo del suelo es necesario para garantizar que las plantas adquieran una posición segura para la renovación de sus órganos. Así, esta posición permite que la planta pueda sobrevivir al encontrarse protegida por la cobertura del suelo. Así mismo la variación microclimática también influye en la heterogeneidad del ambiente a pequeña escala, el cual representa un papel importante en el desarrollo de la planta. Por ejemplo, existen plantas en hábitats en donde se generan microclimas en los cuales el aire y la temperatura de las hojas o los tallos por encima de 0.5 m sobre la superficie del suelo puede ser significativamente más cálidos durante el día y más fríos durante la noche, a diferencia de plantas que se localizan a una mayor altura sobre la superficie del suelo. Así, las condiciones microclimáticas de este tipo pueden ser considerados factores de estrés, ya que pueden dar lugar a desecación de tejidos, degradación de proteínas, alta respiración y, como consecuencia, pérdida de agua (Ehleringer y Sandquist, 2006). Esta pérdida de agua o déficit hídrico puede ocasionar un efecto negativo en el rendimiento fotosintético de la planta ya que el estrés hídrico puede predisponer fotoinhibición (Maxwell y Johnson, 2000).

La transpiración también se ve afectada debido al cierre estomático, restringiendo la pérdida de agua en los tejidos mejor hidratados lo que puede aumentar el uso en la eficiencia del agua (Tezara *et al.*, 2010). Sin embargo una baja en la conductancia estomática influye en una baja en la disponibilidad de CO<sub>2</sub> debido al cierre estomático, limitando la carboxilación y como consecuencia sus funciones metabólicas (Chaves, 1991; Maxwell y Johnson, 2000; Taiz y Zeiger, 2006). Por lo tanto, una forma en la que se puede conocer la tolerancia de las plantas en respuesta a la sequía es evaluando la capacidad para contraer sus

raíces, crecer y permanecer con vida mientras la sequía va aumentando gradualmente (Woo *et al.*, 2008; Tezara *et al.*, 2010).

## 2. Antecedentes

Existen diversas familias de plantas que presentan contracción en sus raíces, principalmente en especies herbáceas. Pütz (2002) menciona entre ellas: Apiaceae, Asphodelaceae, Asteraceae, Fabaceae, Iridaceae, Liliaceae, Orchidaceae, etc., en las cuales señala que existen diversas ventajas funcionales dadas por este tipo de raíz.

Entre estas ventajas se puede mencionar: a) garantizar a la planta un posicionamiento seguro en la superficie del suelo, ya que mantiene protegidas a las partes más vulnerables (nuevos brotes, tallos) debido a que en una posición más profunda en el suelo, las fluctuaciones tales como la temperatura o la disponibilidad de agua son más pequeñas que en la superficie del suelo cubiertas por una cantidad considerable de este; b) en plantas con propagación vegetativa ayudan a alejar a los nuevos brotes de la planta madre; c) mejor establecimiento de plántulas debido al acortamiento de la radícula. Sin embargo en especies de plantas suculentas existen pocos estudios realizados que muestren como es que se da esta contracción como respuesta a variables ambientales, por ejemplo a déficits hídricos (Pütz, 2002). North y colaboradores (2008) reportan para plántulas de la familia Agavaceae que 18 de 29 especies analizadas presentan contracción en sus raíces y solo dos especies de *Yucca* no presentaron este acortamiento. Así mismo cinco de siete especies mostraron una mayor conductancia hidráulica, siendo *Agave attenuata* la especie que tuvo un aumento significativo de la conductividad como reacción a la variación en la disponibilidad de agua (North *et al.*, 2008).

Garret *et al.* (2010) en un estudio realizado en *Ariocarpus fissuratus* mencionan que para el caso de cactáceas las traqueidas de banda ancha forman una estructura vascular compresible que facilita la contracción de la raíz; también indican que el posicionamiento de la planta (enterramiento) en el suelo se produce debido al acortamiento de la raíz ocasionado por la ampliación longitudinal radial en la región basal de la raíz debido a una elongación en la misma dirección de las

células, similar a la que muestran agaves y yucas (North *et al.*, 2008). Por su parte, North y Baker (2007) encontraron que en la zona basal de esta zona contraída hay mayor permeabilidad al agua, debido a que las paredes de las células de la endodermis se encuentran menos suberizadas. Tales autores sugieren que existe una mejor absorción de agua cerca de la superficie del suelo, que es el sitio en el cual hay una mayor posibilidad de que sea hidratado por las escasas lluvias de ambientes áridos y semiáridos. Además, la conductancia hidráulica radial también aumentó aun en condiciones de déficit hídrico.

### 3. Justificación

Gran parte de las investigaciones realizadas sobre contracción de raíces en diversas familias de plantas solo están basadas en las características estructurales de la raíz (Pütz, 1999). Estos estudios suelen omitir los aspectos a nivel anatómico de las raíces contráctiles, pero incluso a este nivel puede haber diferencias entre especies (Gregory, 2006).

Aunque la presencia del plegamiento en la superficie junto con una disminución en el eje longitudinal es un fuerte indicio de que se ha producido contracción en la raíz, no existen muchos estudios que reporten este comportamiento en especies de zonas áridas; con excepción del de North *et al.* (2008) y Garret *et al.* (2010) que muestran tanto la posible causa como el efecto de la contracción a nivel anatómico y fisiológico.

Comprobar cuál es la función de la contracción de raíces puede ser una herramienta relevante para la conservación de las especies, ya que las repuestas rápidas a nivel anatómico o fisiológico proporcionan información inmediata, lo que permite un enfoque de adaptación el cual no es tan perceptible si solamente se centra a nivel poblacional o de ecosistema (Cooke y Suski, 2008). Así mismo, el evaluar características anatómicas y fisiológicas en respuesta al estrés, puede conducir a un mejor entendimiento de la supervivencia de las especies en sus ambientes naturales ante posibles cambios ambientales.



#### **4. Hipótesis**

La contracción de raíces bajo déficit hídrico que muestran algunas especies suculentas les ayuda a tolerar el estrés hídrico, manteniendo similar acidez titulable, eficiencia cuántica del fotosistema II, conductancia estomática, diámetro de vasos y conductividad hidráulica, que las plantas sin estrés hídrico y sin raíces contráctiles.

## **5. Objetivo general**

Evaluar a nivel anatómico y ecofisiológico el efecto de la contracción de raíces en cuatro especies de plantas suculentas sometidas a déficit hídrico.

### **5.1 Objetivos particulares**

- Describir y comparar las modificaciones anatómicas de contracción que presentan las raíces bajo condiciones de sequía.
- Evaluar la tasa de transpiración, la eficiencia cuántica del fotosistema II, la disipación no fotoquímica y la tasa de transporte de electrones en tallos (Cactaceae) y hojas (Agavaceae) de plantas con y sin riego.
- Evaluar la conductividad hidráulica teórica en las raíces contráctiles bajo condiciones de riego y sequía.

## 6. Materiales y Métodos

### 6.1 Especies de estudio:

*Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck

Nombre común: Maguey mezcalero

Descripción: es una planta grande que llega a medir aproximadamente 1.5-2.8 m de alto y entre 3-4 m de ancho. Presenta forma de roseta con alrededor de entre 20-30 hojas que pueden llegar a medir de 25-36 cm de ancho y de 1-2 m de largo. Son gruesas, duras, lisas o ligeramente rugosas. Las espinas son planas, curvas con la base plana y de color castaño a gris. Presentan una inflorescencia de 7-8 m de alto con 15-20 ramas. Las flores son amarillas.

Distribución: *Agave salmiana* es conocido en forma silvestre y cultivada en México en los estados de San Luis Potosí, Hidalgo, Puebla, Guanajuato, Michoacán, estado de México y Querétaro.

Usos: Es la principal especie usada en la producción de pulque, provee más de tres cuartos de la producción de pulque en la región donde se distribuye. Además, se utiliza como ornamental (Irish y Irish, 2000).

*Yucca decipiens*

Descripción: Árbol de hasta 15 m de altura, muy ramificado. Hojas planas, rectas, no muy rígidas que llegan a medir 58 cm de largo y 25 cm de ancho; en su margen presentan numerosos filamentos espiralados de color grisáceo. Panículas más o menos cónica, erecta, algo inclinada. Floración de enero a marzo.

Distribución: Chihuahua, Nuevo León, San Luis Potosí, Zacatecas.

Usos: Ornamental, los frutos y flores se consumen frescos, las raíces se usan como jabón, los troncos y las hojas son de uso doméstico (Matuda y Piña, 1980).

*Leuchtenbergia principis*

Nombre común: Cactus agave

Descripción: Planta pequeña, simple cespitosa, de 25 cm de altura y 15 cm de diámetro, llega a medir 50 cm de altura, con tubérculos muy largos, lo que les da un aspecto agavoideo. Tallo cilíndrico, corto, carnoso, de aprox. 5-7 cm de diámetro, más o menos leñoso y suberoso. Tubérculos dispuestos en 2 y 13 series espiraladas, largos y delgados, de 5 a 12.5 cm de longitud, triangulares en la parte de la base y hacia la punta angostamente cuadrangulares. Aréolas situadas en el ápice de los tubérculos. Axilas lanosas. Espinas largas y delgadas, papiráceas. Espinas radiales de 8 a 14, centrales de 1 a 3. Una flor por cada areola, de 5 a 6 cm de diámetro; de color amarillo verdoso o con tinte rojizo, cubierto de escamas anchas. Fruto largamente ovoide, blanquecino, verdoso con tinte de color rosa o salmón.

Distribución: San Luis Potosí, Nuevo León, Zacatecas y Coahuila.

Uso: ornamental

Estatus: Amenazada de acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT-2010

(Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

*Turbinicarpus schmiedickeanus*

Descripción: Planta globosa con una base napiforme, 40-55 mm de ancho y 60 mm de largo, la parte verde (tallo) solo mide 25 mm de largo aproximadamente, tubérculos obtusos de 4 caras. Epidermis verde o verde glauco. Areolas con lana blanca, glabras y gris blanquecino. Flores en forma de embudo de aproximadamente 12-18 mm de largo. Los segmentos del perianto son largos y lanceolados, los exteriores son de color rojo verdoso, los interiores son oscuros de color rojo-rosa carmín. El período de floración se presenta desde diciembre a enero.

Distribución: México, Guadalcázar, San Luis Potosí.

Uso: Ornamental

Estatus: IUCN en estado crítico (CR), la NOM-059-SEMARNAT-2010 la tiene catalogada como Amenazada (Sotomayor *et al.*, 2004).

## **7. Métodos**

Todos los experimentos se realizaron en el invernadero del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica.

Se trasplantaron 10 individuos por especie ( $n = 40$ ) en una mezcla de tierra de hoja (40%), tierra lama (40%) y tezontle (20%), utilizando un diseño completamente aleatorio. El trasplante se realizó en contenedores de plástico transparente, con la finalidad de que pudiera ser observado y medido el cambio en la posición de la planta en el suelo. Todas las plantas se mantuvieron bajo condiciones de invernadero y se les realizaron dos tratamientos: riego a capacidad de campo ( $n = 5$ ) y sin riego ( $n = 5$ ) por especie, durante cuatro meses. Cabe mencionar que en los individuos que se sometieron a déficit hídrico se colocaron sensores de bloques de yeso, con el fin de determinar la proporción de agua en el suelo, mientras que a los que se encontraron en riego constante solo se colocó un sensor a un individuo por especie.

### **7.1 Evaluación de la contracción de raíces**

Para la evaluación de los cambios en la posición de la planta en el suelo (movimiento subterráneo), se enterraron en cada contenedor reglas de metal de 10 cm de largo. A cada regla se le marcó una línea con tinta, indicando la base del tallo (entre la inserción raíz-tallo) a partir de la cual se fue midiendo el cambio del posicionamiento de la planta en el suelo debido a la contracción de la raíz, aproximadamente cada quince días durante cuatro meses.

### **7.2 Evaluación de la eficiencia cuántica del fotosistema II de las plantas**

La eficiencia cuántica del fotosistema II mide la proporción de la luz absorbida por la clorofila asociada con el PSII y se refiere a la eficiencia con la cual los electrones son procesados en la fotosíntesis por cantidad de luz

absorbida, por lo cual es un indicador de la fotosíntesis global y se expresa como  $\Phi_{PSII}$  (eficiencia cuántica o fotosintética) (Maxwell y Johnson, 2000). Esta  $\Phi_{PSII}$  se determinó utilizando un fluorómetro portátil (Modelo Mini-PAM; H. Walz, Effeltrich, Alemania); se realizaron lecturas a partir de las 6 a.m. cada tres horas, en un periodo de 12 horas en todas las plantas al inicio y al final del experimento. Otras variables de respuesta evaluadas con el MINI-PAM son la tasa de transporte de electrones (ETR, por sus siglas en inglés) calculado como  $ETR = \Phi_{PSII} * PPF_{D} * 0.5 * 0.84$  ( $PPF_{D}$ , siglas en inglés de densidad de flujo de fotones fotosintéticos) y la disipación no fotoquímica (NPQ, por sus siglas en inglés) calculada como  $NPQ = (F_m / F_m') / F_m'$ , en donde  $F_m$  es la fluorescencia antes del amanecer y  $F_m'$  es la fluorescencia durante el día (Maxwell y Johnson, 2000).

Para saber cómo estaba siendo afectada la eficiencia en la fotosíntesis por efecto de la sequía, reflejado en su tolerancia a la luz (fotoinhibición) se realizaron curvas de luz, al final del experimento. Para esto se aclimataron a las plantas a la oscuridad cubriéndolas con tela de color negro durante 30 min, se sometieron a nueve pulsos de luz (0, 255, 399, 590, 807, 1184, 1587, 2372 y 3426) y para determinar el punto máximo de saturación de luz (densidad de flujo de fotones fotosintéticos máxima,  $PPF_{D_{max}}$  por sus siglas en inglés), y la relación de éste con la tasa de transporte de electrones (ETR), se siguió la técnica propuesta por Rascher *et al.* (2000).

### **7.3 Evaluación de la conductancia estomática ( $g_s$ )**

La conductancia estomática se midió al final del experimento con un porómetro de estado estacionario (LICOR-1600), cada tres horas, en un periodo de 24 horas, debido a que todas las especies analizadas poseen Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM). Las evaluaciones se realizaron a partir de las 6 a.m. en tres de las cuatro especies; la especie que no se evaluó fue *T. schmiedickeanus*, debido a que el porómetro utilizado no se adaptó a la forma cilíndrica de esta especie.

#### **7.4 Contenido relativo de agua (CRA)**

El CRA es la expresión más usada para medir el nivel de agua de un tejido. Es una medida del contenido de agua respecto al total de agua que este puede almacenar, se expresa como porcentaje y permite conocer el estado hídrico de la planta (Argentel *et al.*, 2006). Para determinarlo, al final del experimento se tomó una muestra del tejido de las hojas en agaváceas y de los tallos en cactáceas, de tres plantas en riego y tres en sequía. Para obtener la muestra en cactáceas se utilizó un sacabocados. A cada muestra se le tomó el peso fresco, posteriormente se colocaron en frascos y se sumergieron en agua destilada para obtener el peso túrgido. Posteriormente se colocaron en la estufa a una temperatura  $\approx 60^{\circ}\text{C}$  durante 48 horas para determinar el peso seco del tejido.

El CRA se calculó mediante la fórmula:  $\text{CRA} = (\text{PF}-\text{PS})/(\text{PT}-\text{PS}) * 100$ , en donde :

PF = peso fresco de la muestra (g)

PS = peso seco (después de 48 horas en estufa)

PT = peso fresco a máxima saturación o Peso Túrgido

#### **7.5 Acidez titulable**

La fotosíntesis CAM está definida por una fluctuación diurna de acidez titulable, representada por el ácido málico y cítrico principalmente (Ting, 1985). Para determinar la acidez se tomó una muestra de tejido de aproximadamente  $0.589 \text{ cm}^2$  utilizando un sacabocados. Se usaron tres plantas por especie de cada tratamiento, al pre-amanecer y al atardecer, las cuales se conservaron en etanol al 70% y posteriormente se hirvieron para evaporar el etanol. Después los extractos de cada muestra se valoraron por titulación a un pH de 7, agregándole NaOH a una concentración de 0.005 N.



## 7.6 Evaluación de la conductividad hidráulica teórica (Kh)

La conductividad hidráulica teórica ( $K_h$ ,  $m^4 MPa^{-1} s^{-1}$ ) se calculó de acuerdo a la Ley de Poiseuille (Gibson *et al.*, 1985; Ewers y Fisher, 1989):

$$K_h = \frac{\pi \sum d_i^4}{128 \eta}$$

en la cual  $\eta$  es la viscosidad del fluido ( $1.002 \times 10^{-3}$  Pa.s) y  $d_i$  es el diámetro del vaso en metros. Ya que esta conductancia indica la facilidad para permitir el flujo de agua a través de los vasos y traqueidas (Gibson *et al.*, 1985).

## 7.7 Diámetro y longitud de las raíces

Con el fin de determinar si el desplazamiento de la planta al interior del suelo (enterramiento) fue ocasionado por la contracción de la raíz y no por la deshidratación en el tallo de las plantas, al final del experimento se seccionaron las raíces de tres individuos por cada especie, para ambos tratamientos. Posteriormente cada raíz se escaneó y mediante el programa WinFolia se obtuvieron las medidas del diámetro y la longitud de cada una de las raíces.

## 7.8 Microtecnica de la raíz

El análisis de la anatomía de las raíces se llevó a cabo en el Instituto de Investigación de Zonas Desérticas de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí.

Se utilizaron tres plantas por especie, con y sin tratamiento de riego. Se realizaron cortes en la zona basal (cercana al tallo) de la raíz, los cuales se fijaron en una solución de glutaraldehído al 2% durante 24 horas. Posteriormente se siguió la técnica descrita en Méndez-Hurtado (2010). Las muestras se

deshidrataron mediante una serie etanólica ascendente a diferentes concentraciones, posteriormente se infiltraron en una serie ascendente de solución de glicol-metilmacrilato (Technovit 7000) y etanol para después incluir cada muestra en una solución de glicol-metilmacrilato al 100% con endurecedor a temperatura ambiente. Cada muestra se seccionó para obtener cortes longitudinales y transversales de 3  $\mu\text{m}$  en un microtomo rotatorio (LEICA RM2125RT). Se realizaron preparaciones fijas tiñéndolas con Cresyl-blue al 2% en solución acuosa. Posteriormente, se observaron en un microscopio óptico (LEICA DM 2000) a 10x, 20x y 40x. A cada muestra se le tomaron fotografías con una cámara LEICA EC3; con la finalidad de caracterizar la anatomía de la raíz y mediante el programa ImageJ 1.45 (Wayne Rasband National Institute of Health, USA) se obtuvo el diámetro de los vasos para calcular la  $K_h$  teórica.

## 8. Análisis estadísticos

A nivel morfológico, los datos del desplazamiento del tallo al interior del suelo (enterramiento) se analizaron mediante un análisis de varianza (ANOVA) factorial de medidas repetidas, en las que los factores fueron la especie (cada especie considerada como un nivel) y el tratamiento (dos niveles: riego y sequía). Las medidas repetidas se registraron al inicio y final del experimento y la variable de respuesta fue el desplazamiento del tallo en el suelo. Se realizaron pruebas de Tukey cuando hubo efectos significativos, con el fin de determinar cómo fueron las diferencias.

Los datos correspondientes a la fluorescencia de la clorofila ( $\Phi$ PSII, NPQ y ETR) se analizaron mediante un ANOVA factorial de medidas repetidas, en las que los factores fueron la especie (cuatro niveles) y el tratamiento (dos niveles: riego y sequía). Las medidas repetidas fueron las distintas horas del día (6:00, 9:00, 12:00, 15:00 y 18:00 horas). Las variables de respuesta fueron el diferencial del  $\Phi$ PSII, del ETR y del NPQ; es decir, se evaluó el diferencial de los valores inicial y final de cada una de estas variables. Así mismo, para el caso de la conductancia estomática al final del experimento, los datos se analizaron mediante un ANOVA factorial de medidas repetidas, siendo los factores la especie y el tratamiento de riego. Se realizaron pruebas de Tukey cuando hubo efectos significativos, con el fin de determinar cómo fueron las diferencias.

Para determinar los puntos cardinales ( $ETR_{max}$  y  $PFD_{sat}$ ) de las respuestas instantáneas en las curvas de luz se realizó el ajuste de una función exponencial utilizando el programa Sigma Plot de SPSS Inc. (San Rafael, California, EE.UU.), siguiendo el método de Rascher *et al.* (2000) mediante la siguiente ecuación:

$$f(x) = a(1 - e^{-bx}),$$

en donde a y b son parámetros independientes. Con los resultados de esta ecuación se determinó el valor de a= ETR máximo y el PPFD de saturación.

Para los datos de acidez, contenido relativo de agua (CRA), Kh teórica, diámetro de los vasos, diámetro y longitud de raíces se realizaron ANOVAs bifactoriales, en donde la especie y el tratamiento fueron los factores. En el caso de la acidez y el CRA, los datos se transformaron mediante la función logaritmo natural y arcoseno respectivamente, con el fin de cumplir los supuestos requeridos para la realización de análisis de varianza paramétricos. Todos los análisis se realizaron con el programa Statistica (Statistical Analysis System 9.1).

## 9. Resultados

### 9.1 Contracción de las raíces

Al cuarto mes de los tratamientos de riego y sequía, ningún individuo de *Y. decipiens* mostró el típico “plegamiento” característico de este tipo de raíz (Fig. 1). *Agave salmiana* con riego tuvo raíces con y sin contracción en la misma planta, sin embargo, sin riego todas las raíces fueron contráctiles. Para *L. principis* y *T. schmidieckeanus* también se encontró contracción de raíces en el tratamiento sin riego (Fig. 2 A), mientras que con riego, no hubo presencia de este tipo de raíz (Fig. 2B).

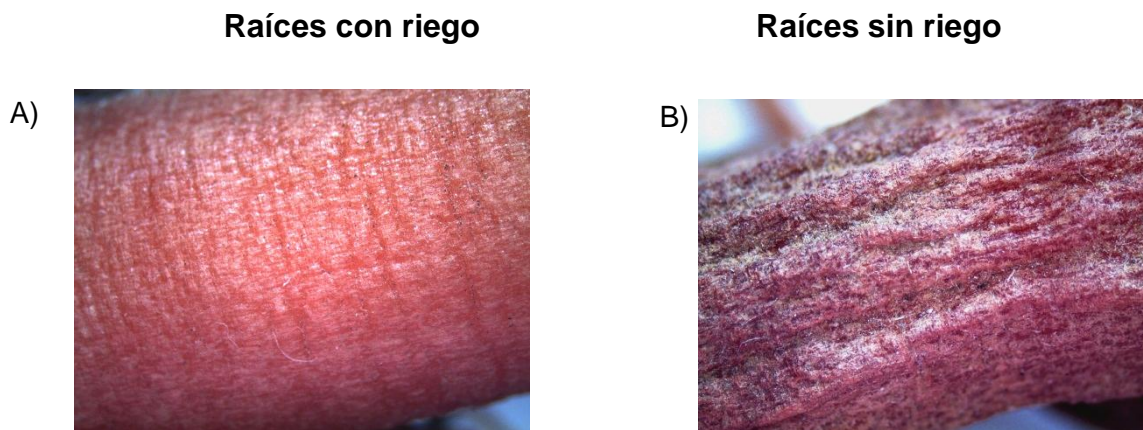
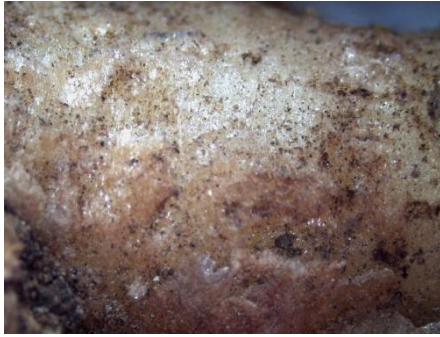


Figura 1. Raíces no contráctiles de *Yucca decipiens* después de cuatro meses de tratamiento bajo riego y sequía



*Agave salmiana*



*Leuchtenbergia principis*



*Turbinicarpus schmiedeckeanus*

Figura 2. Raíces con riego (sin contracción) excepto por *A. salmiana* que presenta los dos tipos de raíz en este tratamiento, y en sequía (con contracción) después de cuatro meses de ambos tratamientos.

## 9.2 Enterramiento por efecto de la contracción de la raíz

Respecto al desplazamiento de la planta hacia el interior del suelo, las agaváceas no presentaron “enterramiento” bajo riego constante (Fig. 3A y 4A) y sequía (3B y 4B), haciendo evidente que aunque *A. salmiana* si presenta contracción en la raíz, esta parece no influir en el movimiento (enterramiento) de la planta (Fig. 4B). En el caso de las cactáceas, sí se presentó un efecto de enterramiento de la planta en el suelo (Fig. 5B y 6B) en los individuos bajo sequía, los cuales presentaron raíces contráctiles (Fig. 2B).

**Plantas con riego**

**Plantas sin riego**

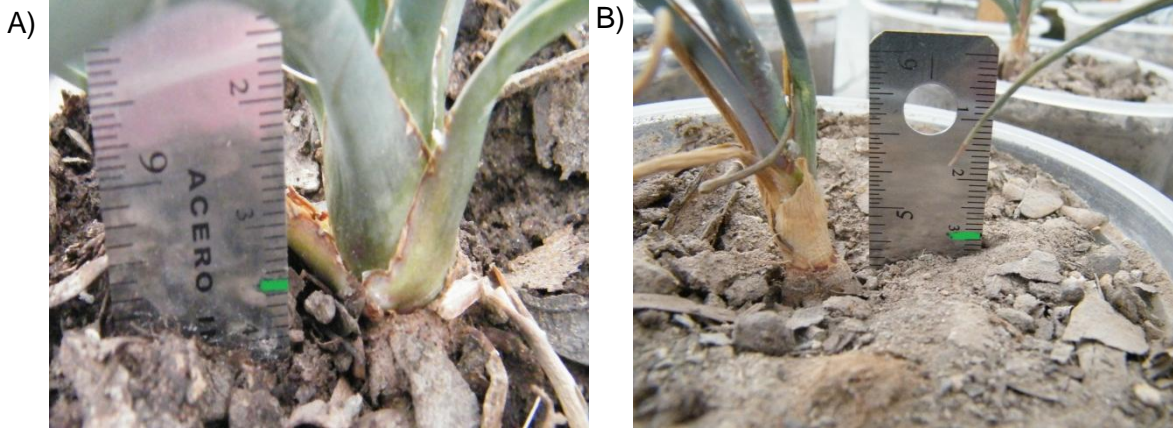


Figura 3. Movimiento de *Yucca decipiens* en riego (A) y sequía (B) al final del experimento (cuarto mes).



Figura 4. Movimiento de *Agave salmiana* en riego (A) y sequía (B) al final del experimento (cuarto mes).

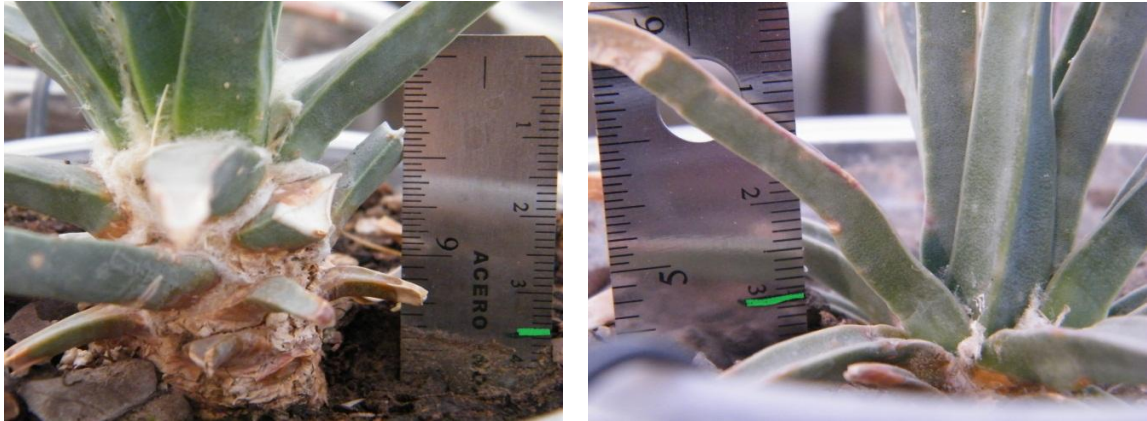


Figura 5. Movimiento de *Leuchtenbergia principis* en riego (A) y sequía (B) al final del experimento (cuarto mes).



Figura 6. Movimiento de *Turbinicarpus schmidickeanus* en riego (A) y sequía (B) al final del experimento (cuarto mes).

El fenómeno de “enterramiento” se presentó a partir de los tres meses de sequía en *L. principis* y *T. schmidickeanus*, con promedios de 0.74 y 0.5 cm, respectivamente, con un potencial hídrico del suelo ( $\Psi_s$ ) de -3.9 MPa (Fig. 7) alcanzando un máximo de enterramiento de 0.92 y 0.64 cm, respectivamente, en el cuarto mes de sequía ( $\Psi_s = -4.9$  MPa) (Fig. 7). El diferencial de enterramiento solo fue significativo para las cactáceas en sequía, mientras que en las agaváceas no hubo diferencias significativas entre tratamientos (Fig. 8).



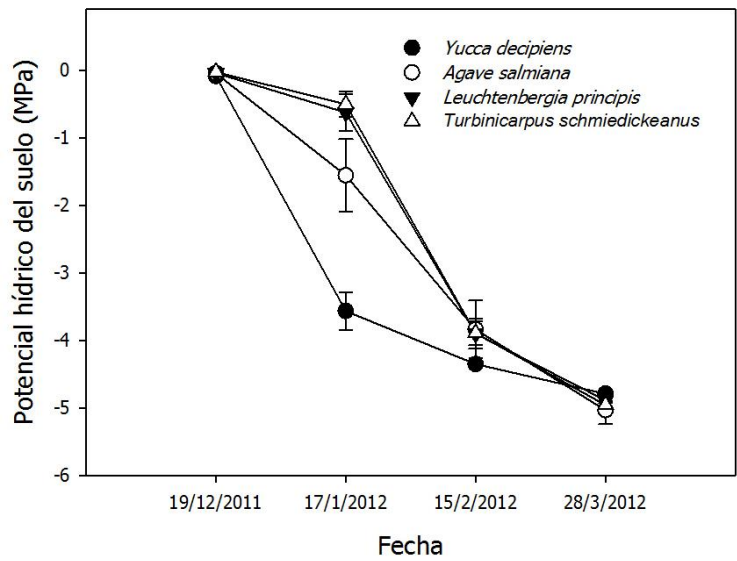


Figura 7. Potencial hídrico del suelo ( $\Psi_s$ ) durante cuatro meses sin riego para las cuatro especies analizadas.

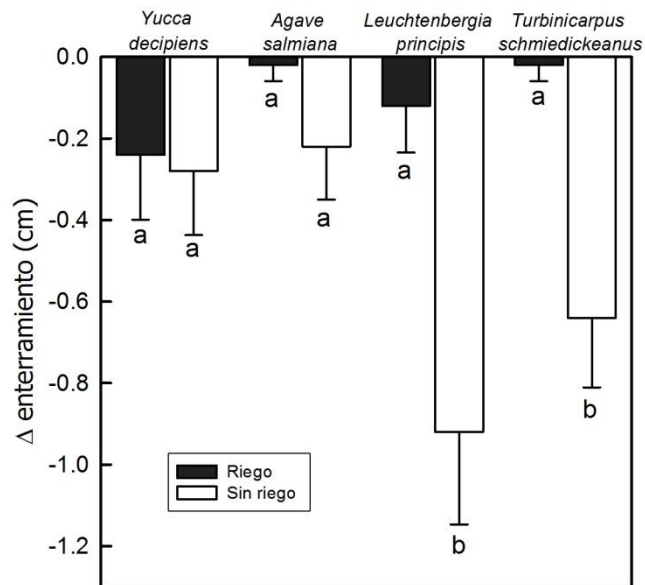


Figura 8. Diferencial del desplazamiento de la planta en el suelo (enterramiento) de las cuatro especies ( $F = 11.8028$ ,  $p < 0.05$ ). Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes señalan diferencia estadística de acuerdo a la prueba de Tukey,  $n = 3$ .

### 9.3 Eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi$ PSII)

La interacción de los factores fue significativa para la eficiencia cuántica del fotosistema II (Tabla 1). Las agaváceas *A. salmiana* y *Y. decipiens*, así como la cactácea *L. principis*, mostraron menor diferencial de la eficiencia cuántica sin riego que con riego, las horas de mayor estrés fueron entre las 9:00 y las 15:00 horas. Bajo sequía la especie que mostró menor diferencial de eficiencia cuántica fué *Y. decipiens* (Fig. 9).

Tabla 1. Análisis de varianza de medidas repetidas para el diferencial de la eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi$ PSII).

$\Phi$ PSII	DF	F	p
Tratamiento*Especie	3	6.36	<0.002
Tiempo*Tratamiento	4	14.25	<0.0001
Tiempo*Especie	12	8.52	<0.0001
Tiempo*Tratamiento* Especie	12	10.70	<0.0001

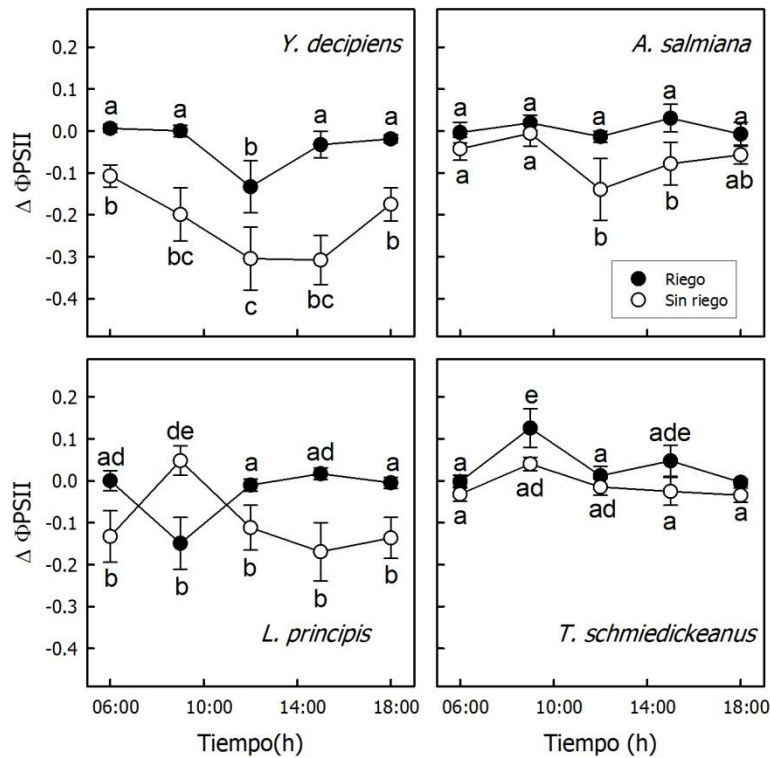


Figura 9. Diferencial de la eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi$ PSII) para las cuatro especies bajo ambos tratamientos, tomadas a partir de las 06:00 a las 18:00 horas cada tres horas al final e inicio del experimento. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes señalan diferencia estadística de acuerdo a la prueba de Tukey.

#### 9.4 Disipación no fotoquímica (NPQ) y tasa de transporte de electrones (ETR)

La interacción Tiempo X Tratamiento no fue significativa para la disipación no fotoquímica, pero las demás interacciones sí (Tabla 2). El diferencial en el NPQ fue mayor en riego que en sequía para *Y. decipiens* a las 09:00 y a las 15:00 horas (Fig. 10). También fue mayor en riego que en sequía para *A. salmiana* a las 12:00 y a las 13:00 horas. En *A. salmiana* difirió entre tratamientos a partir de la hora de mayor estrés hasta las 18:00 horas. En ambas cactáceas, *L. principis* y *T. schmidickeanus*, no hubo diferencias significativas entre tratamientos, con excepción de *L. principis* a las 9:00 horas (Fig.10).

Tabla 2. Análisis de varianza de medidas repetidas para el diferencial de la disipación no fotoquímica (NPQ).

NPQ	DF	F	p
Tratamiento*Especie	3	7.01	<0.001
Tiempo*Tratamiento	3	0.89	0.446
Tiempo*Especie	9	11.68	<0.0001
Tiempo*Tratamiento*Especie	9	7.78	<0.0001

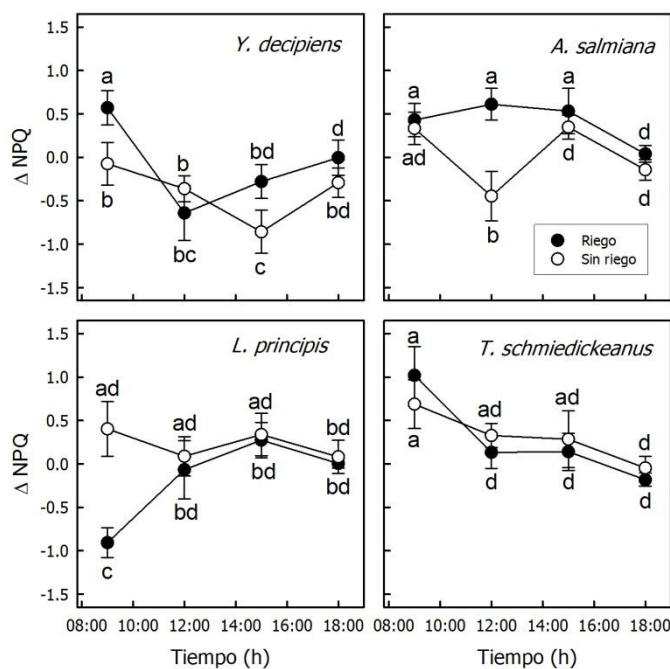


Figura 10. Diferencial de la disipación no fotoquímica (NPQ) bajo ambos tratamientos tomadas a partir de las 06:00 a las 18:00 horas, cada tres horas, al final e inicio del experimento. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes señalan diferencia estadística de acuerdo a la prueba de Tukey.

De las cuatro interacciones posibles de los efectos tiempo, especie y tratamiento, sólo la interacción Tiempo X Especie fue significativa en el diferencial de la tasa de transporte de electrones (ETR) (Tabla 3). *Y. decipiens* disminuyó su ETR al mediodía pero se recuperó al atardecer; en cambio, *A. salmiana*, *L.*

*principis* y *T. schmiedeckeanus* aumentaron su ETR al mediodía y disminuyó al atardecer. En *Y. decipiens* y *A. salmiana* en riego y sequía solo fue diferente a las 12:00 hrs al igual que en cactáceas, aunque esta diferencia fue menor en el caso de *Y. decipiens* (Fig. 11), a diferencia de las otras tres especies.

Tabla 3. Análisis de varianza de medidas repetidas para el diferencial de la tasa de transporte de electrones (ETR).

	ETR	DF	F	p
Tratamiento*Especie		3	3.28	0.033
Tiempo*Tratamiento		2	0.09	0.911
Tiempo*Especie		6	35.45	<0.0001
Tiempo*Tratamiento*Especie		6	1.41	0.224

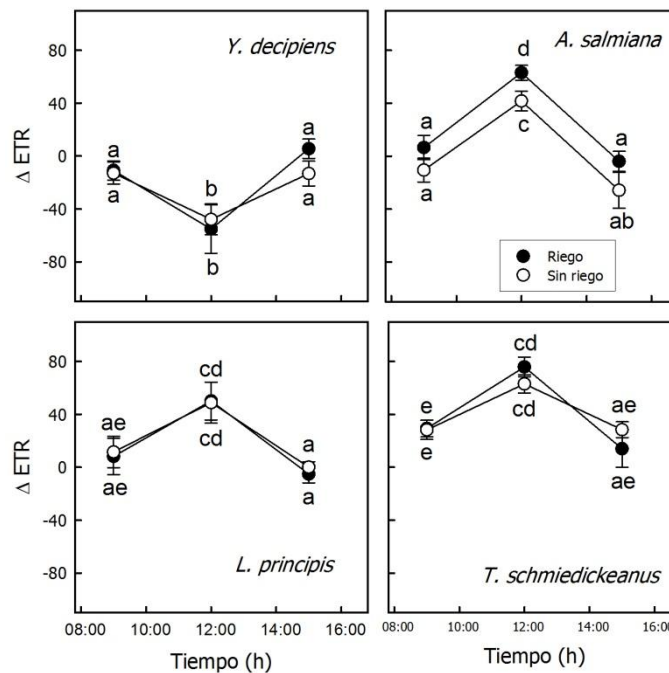


Figura 11. Diferencial de la tasa de transporte de electrones (ETR) bajo ambos tratamientos tomadas a partir de las 06:00 a las 18:00 hrs cada tres hrs al final e inicio del experimento. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes señalan diferencia estadística de acuerdo a la prueba de Tukey.

## 9.5 Respuesta instantánea de las curvas de luz

Los puntos cardinales de curvas de respuesta a la luz son  $ETR_{max}$  y densidad de flujo de fotones fotosintéticos a saturación ( $PPFD_{sat}$ ) (Rascher *et al.*, 2000). Las dos especies de agaváceas se ajustaron a través de una función exponencial ( $f(x) = a(1 - e^{-bx})$ ) con valores altos de  $ETR_{max}$  y de  $PPFD_{sat}$ , tanto en riego como en sequía ( $P < 0.0001$ ). Para las cactáceas, con excepción de *L. principis* con riego, no se obtuvo el ajuste de la curva, probablemente debido a los valores tan bajos de  $ETR_{max}$  que presentaron (Figura 12). Las funciones ajustadas describen la manera como los valores de eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ) dependen de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos ( $PPFD$ ) bajo condiciones de estado estable ( $\Phi_{PSII}$  ambiental) y durante cambios rápidos de  $PPFD$  en las curvas de luz instantáneas realizadas ( $\Phi_{PSII}$  curvas de luz).

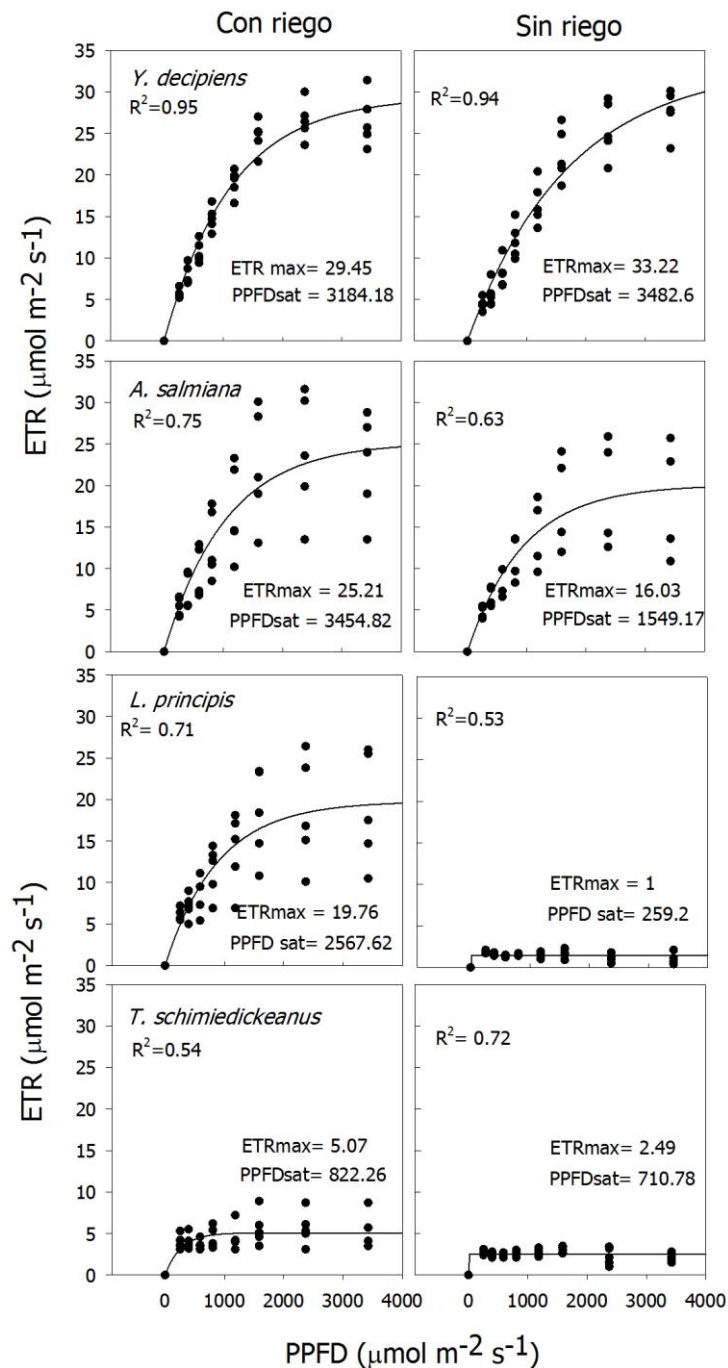


Figura 12 Curvas de respuesta de luz instantánea, ajuste entre los puntos cardinales tasa de transporte de electrones (ETR) y la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) en cuatro especies suculentas después de cuatro meses con riego y sin riego. Todos los datos se ajustaron mediante una función exponencial de acuerdo a Rascher *et al.* (2000) para determinar los puntos cardinales de ETRmax y PPFDsat.

## 9.6 Conductancia estomática ( $g_s$ )

Para *Y. decipiens* la apertura de los estomas se dio durante las 24 horas del día, teniendo mayor conductancia en riego que sin riego con excepción de las 12 horas, tiempo en el que los estomas estuvieron cerrados en ambos tratamientos, y a las 21 horas se mostraron abiertos de manera similar en riego y sin riego, aunque no hubo diferencias significativas entre tratamientos. En el caso de *A. salmiana* fue significativamente diferente en el tratamiento de riego ( $F= 27.69$ ,  $P= 0.0009$ ) presentó apertura de estomas nocturno con excepción de un pequeño pico de apertura estomática al mediodía. De manera contraria, sin riego la apertura de estomas fue mínima durante el curso del día. La cactácea *L. principis* mostró apertura estomática durante las 24 horas tanto en riego como sin riego; sin embargo, los valores fueron muy bajos y no significativamente diferentes entre ellos (Fig. 13).

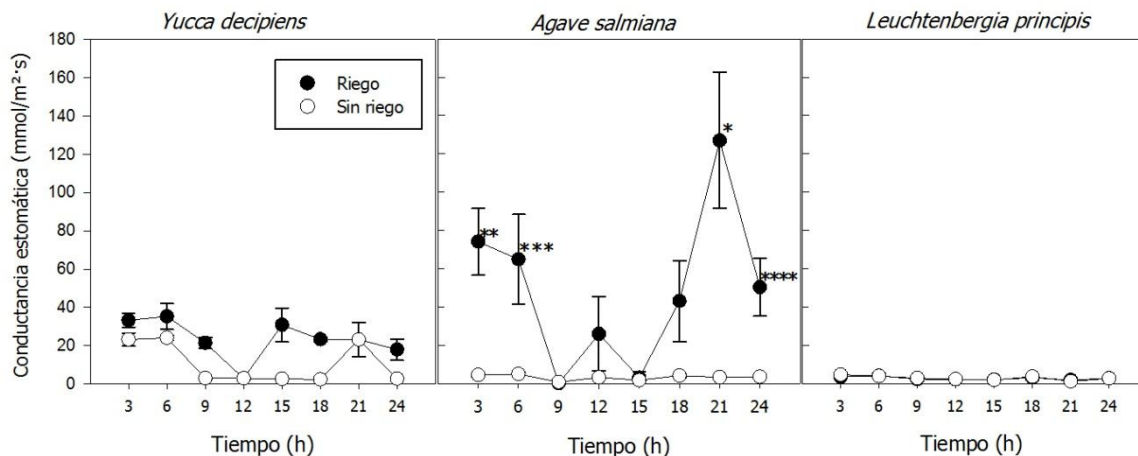


Figura 13. Comportamiento durante 24 horas de la conductancia estomática ( $g_s$ ) de tres de las cuatro especies analizadas al final del periodo de experimentación (cuatro meses). Los asteriscos indican las diferencias significativas. Las barras verticales señalan el error estándar,  $n= 3$ .



### 9.7 Contenido relativo de agua

En las cuatro especies, el contenido relativo de agua (CRA) fue mayor en las plantas bajo tratamiento de riego (97.74%) que sin riego (55.51%;  $F= 138.4$ ,  $P<0.00001$ ). No se encontraron diferencias significativas entre especies, en *Y. decipiens* con riego el CRA fue de  $95.7 (\pm 2.7)$  y de  $100 (\pm 4.3)$  para *A. salmiana* y *T. schmiedickeanus* ( $\pm 23.8$ ). Mientras que para las plantas sometidas a déficit hídrico el CRA fue de  $60.9 (\pm 4.4)$  en *Y. decipiens*,  $58.3 (\pm 12.7)$  en *A. salmiana*,  $52.7 (\pm 2.9)$  en *L. principis* y  $46.4 (\pm 2.5)$  en *T. schmiedickeanus* (Fig. 14).

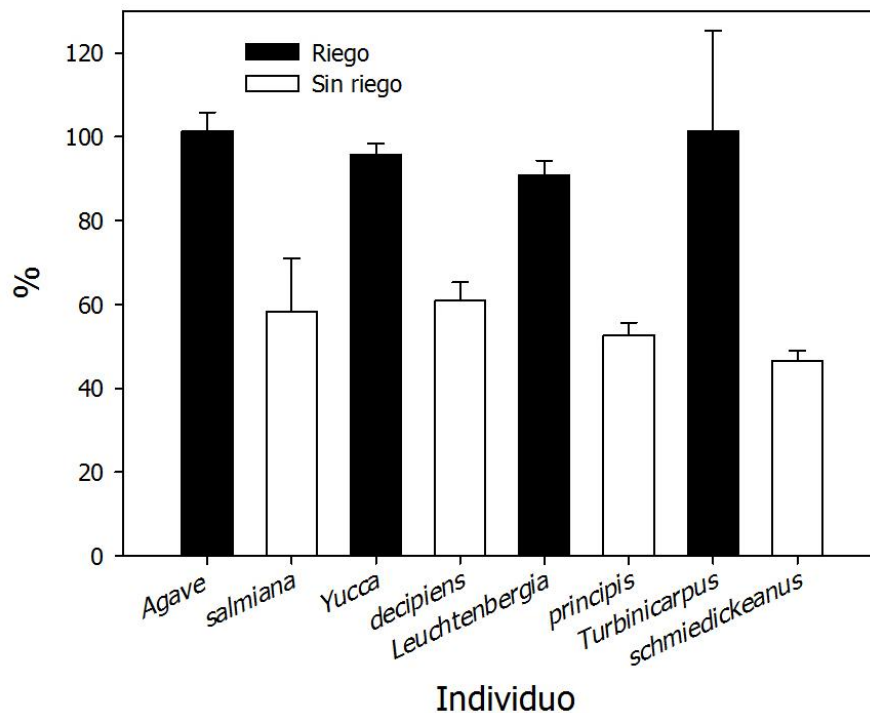


Figura 14. Contenido relativo de agua calculado para las cuatro especies al cuarto mes de los tratamientos. Las barras verticales señalan el error estándar,  $n= 3$ .

### 9.8 Acidez titulable

El efecto de las especie y el tratamiento no fue significativo en el diferencial de la acidez titulable ( $F= 2.197$ ,  $P= 0.128$ ). Sobresalió *A. salmiana* por mostrar una tendencia de diferencial de acidez en riego que sin riego. Un efecto contrario se registró en *L. principis* sin riego (Fig. 15).

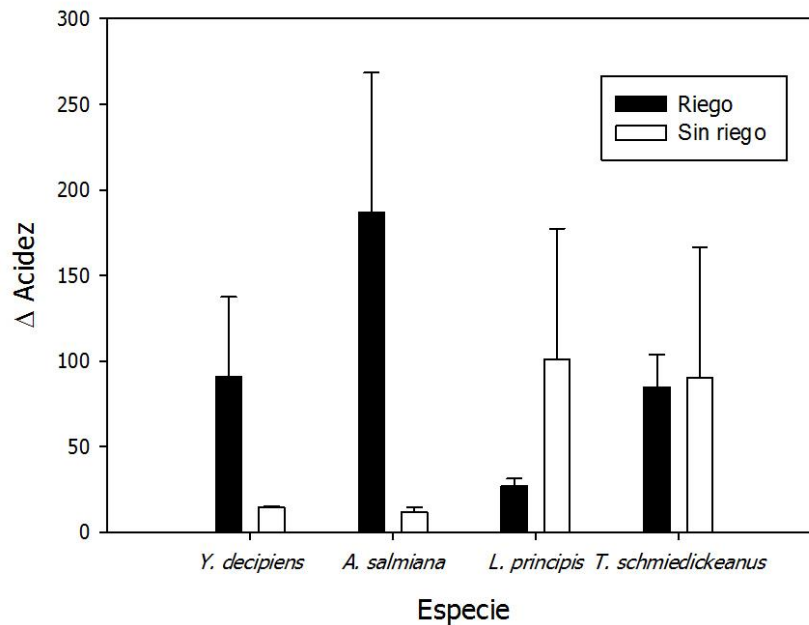


Figura 15.  $\Delta$  acidez de las cuatro especies analizadas bajo condiciones de riego y sequía al final del experimento (cuarto mes). Las barras verticales señalan el error estándar,  $n= 3$ .

### 9.9 Diámetro de los vasos y conductividad hidráulica teórica (Kh)

El diámetro de los vasos fue afectado significativamente por la especie ( $F=28.357$ ,  $P<0.00001$ ) y el tratamiento ( $F=32.378$ ,  $P<0.00001$ ). Se encontró mayor diámetro de vasos con riego que sin riego en *L. principis*, las otras tres especies mostraron diámetro de vasos de tamaño estadísticamente similar en las dos condiciones de disponibilidad de agua. El mayor diámetro de los vasos lo presentan las plantas con riego en cada una de las especies (Tabla 4).

Solamente la especie afectó significativamente la conductividad hidráulica teórica (Kh) (F=5.58, P<0.005) y la interacción no fue significativa. *L. principis* presentó el valor más alto de Kh, con diferencia estadística respecto a las otras.

Tabla 4. Diámetro de los vasos y Conductividad hidráulica teórica (Kh), los asteriscos indican las diferencias significativas entre tratamientos para cada especie.

Especie	Diámetro de los vasos ( $\mu\text{m}$ )		Kh teórica ( $\text{m}^4 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	
	Con riego	Sin riego	Con riego	Sin riego
<i>Y. decipiens</i>	8.35	7.64	1.11E-17	7.26E-18
<i>A. salmiana</i>	9.7	8.07	1.96E-17	2.04E-17
<i>L. principis</i>	13.65*	10.33	4.81E-16*	1.55E-16
<i>T. schmidickeanus</i>	11.57	9.32	3.76E-17	1.34E-17

### 9.10 Longitud y diámetro de las raíces

La longitud de las raíces fue afectada significativamente por la especie (F=148.03, P<0.00001), el tratamiento (F=36.9, P<0.00001) y la interacción especie X tratamiento también fue significativa (F=21.15, P<0.00001). Para *A. salmiana* con riego no hubo diferencias entre la longitud de la raíz contráctil y no contráctil (F=10.8; P=0.007), mostrando valores promedio de  $11.8 \pm 0.33$  y de  $11.6 \pm 0.46$ , respectivamente. Con déficit hídrico, todas las raíces de *A. salmiana* fueron contráctiles y su longitud fue de  $12.18 (\pm 0.6)$ . En el caso de *Y. decipiens* con riego y sin riego, en la que ninguna de sus raíces mostró contracción, la longitud fue estadísticamente similar ( $11.4 \pm 0.8$  y  $12.8 \pm 0.12$ , respectivamente). La longitud de la raíz de *L. principis* con riego fue de casi el doble que la de la raíz contráctil sin riego,  $6.74 (\pm 0.5)$  y  $3.37 (\pm 0.3)$ , respectivamente. Finalmente, la raíz de *T. schmidickeanus* sin contracción tuvo mayor longitud ( $8.53 \pm 0.53$ ) que la contráctil

( $1.99 \pm 0.45$ ), siendo muy evidente en el caso de las cactáceas que existe un acortamiento longitudinal en el eje de la raíz debido al plegamiento de ésta (Fig. 16A). Por otra parte, la anchura de la raíz fue diferente significativamente entre especies ( $F=122$ ,  $P<0.00001$ ) y tratamientos ( $F=6.54$ ,  $P<0.00001$ ), pero la interacción especie X tratamiento fue marginal ( $F=3.14$ ,  $P=0.05$ ), siendo las cactáceas las que mostraron un valor mayor del ancho de su raíz comparado con el de las agaváceas (Fig. 16 B).

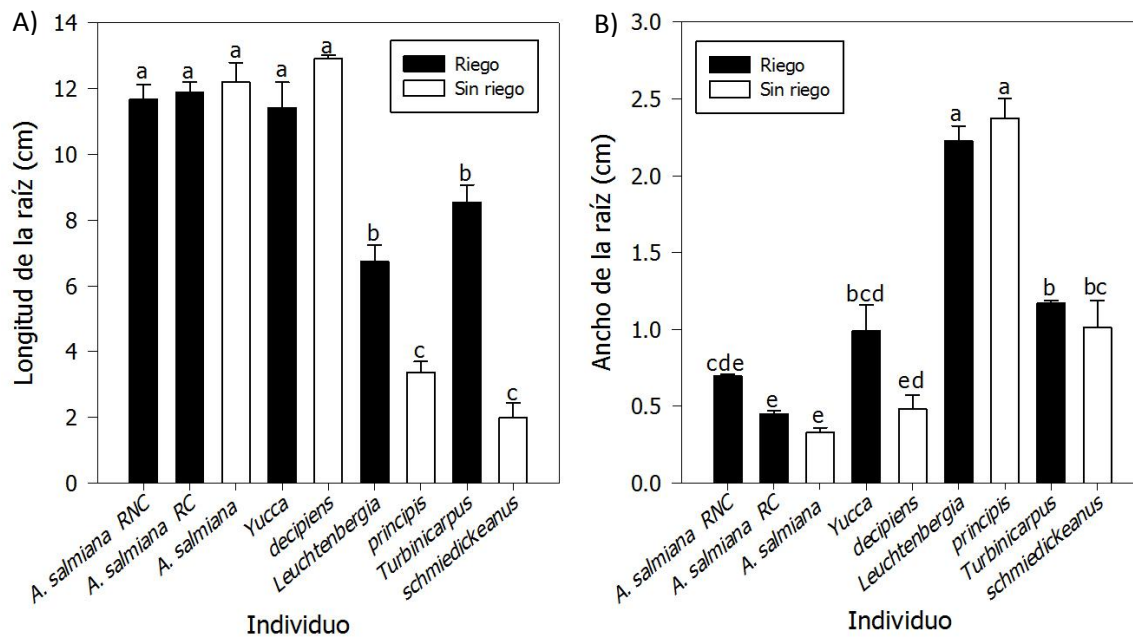


Figura 16. Longitud (A) y anchura (B) de las raíces de cada especie en ambos tratamientos después de la cosecha de las plantas al final del experimento. RC= Raíz contráctil y RNC= Raíz no contráctil. Las barras verticales indican el error estándar (n=3). Letras diferentes señalan diferencia estadística de acuerdo a la prueba de Tukey ( $\alpha=0.05$ ).

## 10. Descripción de la anatomía de la raíz

### 10.1 *Yucca decipiens*

En las plantas con riego, la sección transversal de la raíz (ST) muestra que la epidermis tiene de dos a tres hileras de células con paredes delgadas, mientras que la exodermis muestra una sola hilera de células no suberificadas (Fig. 17 A). Las células del córtex son de forma regular y en la parte interna son más pequeñas, pero mantienen su forma redondeada (Fig. 17 B). La endodermis es característica de monocotiledóneas, con células rectangulares. Esta especie presenta crecimiento secundario anómalo añadiendo haces vasculares y parénquima al cuerpo primario. Las fibras tienen paredes delgadas y el lumen amplio (Fig. 17 C).

En el caso de los individuos sin riego, en ST se observa que la epidermis está formada por cuatro hileras de células y tiene forma crestada, al igual que la exodermis (Fig. 17 D) con abundantes almidones. Las células del córtex tuvieron forma más regular hacia el exterior y radialmente alargadas hacia la endodermis, formando aerénquima hasta la región externa del córtex (Fig. 17 E). El crecimiento secundario es igual al de las plantas con riego, aunque los vasos son más pequeños. La endodermis tiene células grandes y de forma irregular; se encontraron células mucilaginosas asociadas al floema, las fibras presentan paredes engrosadas y lumen reducido (Fig. 17 F).

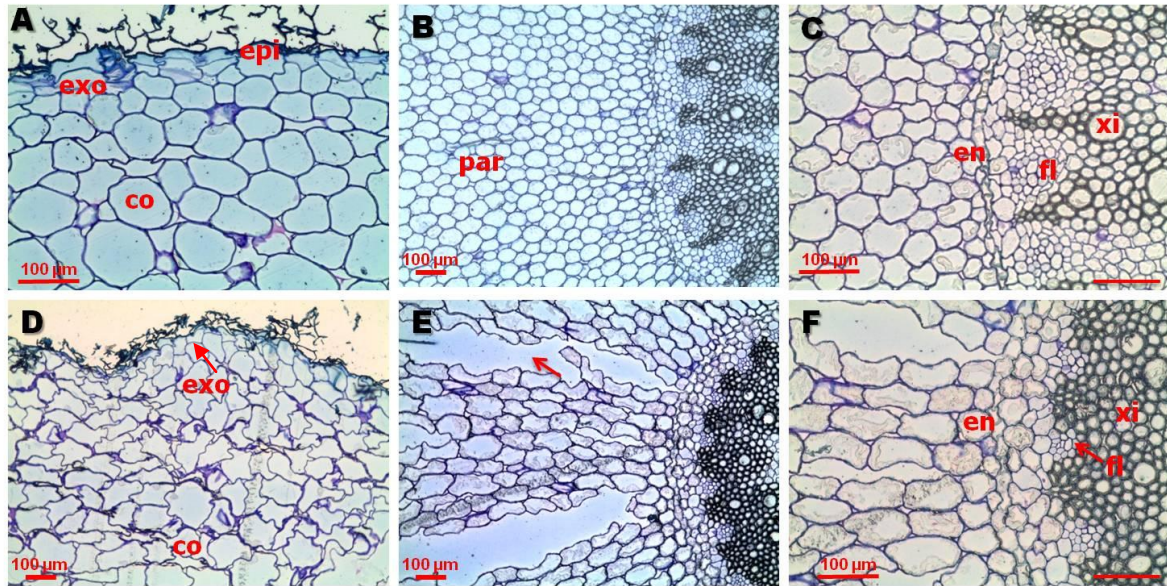


Figura 17. Raíces contráctiles de *Yucca decipiens*. Sección Transversal. Con riego, A: epidermis y exodermis, las células del córtex de forma regular; B: células de parénquima turgentes; C: endodermis, floema y xilema. Sin riego, D: exodermis de forma crestada (flecha) y células del córtex de forma irregular; E: aerénquima (flecha) en la región del córtex; F: endodermis con células grandes y de forma irregular, floema asociado a células de mucílago (flecha). co= córtex, en= endodermis, epi= epidermis, exo= exodermis, fl= floema, mx= metaxilema.

## 10.2 *Agave salmiana*

Para las raíces no contráctiles (RNC) con riego la epidermis tiene varias hileras de células. Las células corticales de la exodermis son grandes (Fig. 18. A), las células del córtex son de forma regular y se van haciendo más pequeñas hacia la endodermis (Fig. 18 B), el parénquima tiene numerosos espacios y la endodermis no muestra contenidos, en el cilindro vascular la producción de haces vasculares es continua (Fig. 18 C). En las raíces contráctiles (RC) con riego en corte transversal la epidermis está constituida por varias hileras de células, la exodermis se encuentra más suberificada (Fig. 18 D) y las células de parénquima cortical en varias hileras cerca de la endodermis están colapsadas radialmente (Fig. 18 E), en el interior de las células de la endodermis se aprecian contenidos (Fig. 18 F).

En las plantas sin riego la epidermis y la exodermis también presentan varias hileras de células, pero en la exodermis se colapsan radial y tangencialmente, se pueden apreciar ondulaciones en las hileras de células en forma de crestas (Fig. 18 G). Las células cercanas a la exodermis son de forma irregular y no disminuyen de tamaño hacia la endodermis pero siguen siendo de forma poco regular, son alargadas radialmente con abundantes almidones sobre todo en la zona de la endodermis, se observa aerénquima en el córtex hasta el cilindro vascular (Fig. 18 H), en la endodermis se observan contenidos al igual que la RC con riego. En el cilindro vascular se aprecian los vasos de xilema con numerosas fibras de paredes más gruesas (Fig. 18 I) y lumen reducido.

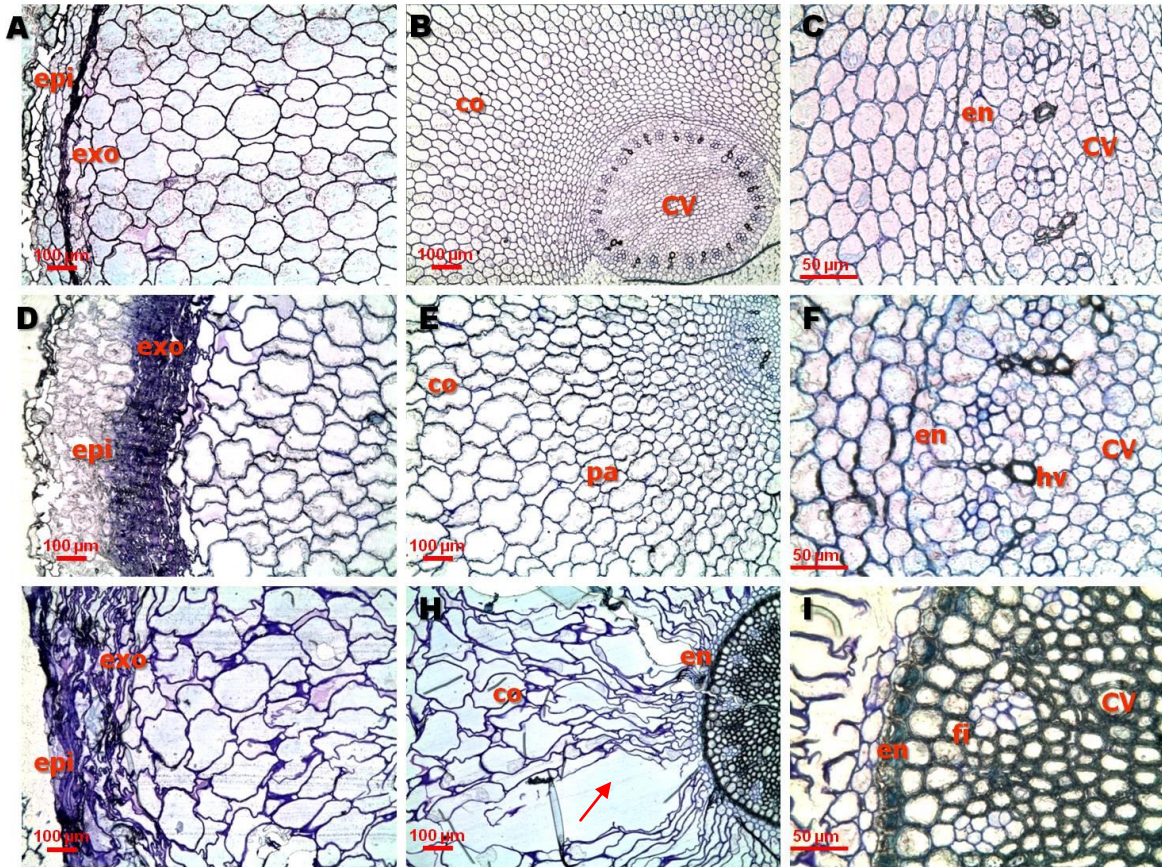


Figura 18. Raíces de *Agave salmiana*. Sección Transversal. Con riego, raíz no contráctil A: epidermis, exodermis y región externa del córtex con células de parénquima; B: células de parénquima en el córtex de forma regular y más reducidas en la región interior del córtex cerca de la endodermis; C: Endodermis sin contenidos. Con riego, raíz contráctil D: exodermis suberificada; E: células de parénquima de forma irregular en la región del córtex; F: Endodermis con contenidos. Sin riego, G: exodermis con varias hileras de células colapsadas radial y tangencialmente, suberificadas; H: células del córtex de forma irregular y aplastadas radialmente, del mismo tamaño hacia la endodermis y presencia de lagunas corticales o aerénquima (flecha); I: Endodermis con abundantes contenidos, cilindro vascular con numerosas fibras de paredes gruesas. co= córtex, CV= cilindro vascular, en= endodermis, epi= epidermis, exo= exodermis, fi= fibras, hv= haz vascular, pa= parénquima.



En las raíces contráctiles bajo riego en corte longitudinal de *A. salmiana* la endodermis es ondulada (Fig. 19 A) al igual que los vasos de xilema (Fig. 19 B). Para las raíces sin contracción las células del córtex y de la endodermis son de paredes muy delgadas con abundantes almidones y vasos muy largos (Figs. 19 D y E). La longitud de las células del córtex externo son más largas y más grandes que en el interno. Los elementos de vaso son ondulados y cortos al igual que los de raíces que presentan contracción.

En las plantas sin riego la epidermis y exodermis son crestadas al igual que *Y. decipiens*, las células son alargadas hacia afuera en el córtex medio y externo con abundantes almidones, el córtex también muestra abundantes contenidos densos y oscuros (Fig. 19 C). Los elementos de vaso son curvos debido a la contracción (Fig. 19 C).

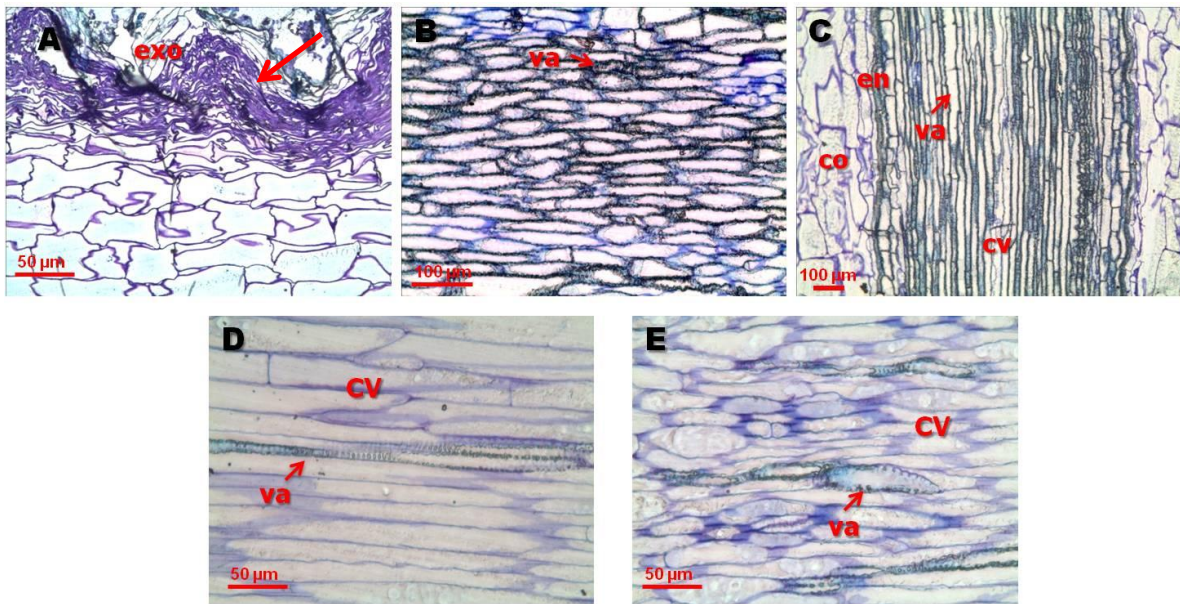


Figura 19. Raíces de *Agave salmiana*. Sección longitudinal. Con riego, A: exodermis crestada (flecha) en raíz contráctil (RC); B: elementos de vaso cortos en RC; Sin riego, C: endodermis ondulada y vasos sin ondulaciones aparentes (RC). Con riego, D y E: células del córtex con paredes delgadas y elementos de vaso largos (RNC). Escala: A, D, E= 40x; B = 20x y C= 10x; co= córtex, cv= cilindro vascular, en= endodermis, ex= exodermis, va= elementos de vaso.

### 10.3 *Leuchtenbergia principis*

En corte transversal las raíz del tratamiento con riego presenta en toda la región del córtex células de parénquima grandes y turgentes de forma regular (Fig. 20 A). Los radios son múltiples, bien alineados con células dilatadas y expandiéndose, con elementos de vaso y traqueidas de banda ancha (Fig. 20 B). El xilema secundario con vasos y una gran cantidad de TBA, la madera primaria solo presenta vasos; en la médula las células son turgentes con escasos espacios intercelulares, así mismo la endodermis no se encuentra bien definida (Fig. 20 C).

En el tratamiento sin riego, la peridermis de la raíz tiene tres capas de felógeno inactivo, las cuales están contraídas radialmente a diferencia de las de riego (Fig. 20 D). Las células de parénquima en los radios se observan aplastadas radialmente y se observa la presencia de lagunas corticales (Fig. 20 E). Al interior de la endodermis, el parénquima es turgente con presencia de haces vasculares dispersos (Fig. 20 F).

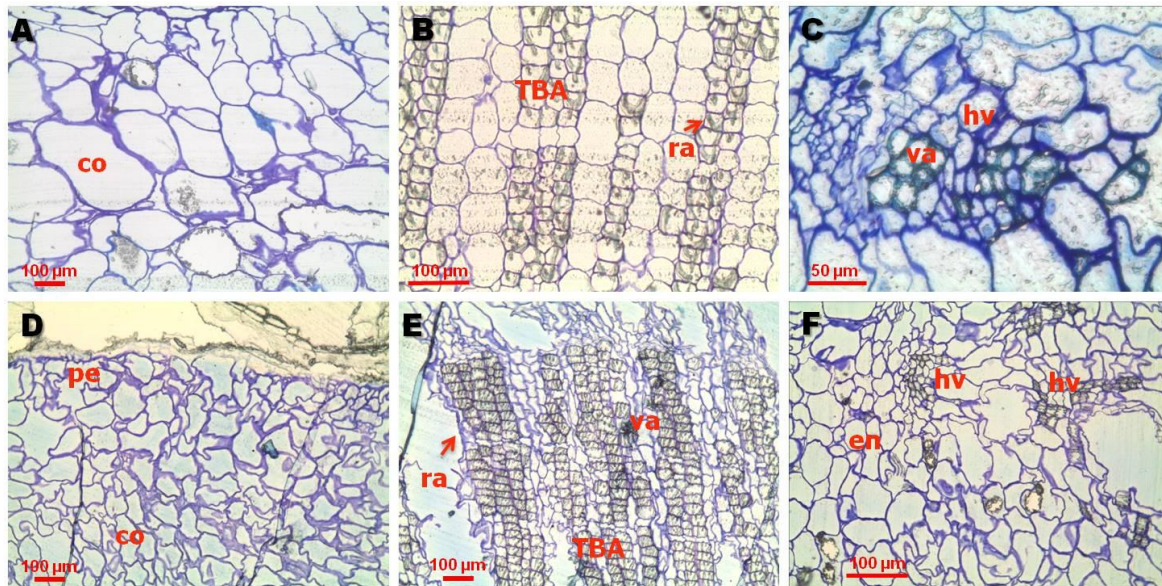


Figura 20. Raíces de *L. principis*. Sección transversal. Con riego, A: córtex con células grandes y turgentes; B: radios alineados con presencia de TBA; C: haz vascular con vasos. Sin riego, D: células de la epidermis contraídas radialmente; E: Radios con bundantes TBA y presencia de vasos; F: endodermis irregular y haces vasculares dispersos. co= córtex, en= endodermis, hv= haz vascular, pe= peridermis, ra= radios, TBA= traqueidas de banda ancha, va= vasos.

Las raíces del tratamiento de riego se observan en corte longitudinal con la peridermis ondulada, el córtex es amplio y tiene espacios intercelulares (Fig. 21 A), las TBA se disponen transversalmente y no hay células de mucílago (Fig. 21 B). La endodermis con haces vasculares no presenta suberificación y las células de la médula son turgentes (Fig. 21C). Sin riego las células del córtex se colapsan y no presentan espacios intercelulares (Fig. 21 D), las células del parénquima se contrajeron mostrando ondulaciones en las paredes. Las TBA son más cortas pero los vasos se mantienen rectos al igual que las TBA asociadas a ellos (Fig. 21 E). El cilindro vascular tomo una forma de zig-zag (Fig. 21 F). Para esta especie no se observaron contenidos de mucílago en ningún tratamiento.

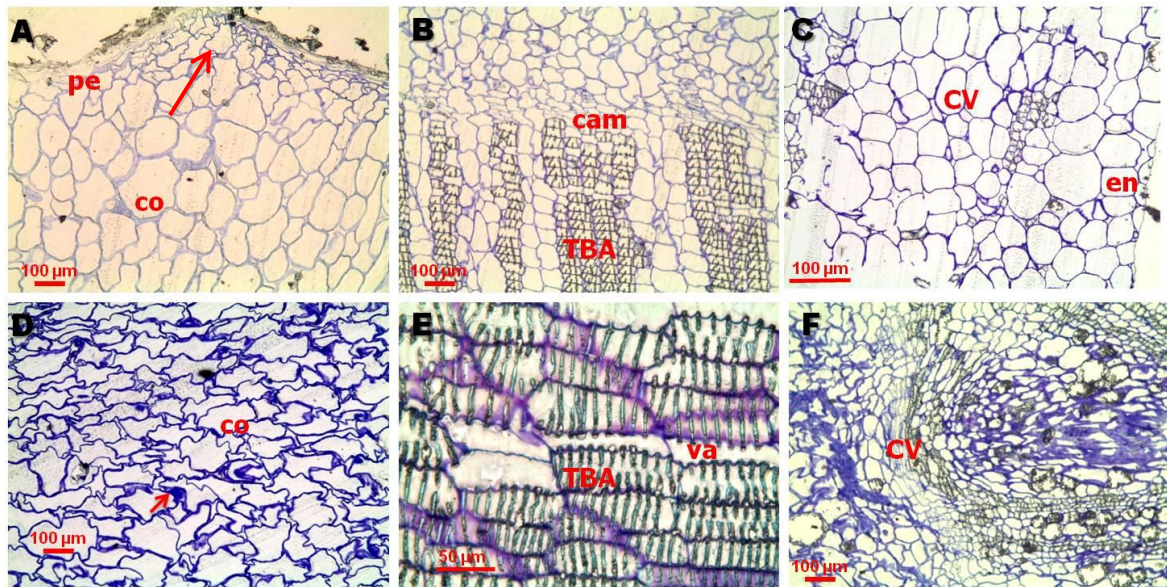


Figura 21. Raíces de *L. principis*. Sección longitudinal. Con riego, A: peridermis con ondulaciones (flecha), células parenquimatosas del córtex amplias; B: cambium activo; C: células de la medula turgentes, endodermis sin suberificar. Sin riego, D: células del córtex colapsadas; E: TBA y vasos rectos; F: cilindro vascular en forma de zig-zag. cam= cambium vascular, co= córtex, cv= cilindro vascular, en= endodermis, epi= epidermis, hv= haz vascular, TBA= traqueidas de banda ancha, va= vasos.

#### 10.4 *Turbinicarpus schmiedickeanus*

En las plantas con riego en corte transversal la peridermis tiene células turgentes de forma irregular, los radios son múltiples con células turgentes con abundantes células de mucílago y la región del cilindro vascular activa (Fig. 22 A). En corte longitudinal se abren muchos espacios, las bandas de las traqueidas están separadas en el córtex, en parénquima no están onduladas (Fig. 22 B). Para el caso sin riego en corte transversal la región del córtex es muy reducida y las células muy irregulares y se encuentran colapsadas (Fig. 22 D). El xilema secundario tiene células de mucílago muy irregulares.

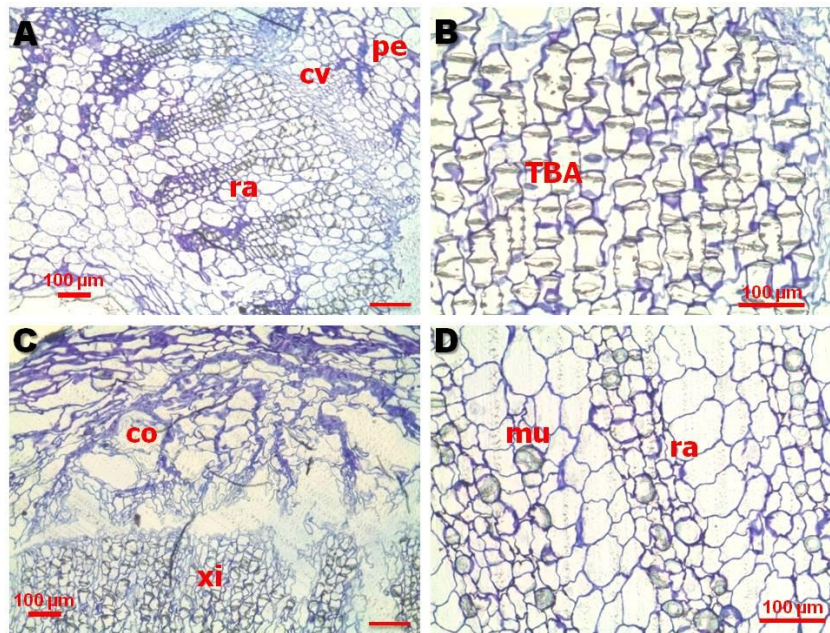


Figura 22. Raíces de *T. schmiedickeanus*. Sección transversal. Con riego, A: peridermis con células amplias, radios múltiples; sección longitudinal. B: TBA. Sin riego, sección transversal. C: córtex muy reducido con células muy irregulares; D: abundantes células con mucílago. co= córtex, cv= cilindro vascular, hv= haz vascular, me= medula, mu= mucílago, pe= peridermis, ra= radios, TBA= traqueidas de banda ancha, xi= xilema.

En plano longitudinal, la peridermis y el córtex se colapsan abriendo espacios (Fig. 23 A), el parénquima se ondula de manera similar y las TBA asociadas a este se contraen; pero los vasos asociados a las TBA permanecen intactos a diferencia de éstas (Fig. 23 B). La endodermis no se suberifica mientras que las células de la médula permanecen turgentes, presencia de vasos y espacios intercelulares (Fig. 23 C).

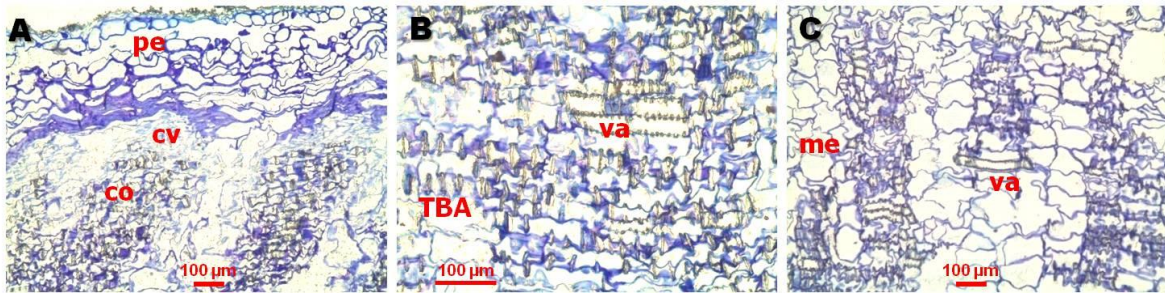


Figura 23. Raíz contráctil de *T. schmidickeanus sin riego*. A: peridermis y córtex colapsado; B: TBA contraídas, vasos alineados; C: células de la médula turgentes e irregulares. co= córtex, cv= cilindro vascular, me= médula, pe=peridermis, TBA= traqueidas de banda ancha, va= vasos.

## 11. Discusión

Se ha hipotetizado que la contracción de la raíz es una respuesta como sistema de protección (a través del posicionamiento de gran parte del tallo por debajo del suelo) contra altas temperaturas, las cuales pueden tener un impacto negativo en la supervivencia de las plantas (Garret *et al.*, 2010; Tessier, 2012). Las plantas suculentas pequeñas pueden verse beneficiadas por este tipo de raíz de diversas maneras. En el caso de las cactáceas *Leuchtenbergia principis* y *Turbinicarpus schmiedickeanus* presentaron enterramiento al tercer mes de déficit hídrico en el suelo, muy similar a lo publicado para *Ariocarpus fissuratus* en el cual la contracción de la raíz y enterramiento se dio después de 90 días como respuesta a la reducción en el riego combinado con experimentos de bajas temperaturas (Garret *et al.*, 2010). La longitud de enterramiento promedio de *A. fissuratus* fue de  $\approx 0.25$  cm por mes, lo cual coincide con las dos cactáceas analizadas en este trabajo.

En el caso de las agaváceas, *A. salmiana* presentó algunas raíces contráctiles en plantas con riego, y sin riego todas fueron contráctiles, pero no fue evidente el desplazamiento de la planta hacia el interior del suelo debido a la contracción, lo cual difiere para otras especies del mismo género en las cuales el descenso del vástago es de  $\approx 0.5$  cm al mes (North *et al.*, 2008). Sin embargo, en monocotiledóneas este tipo de raíz parece cumplir una función diferente, por ejemplo en plantas con cormos y bulbos, les ayuda a sobrevivir en estaciones poco favorables, como bajas temperaturas en invierno o los cálidos veranos, manteniéndose protegidos por debajo de la superficie del suelo (Pütz, 1991). En el caso de monocotiledóneas suculentas como agaves y yucas, North *et al.* (2008) reportan que existe una correlación entre las lluvias escasas y la presencia de raíces contráctiles y sugieren varias posibles ventajas de este tipo de raíz en hábitats de zonas áridas. Entre las ventajas sugeridas para Agavaceae se encuentran: i) se forman raíces adventicias en la base del tallo, por lo tanto, el posicionamiento del tallo en zonas más profundas del suelo puede permitir el desarrollo de nuevas raíces en suelo húmedo, donde pueden absorber agua y nutrientes; ii) las temperaturas más moderadas en el suelo prevalecen en mayores

profundidades, lo cual es propicio para el crecimiento de raíces; iii) que la raíz contráctil puede ayudar a plántulas a anclarse o re-anclarse en suelos secos o arenosos, como en el caso de algunas yucas arborescentes (North *et al.*, 2008).

North *et al.* (2008) reportaron que *Y. glauca*, *Y. brevifolia* y *Y. schidigera* tienen raíz contráctil, estas dos últimas presentaron un descenso en el tallo de  $\approx 0.33$  cm al mes y una mayor conductividad hidráulica axial en plantas de 2-3 años de edad. En este estudio, *Y. decipiens* mostró valores de  $K_h$  por debajo de los reportados por North *et al.* (2008), aun con un estado hídrico óptimo, tal vez debido a que no presenta contracción en su raíz. La ausencia de contracción de raíces en *Yucca decipiens* podría atribuirse a que esta especie ocupa una posición basal en la familia, al igual que *Y. elephantipes* y *Y. gloriosa* que tampoco presentan contracción en la raíz (Good-Avila *et al.*, 2006; North *et al.*, 2008). Por lo tanto, las raíces no contráctiles puede ser una condición primitiva o ancestral tanto en agaves como en yucas.

De acuerdo a Jacoby y Halevy (1970) la formación de la raíz contráctil puede verse afectada a través de la fotosíntesis, debido a que la intensidad lumínica es recibida por hojas o tallos. Por lo general, se asume que al haber sequía ocurre decremento en la fotosíntesis debido al cierre estomático que limita la pérdida de agua junto con la captación de carbono, lo que se ve reflejado en la tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  (Bukhov y Carpentier, 2004). Para cactáceas de ambientes áridos, la asimilación neta de  $\text{CO}_2$  tiende a incrementar linealmente con la PPF. En *Mammillaria gaumeri* que es una cactácea pequeña, en un buen estado hídrico el máximo de PPF fue de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , en comparación con la sequía en la que este valor decrece hasta un 18% ( $\approx 360 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (Cervera *et al.*, 2007), mientras que en *Opuntia ficus-indica* Nobel y Harstock (1983) encontraron que la fotoinhibición se dio a PPF instantáneo de  $835 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; este valor es muy similar al obtenido para *T. schmidickeanus* con riego ( $822.26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). En plantas sin riego estos valores fueron bajos sobre todo para *L. principis*, muy similares a los reportados para *M. gaumeri* (Cervera *et al.*, 2007). En el caso de las agaváceas, los valores de PPF de saturación son altos,



independientemente del tratamiento de humedad, lo cual difiere a lo reportado por Chaves (1991) quien menciona que el estrés por luz puede ocurrir cuando el déficit hídrico coincide con la exposición a altas densidades de flujo fotónico fotosintético (PPFD).

Después de cuatro meses sin riego, se encontró que los valores más bajos de  $\Phi$ PSII fueron para *Y. decipiens*, la única especie que no mostró contracción en su raíz. Este resultado es similar a los valores de  $\Phi$ PSII en *Yucca glauca*, que tiene un decaimiento en la fotosíntesis neta al mediodía, aunque esto no fue atribuible a la escasez de agua (Roessler y Monson, 1985). También son similares a los reportados para *Y. whipplei* en la que con incrementos en la temperatura la  $\Phi$ PSII desciende, pero con la diferencia de que ya no se recupera (Huxman *et al.*, 1998). La disminución en los valores de  $\Phi$ PSII son una clara manifestación de estrés en las plantas lo cual puede ser un indicativo de fotoinhibición (Maxwell y Johnson, 2000). Sin embargo, en las tres especies que presentaron contracción de raíces en este estudio (*Agave salmiana*, *L. principis* y *T. schmidickeanus*) sin riego, la  $\Phi$ PSII parece no estar siendo afectada ya que a pesar de que hubo un descenso en la hora de mayor estrés, se recuperaron por completo al atardecer. En condiciones donde la absorción de fotones supera la capacidad para su utilización en los procesos fotoquímicos, el exceso de energía de excitación que se produce puede ser liberado por disipación no fotoquímica para tratar de tolerar el estrés y evitar fotodaño (Woo *et al.*, 2008). Precisamente lo anterior ocurrió en esta investigación, al incrementar la disipación no fotoquímica y la tasa de transporte de electrones en las plantas sin riego.

En diversos estudios se ha encontrado una fuerte correlación entre la tasa fotosintética y la conductancia estomática (Wong *et al.*, 1979; Jarvis y Morrison, 1981). En esta investigación hubo una disminución en la transpiración en las agaváceas sin riego de cuatro meses, pero no hubo un cierre total de estomas en ninguna de las especies bajo ningún tratamiento. Para cactáceas se ha reportado que la apertura de los estomas puede tener una mayor duración en estados hídricos óptimos (Hanscom y Ting, 1978). También se ha encontrado apertura

estomática diurna en plantas suculentas con fotosíntesis CAM (Acevedo *et al.*, 1983). En *L. principis* con riego y sin riego a pesar de que la mayor  $g_s$  la presentaron en la noche, no hubo diferencias significativas entre tratamientos, de hecho sus valores fueron muy similares. Esto puede deberse a que el almacén de agua en el tallo suculento, con un contenido relativo de agua de  $52.7 \pm 2.9$  le permita la apertura estomática, aun en condiciones de pronunciada sequía en el suelo ( $-4.9\text{MPa}$ ). Este resultado coincide con lo reportado para *Ferocactus acanthodes*, que aun cuando el  $\Psi_s$  es menor que el del tallo, cuando la planta ya es incapaz de extraer agua del suelo, la  $g_s$  continua (Nobel, 1977).

Para *Y. decipiens* el valor más alto de apertura estomática tanto en riego como sin riego se presentó a las 6 h, probablemente debido a que las bajas temperaturas por la mañana pueden inducir la transpiración (Acevedo *et al.* 1983; Bronson *et al.*, 2011). Por otra parte, los valores más bajos de  $g_s$  en riego y sin riego se presentaron a las 12 h, similar a lo reportado para *Y. glauca* que al desarrollarse en ambientes cálidos y áridos sus niveles de conductancia se reducen durante el mediodía, cuando la temperatura de las hojas y las diferencias en la concentración de vapor de agua entre la hoja y el aire son mayores (Acevedo *et al.* 1983; Roessler y Monson, 1985).

La resistencia estomática, el contenido relativo de agua (CRA), el potencial hídrico de las hojas y la temperatura son características importantes que influyen en las relaciones hídricas de las plantas (Anjum *et al.*, 2011). El CRA de agua fue de casi 100% en las plantas con riego analizadas en este estudio, mientras que las que se encontraban sin riego oscilaron entre el 45-65 %. El CRA está relacionado con la absorción de agua por las raíces y con la pérdida de agua por transpiración (Anjum *et al.*, 2011); consecuentemente, el cierre de estomas puede resultar en una declinación de la tasa de fotosíntesis (Chaves, 1991; Cornic y Masacci, 1996; Anjum *et al.* 2011). La tasa de fotosíntesis puede decrecer progresivamente a  $\text{CRA} < 75\%$  (Lawler y Cornic, 2002), lo cual probablemente esté relacionado con la baja eficiencia cuántica del fotosistema II de *Y. decipiens* con CRA de  $60.9 \pm 4.4$ . Sin embargo, cuando el CRA tiene poca variación ( $\approx 80\%$ )

el aparato fotosintético continua operando (Cornic y Massasi, 1996). Mientras que para otras especies CAM como *Opuntia ficus-indica* en sus ambientes naturales muestran una rápida recuperación de su capacidad fotosintética después de recuperarse de una sequía prolongada, a pesar de tener valores de CRA < 65% (Pimienta-Barrios *et al.*, 2002).

El estatus del contenido de agua y temperatura también afecta la absorción de CO<sub>2</sub> (vía conductancia estomática) nocturna en plantas CAM; por ejemplo, se pueden dar cambios diurnos en la acidez cuando los estomas se cierran debido a estrés hídrico (Nobel, 1980). En esta investigación no se encontraron diferencias en acidez titulable entre plantas con riego (sin contracción) y sin riego (con contracción). Tampoco se encontraron diferencias entre tratamientos para la conductividad hidráulica (Kh) teórica, por lo cual se cumple la hipótesis planteada de que la contracción de raíces bajo sequía que muestran algunas especies suculentas les ayuda a tolerar el estrés hídrico, manteniendo similar acidez titulable y Kh, que las plantas sin estrés hídrico y sin raíces contráctiles.

El resultado obtenido para Kh entre tratamientos es distinto a los reportados para otras especies suculentas como *A. deserti* (North *et al.* 1992) y *O. ficus-indica* (North *et al.* 1992; North y Nobel, 1996) en donde la Kh fue decreciendo conforme iban aumentando los días de sequía. Sin embargo, en estos trabajos no se evaluó la contracción de raíces. En otro estudio para *A. deserti*, North y Nobel (1998) reportaron que la Kh aumenta considerablemente en 180 días de sequía, pero esto es para raíces distales (más alejadas del tallo) lo cual puede ser atribuible a la inmadurez del metaxilema tardío. Al parecer, el presentar raíces contráctiles bajo sequía no parece influir en un mejoramiento en la Kh axial, sino más bien en la conductividad hidráulica radial de la raíz (Lp), posiblemente por un aumento de permeabilidad en la zona contraída (North y Nobel, 2000; North y Baker, 2007; North *et al.*, 2008).

Mientras los estomas están abiertos y el CO<sub>2</sub> se fija, el agua contenida en la planta se evapora; así, el agua es reemplazada por absorción a través de las raíces y se transporta mediante los conductos del xilema al sitio en el que ocurrió

la evaporación (Kolb *et al.*, 1996). Los vasos son estructuras implicadas en la conducción del agua a través del xilema; así, las plantas que se desarrollan en lugares con bajos potenciales hídricos del suelo requieren de adaptaciones ó modificaciones favorables para resistir condiciones de sequía (Pimienta-Barrios *et al.*, 2003; Sperry *et al.*, 2006). Un tipo de modificación puede ser el diámetro de los vasos; en este trabajo el diámetro de los vasos de las cuatro especies fue menor en las plantas en sequía, ya que vasos de diámetros pequeños son menos propensos a embolismos (Gibson y Nobel, 1986; Yong y Tyree, 1992). El movimiento del flujo de agua a través de la raíz (conductividad hidráulica) es particularmente relevante para especies de ambientes áridos, debido a que es en la raíz en donde pueden reducir la pérdida de agua bajo sequía (North y Nobel, 1991, 1994).

La relativa alta permeabilidad de la raíz en la zona contraída en individuos de la familia Agavaceae puede atribuirse a ciertas características anatómicas. Las raíces no contráctiles de *A. salmiana* y *Y. decipiens* con riego muestran la anatomía característica de las monocotiledóneas (Kauff *et al.*, 2000; Chase, 2004). Las raíces contráctiles de *A. salmiana* en riego y sin riego comparten ciertas características entre ellas (epidermis con varias capas de células, exodermis suberificada, endodermis con abundantes contenidos, gran cantidad de almidones). Sin riego, todas las raíces de esta especie mostraron contracción; epidermis y exodermis crestadas; las células del córtex se colapsaron radialmente; además, el xilema, el cilindro vascular y los vasos mostraron ondulaciones debido a la compresión, similar a lo encontrado para raíces contráctiles de yucas y agaves en relación con la media anual de precipitación de sus hábitats nativos (North *et al.*, 2008). Así mismo, el córtex presentó abundantes contenidos y evidentes espacios intercelulares (lagunas corticales o aerénquima). La suberización incrementa en la exodermis con la sequía, el tejido más afectado por la sequía es el córtex ya que se forman “lagunas” corticales o aerénquima (North y Nobel, 1991; Nobel y Huang, 1992; North y Nobel, 1995; North y Nobel, 1996; Lüttge, 2004; Lux *et al.*, 2004) y si el agua fluye vía apoplástica o simplástica a través del córtex estos espacios afectan el movimiento del agua (Zhu *et al.*, 2010),

lo cual puede influir en la conductividad hidráulica radial ( $L_p$ ) (North y Nobel, 1994), pero no en la axial ( $K_h$ ), ya que el cilindro vascular permaneció intacto. Sin embargo, estos espacios pueden funcionar como “huecos” por los cuales circula el aire lo cual incrementa la tolerancia a la sequía llevando a la raíz a una reducción de sus costos respiratorios (Lüttge, 2004; Zhu *et al.*, 2010).

En *L. principis* y *T. schmiedickeanus* con riego, sus características anatómicas son muy similares: la región del córtex con células grandes y turgentes, radios múltiples con divisiones celulares, la madera primaria con vasos y endodermis no definida; la única diferencia encontrada es que en *L. principis* se apreció crecimiento secundario. Sin embargo; las raíces de algunos cactus cambian durante periodos de sequía de manera que ayudan a limitar la pérdida de agua (North y Nobel, 1994). Sin riego, la peridermis se suberifica y muestra ondulaciones, similar a lo reportado para otros cactus en sequía de 30 días en los cuales la región media del córtex presenta células expandidas ocupando la mayor parte de la sección transversal de la raíz y también presentan aerénquima, reduciendo la pérdida de agua e incrementando la conductividad hidráulica axial y la radial (North *et al.*, 1992; North y Nobel, 1994). En ambas cactáceas bajo condiciones de sequía, la peridermis de *L. principis* presentó capas de felógeno inactivo contraídas radialmente y en la epidermis de *T. schmiedickeanus* las células se colapsaron radial y longitudinalmente, similar a lo encontrado en las raíces contráctiles de la cactácea *Ariocarpus fissuratus* (Garret *et al.*, 2010). La región interior del córtex se reduce probablemente debido al colapso de las células, y la endodermis no suberificada puede promover una mejor absorción de agua (North y Baker, 2007; North *et al.*, 2008).

La presencia de traqueidas de banda ancha (TBA) es muy evidente en las plantas con riego y sin riego, aunque son más abundantes en las raíces contráctiles, debido a que se ha sugerido que este tipo de traqueidas son una adaptación a ambientes áridos ya que solo han sido encontradas en tres familias de plantas suculentas (Landrum, 2006, 2008). Es probable que este tipo de

traqueidas esté relacionado con la evidente contracción de la raíz, al menos para cactáceas, ya que sus bandas impiden el colapso total de la estructura, y así, los vasos asociados a estas TBA permanecen intactos. También de acuerdo a Mauseth *et al.* (2006) este tipo de traqueidas se encuentran asociadas a xilema, lo cual podría actuar como una segunda vía de conducción de agua, cuando se han colapsado los vasos y traqueidas comunes por efecto de la sequía (Landrum, 2006). Solo *T. schmiedickeanus* presentó células de mucílago; en varias especies de cactus se forman estas células para regular el agua dentro del cilindro vascular (Dubrovsky y North, 2002).

Diversos géneros basales de agaváceas como *Manfreda* y *Polianthes* (Good-Avila *et al.*, 2006) tienen raíces contráctiles que cumplen la función de mantener al meristemo apical por debajo de la superficie del suelo protegiéndolo durante la época seca o invernal (Castillejos, 2009). El parénquima cortical de raíces contráctiles se divide en dos o tres regiones que se distinguen por el tamaño de las células (Kauff *et al.*, 2000). En monocotiledóneas la presencia de haces vasculares en la médula central y un cilindro de varias capas esclerenquimáticas, son probablemente características xeromórficas que se desarrollaron de forma convergente. Aunque en cactáceas no existen muchos estudios sobre raíces contráctiles, quizá estas sean una característica que comparten de un ancestro en común como en el caso de *T. schmiedickeanus* y el género *Ariocarpus* (Butterworth, 2002); las cuales presentan este tipo de raíz. Probablemente la presencia de raíces contráctiles en este tipo de plantas funcione como una adaptación ecológica que les ha permitido converger en ambientes áridos y semiáridos.

## 12. Conclusiones

El efecto de “enterramiento” debido a la contracción de la raíz solo fue evidente para las cactáceas sin riego, teniendo un efecto sobre la posición del tallo en el nivel del suelo. La contracción de raíces bajo sequía que mostraron las cactáceas les ayuda a tolerar el estrés hídrico, manteniendo similar acidez titulable, eficiencia cuántica del fotosistema II, conductividad hidráulica y conductancia estomática (esto último en el caso de *L. principis*) a diferencia de las plantas sin estrés hídrico y sin raíces contráctiles.

En el caso de agaváceas, *Y. decipiens* no presentó raíces contráctiles y *A. salmiana* sí, pero no fue evidente el desplazamiento de la planta en el suelo, además que también presentó raíces contráctiles tanto en riego como en sin riego. Esta especie mostró mayor conductancia estomática en riego que sin riego, siendo la única variable de respuesta que mostró diferencias entre tratamientos.

En general, las especies que presentaron contracción en las raíces tuvieron una óptima eficiencia cuántica del fotosistema II aun en condiciones de sequía, al contrario de *Y. decipiens* que tuvo la menor eficiencia al cuarto mes del tratamiento. Sin embargo; las cactáceas parecen ser más vulnerables al aumento de PFD sin riego, al contrario de las agaváceas.

A pesar de que la conductividad hidráulica no fue mayor en las plantas con raíz contráctil, si fue similar para ambos tratamientos. El diámetro de los vasos si es menor en todas las raíces con contracción, probablemente para evitar embolismos y perder su función conductora. Por otro lado, las características anatómicas de la raíz contráctil coinciden con las ya reportadas para este tipo de raíz. Sin embargo; ciertas estructuras presentes en la raíz contráctil, como las lagunas corticales y sobre todo la cantidad de traqueidas de banda ancha en cactáceas, pueden tener un beneficio respecto a la protección de los tejidos conductores y asimilación y/o absorción de agua en las planta bajo sequía.

### **13. Perspectivas**

Los resultados de este trabajo aportan un mejor entendimiento fisiológico y anatómico de cómo es que este tipo de raíz, que es muy frecuente en mono y dicotiledóneas herbáceas, representa una ventaja ecológica en plantas suculentas de ambientes áridos y semiáridos.

En trabajos futuros podría medirse la conductividad hidráulica radial ( $L_p$ ) que es la que ha sido reportada en otros trabajos para otras especies, que podría estar siendo beneficiada por este tipo de raíz, al igual tener en cuenta las diferencias a nivel anatómico de este tipo de raíz y verificar cual es su función, como por ejemplo la amplia presencia de las traqueidas de banda ancha en cactáceas que presumiblemente cumplen una segunda vía alterna de conducción de agua y/o que ayudan en el proceso de contracción para evitar que el tejido se colapse, etc.

El objetivo de este trabajo también podría abordarse desde un punto de vista evolutivo, ya que plantas que comparten un mismo hábitat y que provienen de grupos totalmente distintos (monocotiledóneas y dicotiledóneas) pueden converger en determinadas características anatómicas y fisiológicas que les ayudan a sobrevivir en ambientes extremos.



## 14. Referencias

- Acevedo, E., Badilla, I. and Park S. Nobel. 1983. Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* 72:775-780.
- Argentel, L.; González, L.M.; Avila, C. and R. Aguilera. 2006. Comportamiento del contenido relativo de agua y la concentración de pigmentos fotosintéticos de variedades de trigo cultivados en condiciones de salinidad. *Cultivos tropicales* 27(3):49-53.
- Bobich, E. G.m and G. B. North . 2008. Structural implications of succulence: Architecture, anatomy, and mechanics of photosynthetic stem succulents, pachycauls, and leaf succulents. In: *Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology: A tribute to Park S. Nobel* (Eds: E. De la Barrera E. and W. K. Smith). UNAM Press, Mexico City, Mexico., pp. 3-38.
- Bronson, D.R., English, N.B., Dettmon, D.L. and David G. Williams. 2011. Seasonal photosynthetic gas exchange and water-use efficiency in a constitutive CAM plant, the giant saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). *Oecologia* 167:861-871.
- Bukhov. N. G. and Robert Carpentier. 2004. Chapter 24: Effects of water stress on the photosynthetic efficiency of plants. In: George C. Papageorgiou and Govindjee [eds]: *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*, pp. 623-635. Printed in The Netherlands.
- Butterworth, C.A., Cota-Sanchez, J.H. and Robert S. Wallace. 2002. Molecular systematics of tribe Cacteeae (Cactaceae: Cactoideae): A phylogeny based on rpl16Intron sequence variation. *Systematic Botany* 27(2):257-270.
- Casparus, J., Crous, S., Jacobs, M. and K.J. Esler. 2012. Wood anatomical traits as a measure of plant responses to water availability: invasive *Acacia*

- mearnsii* De Wild. compared with native tree species in fynbos riparian ecotones, South Africa. *Trees - Structure and Function* 26(5):1527-1536.
- Castillejos, C.C. 2009. Sistemática del género *Agave*. Tesis de Doctorado, México: Colegio de Postgraduados.
- Cervera, J.C., Andrade, J.L., Graham, E.A., Durán, R., Jackson, P.C. and J. L. Simá. 2007. Photosynthesis and optimal light microhabitats for a rare cactus, *Mammillaria gaumeri*, in two tropical ecosystems. *Biotropica* 39(5):620-627.
- Chase, M.W. 2004. Monocot relationships: An overview. *American Journal of Botany* 91(10): 1645–1655.
- Chaves, M.M. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* 42(234):1-16.
- Cornic, G. and Angelo Massacci. 1996. Chapter 14: Leaf photosynthesis under drought stress. In: Neil R. Baker [ed] *Photosynthesis and the Environment*, pp. 347–366. Kluwer Academic Publishers. Printed in The Netherlands.
- Cresswell, A., Sackville-Hamilton, N.R., Thomas, H., Charnock, R.B., Cookson, A.R. and B.J. Thomas. 1999. Evidence for root contraction in white clover (*Trifolium repens* L). *Annals of Botany* 84:359-369.
- Dubrowsky J.G. and Gretchen B. North. 2002. Root structure and function. In: *Biology and Uses* (Ed: Park S. Nobel). University of California Press, pp. 41-56.
- Ehleringer J.R. and D.R. Sandquist. 2006. Ecophysiological constraints on plant responses in a restoration setting. In: *Foundations of Restoration Ecology* (Eds: D.A. Falk, M.A. Palmer and J.B. Zedler). The Society for Ecological Restoration International, Island Press, Washington, D.C., USA, pp. 42-58.

- Ewers, F.W. and J.B. Fisher. 1989. Techniques for measuring vessel lengths and diameters in stems of woody plants. *American Journal of Botany*. 76(5): 645-656.
- Feria-Arroyo, T.P., Solano, E. y García-Mendoza, A. 2010. Reevaluación del riesgo de extinción de cinco especies del género *Polianthes* L. (Agavaceae). *Acta Botanica Mexicana* 92: 11-28.
- Garrett, T.Y., Huynh, Cam-Van and G.B. North. 2010. Root contraction helps protect the “living rock” cactus *Ariocarpus fissuratus* from lethal high temperatures when growing in rocky soil. *American Journal of Botany* 97(12): 1951-1960.
- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press. Cambridge, Mass. 286 pp.
- Gibson, A.C., Howard W.C. and Park S. Nobel. 1985. Hydraulic conductance and xylem structure in tracheid-bearing plants. *IAWA Bulletin*. 6(4): 293-302.
- Good-Avila, S.V., Souza, V., Gaut, S.B. and Luis E. Eguiarte. 2006. Timing of speciation in *Agave* (Agavaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103(24): 9124-912.
- Gregory, P.J. 2006. *Plant roots: Growth, activity and interaction with soils*. Blackwell Publishing, Oxford. 340 pp.
- Hanscom, Z. III and I.P. Ting. 1978. Irrigation magnifies CAM-photosynthesis in *Opuntia basilaris* (Cactaceae). *Oecologia* 33:1-15.
- Hernández, H.M. 2006. *La Vida en los Desiertos Mexicanos*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F. pp. 20-26.
- Huang, B. and P.S. Nobel. 1993. Hydraulic conductivity and anatomy along lateral roots of cacti: Changes with soil water status. *New Phytologist* 123(3):499-507.

- Huxman, T.E., Hamerlynck, E.P., Loik, M.K and S.D. Smith. 1998. Gas exchange and chlorophyll fluorescence responses of three south-western *Yucca* species to elevated CO<sub>2</sub> and high temperature. *Plant, Cell and Environment* 21:1275-1283.
- Irish, M. and G. Irish. 2000. *Agaves, Yuccas, and Related Plants. A Gardener's Guide*. Timber Pres, Portland Oregon, pp. 154-156.
- Jacoby, B. and A.H. Halevy. 1970. Participation of light and temperature fluctuations in the induction of contractile roots of *Gladiolus*. *Botanical Gazette* 131(1):74-77.
- Kauff, F.I., Rudall, P.J and J.G. Conran. 2000. Systematic root anatomy of Asparagales and other monocotyledons. *Plant Systematics and Evolution* 223:139-154.
- Kolb, K.J., Sperry, J.S. and B.B. Lamont. 1996. A method for measuring xylem hydraulic conductance and embolism in entire root and shoot systems. *Journal of Experimental Botany* 47(304):1805-1810.
- Landrum, J. V. 2006. Wide-band tracheids in genera of Portulacaceae: Novel, non-xylary tracheids possibly evolved as an adaptation to water stress. *Journal of Plant Research* 119:497-50.
- Lawlor, D.W. and G. Cornic. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*. 25:275–294.
- Lüttge, U. 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of Botany* 93:629-652.
- Lux, A., Luxová, M. and A.J. Morita. 2004. Root cortex: structural and functional variability and responses to environmental stress. *Root Research* 13:117-131.

- Matuda, E. and L.I. Piña. 1980. Las Plantas Mexicanas del Género *Yucca*. FONAPAS. Estado de México. pp. 93-96.
- Mauseth, J.D., Uozumi, Y., Plemons, B.J. and J.V. Landrum. 1995. Structural and systematic study of an unusual tracheid type in cacti. *Journal of Plant Research* 108: 517-526.
- Maxwell K. and G.N. Johnson. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51(345):659-668.
- Méndez-Hurtado, A. 2010. Efecto del Cd disuelto en agua en la germinación de semillas y el crecimiento de plántulas de *Agave lechuguilla* provenientes de zonas con diferente nivel de contaminación por metales. Tesis de Maestría. México: Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.
- Nobel, P.S. 1977. Water relations and photosynthesis of a barrel cactus, *Ferocactus acanthodes*, in the Colorado Desert. *Oecologia* 27:117-133.
- Nobel, P.S. and T.L. Hartsock. 1983. Relationships between photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation, and CO<sub>2</sub> uptake for a crassulacean acid metabolism plant, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* 71(1):71-75.
- Nobel, P.S. and B. Huang. 1992. Hydraulic and structural changes for lateral roots of two desert succulents in response to soil drying and rewetting. *International Journal of Plant Science* 153(3):S163-S170.
- North, G.B. and Park S. Nobel. 1991. Changes in hydraulic conductivity and anatomy caused by drying and rewetting roots of *Agave deserti* (Agavaceae). *American Journal of Botany* 78(7):906-915.
- North, G.B. and P.S. Nobel. 1992. Drought-induced changes in hydraulic conductivity and structure in roots of *Ferocactus acanthodes* and *Opuntia ficus-indica*. *New Phytologist* 120(1):9-19.

- North, G.B., Ewers, F.W. y P.S. Nobel. 1992. Main root-lateral root junctions of two desert succulents: Changes in axial and radial components of hydraulic conductivity during drying. *American Journal of Botany* 79(9):1039-1050.
- North, G.B. and Park S. Nobel. 1994. Changes in root hydraulic conductivity for two tropical epiphytic cacti as soil moisture. *American Journal of Botany* 81(1):46-53.
- North, G.B. and P.S. Nobel. 1995. Hydraulic conductivity of concentric root tissues of *Agave deserti* Engelm. under wet and drying conditions. *New Phytologist* 130:47-57.
- North, G.B. and P.S. Nobel. 1996. Radial hydraulic conductivity of individual root tissues of *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller as soil moisture varies. *Annals of Botany* 77:133-142.
- North, G. B. and P. S. Nobel. 1998. Water uptake and structural plasticity along roots of a desert succulent during prolonged drought. *Plant, Cell and Environment* 21:705–713.
- North, G. B. and P.S. Nobel. 2000. Heterogeneity in water availability alters cellular development and hydraulic conductivity along roots of a desert succulent. *Annals of Botany* 85:247-255.
- North, G. B. and Evan A. Baker. 2007. Water uptake by older roots: Evidence from desert succulents. *Hortscience* 42(5):1103-1106.
- North, G. B., E. K. Brinton, and T. Y. Garrett. 2008. Contractile roots in succulent monocots: Convergence, divergence and adaptation to limited rainfall. *Plant, Cell and Environment* 31:1179–1189.
- Pimienta-Barrios, E., González del Castillo-Aranda, M.E and P.S. Nobel. 2002. Ecophysiology of a wild platyopuntia exposed to prolonged drought. *Environmental and Experimental Botany* 47:77–86.

- Pimienta-Barrios, E., Loza-Cornejo, S., Del Castillo-Aranda, M. E. González. 2003. Caracterización anatómica y conductividad hidráulica teórica de los elementos de vaso de variedades silvestres y cultivadas de nopal tunero (*Opuntia*). *Acta Botánica Mexicana* 62:21-30.
- Pütz, N. 1991. Measurement of the pulling force of a single contractile root. *Canadian Journal of Botany* 70:1433-1439.
- Pütz, N. 2002. Contractile roots. In: Y. Waisel, A. Eshel, and U. Kafkafi [eds.], *Plant Roots: The Hidden Half*, 3rd ed., 975 – 987. Marcel Dekker, New York, New York, USA.
- Pütz, N. and I. Sukkau. 1995. Comparative examination of the moving process in monocot and dicot seedlings using the example *Lapeirousia laxa* (Iridaceae) and *Foeniculum vulgare* (Apiaceae). *Feddes Repertorium* 106: 475-481.
- Pütz, N. and Ina Sukkau. 2002. Seedling establishment, bud movement, and subterranean diversity of geophilous systems in Apiaceae. *Flora* 197: 385–393.
- Rascher, U., Liebig, M. and U. Lüttge. 2000. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant, Cell and Environment* 23: 1397–1405.
- Roessler, P.G. and R.K. Monson. 1985. Midday depression in net photosynthesis and stomatal conductance in *Yucca glauca*. Relative contributions of leaf temperature and leaf-to-air water vapor concentration difference. *Oecologia* 67:380-387.
- Romero-Godofredo, V. and G. F. Melo-de-Pinna. 2008. Occurrence of wide-band tracheids in Cactaceae: wood variation during *Pilosocereus aurisetus* development. *Journal of the Torrey Botanical Society* 135(1):94-102.

- Sivinski, R. C., and C. McDonald. 2007. Knowlton's cactus (*Pediocactus knowltonii*): Eighteen years of monitoring and recovery actions. In P. Barlow-Irick, J. Anderson, C. McDonald [eds], Southwestern rare and endangered plants: Proceedings of the 4th Conference, March 22 – 26, 2004, 98 – 107, Las Cruces, New Mexico. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fort Collins, Colorado, USA.
- Sotomayor, J., Arredondo, G.A., Sánchez B.F and M. Martínez. 2004. The genus *Turbincarpus* in San Luis Potosí. Cactus & Co. libri. pp. 97-100.
- Sperry, J.S., Hacke, U.G., and J. Pittermann. 2006. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. American Journal of Botany 93:1490–1500.
- Stevenson, D.W. 1980. Observations on root and stem contraction in cycads (Cycadales) with special reference to *Zamia pumila* L. Botanical Journal of the Linnean Society, 81: 275-281
- Taiz L. y E. Zeiger. 2006. Fisiología Vegetal Vol. 1. Universitat Jaume, pp. 315-356.
- Terry, M., and J. D. Mauseth. 2006. Root-shoot anatomy and postharvest vegetative clonal development in *Lophophora williamsii* (Cactaceae: Cactaceae): Implications for conservation. SIDA, Contributions to Botany 22:565-592.
- Tessier, J.T. 2012. Methods of belowground movement in *Erythronium americanum*. Northeastern Naturalist 19(sp6):77-88.
- Tezara, W., Urich, R., Coronel, I., Marín, O. and A. Herrera. 2010. Asimilación de carbono, eficiencia de uso de agua y actividad fotoquímica en xerófitas de ecosistemas semiáridos de Venezuela. Ecosistemas 19:67-78.
- Ting, I.P. 1985. Crassulacean acid metabolism. Annual Review of Plant Physiology 36:595-622.



- Woo, N.S., Murray, R. B. and B.J. Pogson. 2008. A rapid, non-invasive procedure for quantitative assessment of drought survival using chlorophyll fluorescence. *Plant Methods* 4:27.
- Wong, S.C, Cowan, I.R. and G.D. Farquhar. 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature* 282:424-426.
- Yang, S. and M.T. Tyree. 1992. A theoretical model of hydraulic conductivity recovery from embolism with comparison to experimental data on *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment* 15(6):633-643.
- Zhu, J., Brown, K.M. and J.P. Lynch. 2010. Root cortical aerenchyma improves the drought tolerance of maize (*Zea mays* L.). *Plant, Cell and Environment* 33:740-749.