



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

**CAMBIOS FISIOLÓGICOS Y MORFO-ANATÓMICOS EN LA
EMERGENCIA Y ESTABLECIMIENTO DE PLÁNTULAS DE
Pachycereus pringlei BAJO EL EFECTO NODRIZA Y
APLICACIÓN DE ABONOS ORGÁNICOS.**

T E S I S

Que para obtener el grado de

Doctora en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Agricultura Sustentable)

P r e s e n t a

Joselyn Vanessa Seminario Peña

La Paz, Baja California Sur, febrero de 2025.

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 11 horas del día 10 del Mes de Febrero del 2025, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"CAMBIOS FISIOLÓGICOS Y MORFO-ANATÓMICOS EN LA EMERGENCIA Y ESTABLECIMIENTO DE PLÁNTULAS DE *Pachycereus pringlei* BAJO EL EFECTO NODRIZA Y APLICACIÓN DE ABONOS ORGÁNICOS."

Presentada por la alumna:

Joselyn Vanessa Seminario Peña

Aspirante al Grado de DOCTORA EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **AGRICULTURA SUSTENTABLE**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA



Dra. Alejandra Nieto Garibay
Directora de Tesis



Dr. Alfonso Medel Narváez
Co-Tutor de Tesis



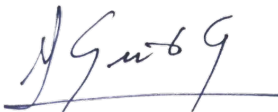
Dra. Teresa Terrazas Salgado
Co-Tutora de Tesis



Dr. Bernardo Murillo Amador
Co-Tutor de Tesis



Dr. Enrique Troyo Diéguez
Co-Tutor de Tesis



Dra. Alejandra Nieto Garibay,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos



La Paz, Baja California Sur, a 13 de febrero de 2025.

Los miembros del comité de tesis del (la) estudiante JOSELYN VANESSA SEMINARIO PEÑA del Programa de Doctorado en el Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales, revisamos el contenido de la tesis y otorgamos el Vo.Bo. dado que la tesis no representa un plagio de otro documento como lo muestra el reporte de similitud realizado:

- Herramienta antiplagio: iThenticate
 - Filtros utilizados: Bibliografía, texto citado y coincidencias pequeñas (10 palabras).
 - Porcentajes de similitud: 13%
- Se muestra captura de pantalla

13% Similitud general

El total combinado de todas las coincidencias, incluidas las fuentes superpuestas

Filtrado desde el informe

- ▶ Bibliografía
- ▶ Texto citado
- ▶ Coincidencias menores (menos de 10 palabras)

Fuentes principales

- 11% Fuentes de Internet
- 5% Publicaciones
- 0% Trabajos entregados (trabajos del estudiante)

Marcas de integridad

N.º de alertas de integridad para revisión

No se han detectado manipulaciones de texto sospechosas.

Directora

Dra. Alejandra Nieto Garibay

Estudiante

Joselyn Vanessa Seminario Peña

Personal técnico de asesoría en el análisis

Lic. Ana María Talamantes Cota



Conformación de Comités

Comité Tutorial

Dra. Alejandra Nieto Garibay
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Directora de Tesis

Dr. Alfonso Medel Narváez
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Co-Tutor de Tesis

Dr. Enrique Troyo Diéguez
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Co-Tutor de Tesis

Dr. Bernardo Murillo Amador
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Co-Tutor de Tesis

Dra. Teresa Terrazas Salgado
Instituto de Biología – Universidad Nacional Autónoma de México.
Co-Tutora de Tesis

Comité Revisor de Tesis

Dra. Alejandra Nieto Garibay
Dr. Alfonso Medel Narváez
Dr. Enrique Troyo Diéguez
Dr. Bernardo Murillo Amador
Dra. Teresa Terrazas Salgado

Jurado de Examen

Dra. Alejandra Nieto Garibay
Dr. Alfonso Medel Narváez
Dr. Enrique Troyo Diéguez
Dr. Bernardo Murillo Amador
Dra. Teresa Terrazas Salgado

Suplentes

Dra. Ana Gisela Reyes Alvarado
Dr. Abraham Loera Muro

Resumen

Las etapas iniciales de vida de las cactáceas, especialmente en ecosistemas áridos, suelen ser las más vulnerables, porque las plántulas enfrentan diversos filtros abióticos y bióticos para lograr sobrevivir e integrarse exitosamente en su hábitat. En este contexto, *Pachycereus pringlei*, endémico del Desierto Sonorense en México, desempeña un papel crucial en las zonas áridas de Baja California Sur, actuando como refugio y fuente de alimento para la fauna silvestre. Sin embargo, el establecimiento de plántulas de *P. pringlei* es un evento poco frecuente debido, en gran medida, a las condiciones edáficas, uno de los principales factores que contribuyen a su alta tasa de mortalidad en las etapas tempranas de desarrollo.

El presente estudio tuvo como objetivo evaluar el establecimiento de plántulas desde la emergencia, supervivencia y crecimiento de *P. pringlei* sometidas a diferentes niveles de exposición solar (áreas abiertas y sombreadas) para simular el efecto nodriza, tanto en condiciones de invernadero como naturales, así como analizar el efecto del uso de diferentes proporciones de abonos orgánicos como sustrato en la emergencia y establecimiento de las plántulas. El diseño experimental fue completamente aleatorizado con cuatro repeticiones cuyos tratamientos consistieron en dos diferentes condiciones de luz y abonos orgánicos y se midieron las variables tasa y porcentaje de emergencia, así como características morfométricas, fisiológicas y anatómicas de las plántulas durante la etapa de establecimiento.

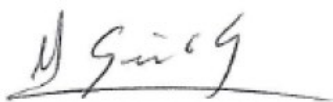
Los resultados muestran que, en los tratamientos en distintas condiciones de luz, la humedad influye significativamente en la emergencia y supervivencia de las plántulas en condiciones naturales. La falta de humedad en el suelo en estas condiciones provocó su compactación, reduciendo los espacios porosos y restringiendo la circulación de aire y agua, lo que afecta el crecimiento radicular durante la fase de establecimiento. Sin embargo, la proporción de plántulas emergidas en sombra en condiciones controladas (invernadero) fue mayor que en condiciones naturales, mostrando un desarrollo superior del tallo, mientras que aquellas expuestas a la luz solar desarrollaron sistemas radiculares más robustos. Se registró potenciales hídricos bajos, hasta -5.1 MPa en plántulas expuestas a niveles de luz más altos. El contenido relativo de agua (CRA) en los tejidos superaron el 70%. No se encontró una relación significativa entre la concentración de pigmentos fotosintéticos y las diferentes condiciones de luz. Se registró algunos rasgos morfológicos, como la longitud del tallo, las espinas y el área radicular, que mostraron variaciones significativas bajo diferentes condiciones de luz, facilitando la captura de luz para la fotosíntesis. Las plántulas bajo mayor sombra desarrollan sistemas vasculares con un menor número de vasos y diámetro, lo que minimiza la transpiración y reduce el riesgo de cavitación. Este ajuste refleja una estrategia adaptativa a la baja demanda hídrica y al estrés ambiental. El uso de abonos orgánicos mejoró la estructura, porosidad y densidad del suelo, proporcionando nutrientes que beneficiaron las raíces y aumentaron la probabilidad de establecimiento de las plántulas durante la etapa de emergencia. El análisis de varianza mostró diferencias significativas en cuanto a las variables morfométricas y fisiológicas del tallo y la raíz en los tratamientos evaluados. Los análisis de emergencia y establecimiento evidenciaron que las plántulas de cardón bajo tratamientos con diferentes abonos orgánicos en condiciones controladas presentaron excelentes resultados de supervivencia en comparación con las bajas tasas de reclutamiento y supervivencia reportadas en condiciones naturales. La aplicación de abonos orgánicos tuvo impacto significativo en las características anatómicas de las plántulas de *P. pringlei* durante su etapa de establecimiento, promoviendo sistemas vasculares con vasos más pequeños y menor

conductividad hidráulica relativa, lo que las hace más resistentes al estrés hídrico. En contraste, las plántulas que crecieron en sustratos naturales desarrollaron sistemas vasculares con vasos más grandes y numerosos, como respuesta adaptativa a la escasez de nutrientes y agua, pero con mayores riesgos a embolias. La implementación de abonos orgánicos mejoró las características fisiológicas, anatómicas y morfométricas de las plántulas de cardón en comparación con el tratamiento control con sustrato natural.

Palabras clave: *cactus columnar, emergencia, establecimiento, morfología, fisiología, anatomía.*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8384-4847>

Vo. Bo. Directora de Tesis



Dra. Alejandra Nieto Garibay

Summary

The early life stages of cacti, particularly in arid ecosystems, are often the most vulnerable, as seedlings face various abiotic and biotic filters to survive and successfully integrate into their habitat. In this context, *Pachycereus pringlei*, endemic to the Sonoran Desert in Mexico, plays a crucial role in the arid regions of Baja California Sur, serving as a refuge and food source for wildlife. However, the establishment of *P. pringlei* seedlings is a rare event, largely due to edaphic conditions, which are one of the main factors contributing to their high mortality rate during early developmental stages.

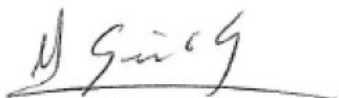
This study aimed to evaluate seedling establishment by assessing the emergence, survival, and growth of *P. pringlei* under different levels of sun exposure (open and shaded areas) to simulate the nurse effect, both in greenhouse and natural conditions, as well as to analyze the effect of using different proportions of organic fertilizers as a substrate on seedling emergence and establishment. The experimental design was completely randomized with four replicates, and the treatments consisted of two different light conditions and organic fertilizers. Variables such as emergence rate and percentage, as well as morphometric, physiological, and anatomical characteristics of the seedlings, were measured during the establishment phase.

The results show that, in treatments under different light conditions, moisture significantly influenced seedling emergence and survival in natural conditions. The lack of soil moisture in these conditions led to soil compaction, reducing pore spaces and restricting air and water circulation, which affected root growth during the establishment phase. However, the proportion of emerged seedlings in shaded conditions under controlled (greenhouse) conditions was higher than in natural conditions, showing superior stem development, while those exposed to sunlight developed more robust root systems. Low water potentials were recorded, reaching up to -5.1 MPa in seedlings exposed to higher light levels. The relative water content (RWC) in the tissues exceeded 70%. No significant relationship was found between the concentration of photosynthetic pigments and the different light conditions. Some morphological traits, such as stem length, spines, and root area, showed significant variations under different light conditions, facilitating light capture for photosynthesis. Seedlings under greater shade developed vascular systems with fewer vessels and smaller diameters, minimizing transpiration and reducing the risk of cavitation. This adjustment reflects an adaptive strategy to low water demand and environmental stress. The use of organic fertilizers improved soil structure, porosity, and density, providing nutrients that benefited the roots and increased the likelihood of seedling establishment during the emergence phase. The analysis of variance showed significant differences in the morphometric and physiological variables of the stem and root in the evaluated treatments. The emergence and establishment analysis revealed that *P. pringlei* seedlings under treatments with different organic fertilizers in controlled conditions exhibited excellent survival rates compared to the low recruitment and survival rates reported in natural conditions. The application of organic fertilizers had a significant impact on the anatomical characteristics of *P. pringlei* seedlings during their establishment phase, promoting vascular systems with smaller vessels and lower relative hydraulic conductivity, making them more resistant to water stress. In contrast, seedlings grown in natural substrates developed vascular systems with larger and more numerous vessels as an adaptive response to nutrient and water scarcity but with a higher risk of embolism. The implementation of organic fertilizers improved the physiological, anatomical, and morphometric characteristics of *P. pringlei* seedlings compared to the control treatment with natural substrate.

Keywords: *columnar cactus, emergence, stablishment, morphology, physiology, anatomy.*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8384-4847>

Vo. Bo. Directora de Tesis

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'A. Nieto Garibay', written over a horizontal line.

Dra. Alejandra Nieto Garibay

Dedicatoria

Porque Jehová da la sabiduría;
de su boca proceden el conocimiento y la inteligencia (Prov. 2:6).
A mi madre y a mi esposo, por su apoyo incondicional en cada reto de mi vida.

Agradecimientos

A la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por el apoyo otorgado a través de la beca de doctorado No. 787522. Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. (CIBNOR) por permitirme realizar mis estudios de posgrado y facilitarme sus instalaciones para la ejecución de mi tesis doctoral.

A mi comité tutorial, a la Dra. Alejandra Nieto Garibay, el Dr. Alfonso Medel Narváez, la Dra. Teresa Terrazas Salgado, el Dr. Enrique Troyo Diéguez y el Dr. Bernardo Murillo Amador, les agradezco profundamente por su apoyo incondicional desde el momento en que les presenté el proyecto. Gracias por sus valiosas observaciones y consejos durante las innumerables reuniones virtuales, así como por su constante aliento que me motivó a seguir avanzando.

A mi directora de tesis, la Dra. Alejandra Nieto, por su apoyo y dedicación a lo largo de este proceso. Desde el primer correo que le escribí a mitad de la pandemia, me brindó su tiempo, sabiduría y orientación. Siempre dispuesta a escuchar mis ideas, corregir el rumbo cuando era necesario y guiarme en cada paso. Gracias a sus valiosas sugerencias, fue posible llevar a cabo este proyecto que culmina después de 4 años de trabajo.

Agradezco al Dr. Alfonso Medel Narváez por su invaluable ayuda en campo. Gracias por las largas horas dedicadas a la instalación de la cerca en la Estación Biológica Dra. Laura Arriaga Cabrera, por acompañarme a sembrar semillas a 40 °C bajo el sol y por siempre estar dispuesto a ayudarme, incluso en momentos climatológicos complicados.

A la Dra. Teresa Terrazas Salgado, por brindarme un espacio en su oficina y por su invaluable ayuda en el análisis de mis muestras anatómicas. Durante mi estancia en el Instituto de Biología, su orientación y enseñanza fueron fundamentales para mi formación. Asimismo, quiero agradecer a sus tesisas y a los miembros de su laboratorio, quienes hicieron de mi estancia en la UNAM una experiencia muy agradable.

Agradezco al Dr. Enrique Troyo Salgado por su valiosa ayuda en los diseños experimentales y en la parte estadística de mi tesis. Además, siempre me mostró su preocupación y amabilidad, especialmente cuando, cada vez que nos encontrábamos en la cafetería, se aseguraba de que ya hubiera desayunado.

Agradezco al Dr. Bernardo Murillo Amador por sus valiosas sugerencias, siempre encaminadas a mejorar la calidad de mis artículos científicos. Sus correcciones precisas y las respuestas rápidas a mis formatos académicos fueron de gran ayuda a lo largo de este proceso.

A todo el personal administrativo de la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del CIBNOR, especialmente a la Dra. Alejandra Nieto Garibay, a Adriana Franzoni García, a la Mtra. Osvelia Ibarra Morales, a Tania Verónica Núñez Valdez, al Lic. Horacio Sandoval Gómez y a la Lic. Raquel Herrera Vega, les agradezco por su disposición, amabilidad para resolver mis dudas y en la gestión de mis trámites durante el desarrollo de mis actividades académicas.

Al personal de la biblioteca, Lic. Ana María Talamantes, Lic. María Esther Ojeda Castro, Elizabeth Sánchez Vásquez, y Susana Luna García, por su amabilidad y disposición en la búsqueda de artículos científicos y libros que contribuyeron a la realización de mi trabajo de tesis.

A todo el personal del campo agrícola experimental, en especial al Ing. Saúl Briseño Ruiz y a los técnicos José Raymundo Ceseña, Adrián Jordán Castro y Pedro Luna García, por sus valiosas sugerencias y apoyo durante mi etapa de experimentación en el invernadero, así como por siempre estar dispuestos a llevarme a los monitoreos en la Estación Biológica Dra. Laura Arriaga Cabrera.

A todo el personal del laboratorio de Fisiotecnia Vegetal, especialmente a la Dra. María del Carmen Mercado y a la Lic. Lidia Hilaes Lucero, por su capacitación en el uso de los equipos, así como por las asesorías y el apoyo brindado durante mi etapa de experimentación.

Al personal del laboratorio de Histología e Histoquímica, a la Dra. María del Carmen Rodríguez Jaramillo y a María Eulalia Meza Chávez, por su invaluable apoyo durante el procesamiento y montaje de mis laminillas. Gracias por brindarme la oportunidad de aprender a utilizar los equipos, por sus asesorías y consejos, y por todo el acompañamiento durante el proceso de análisis de mis muestras anatómicas. Agradezco profundamente también el espacio que me ofrecieron en el laboratorio para trabajar, así como las risas compartidas y los momentos de pastelitos que hicieron de esta etapa una experiencia mucho más amena y divertida.

Al M.C. Álvaro González Michel, del laboratorio de Hidrología e Irrigación, por su colaboración en los monitoreos de las estaciones meteorológicas en el campo experimental y en la Estación Biológica Dra. Laura Arriaga Cabrera.

Al personal del Laboratorio de Espectrofotometría de Absorción Atómica, Ing. Francisca Griselda Peña y Q.B. Emerson Zúñiga Mayoral por las facilidades otorgadas en el uso de los equipos en las técnicas para el análisis mineral de mis tratamientos.

Al personal de los laboratorios de Bioquímica Fisiológica y de Genómica y Bioinformática, M.C. Roberto Hernández Herrera y M.C. Gabriela Carrión Espinoza, por siempre recibirme de la manera más atenta y permitirme el uso de sus equipos.

Agradezco profundamente a la Dra. Diana Medina Hernández, quien me motivó a presentar mi proyecto de doctorado en diversos lugares de La Paz, Baja California Sur. Gracias a esta colaboración, pudimos donar más de 1000 cardones al Santuario de los Cactus, contribuyendo a su reforestación.

A Josymar, mi compañero de vida, por su amor, motivación y apoyo constante durante este proceso. Gracias por su infinita paciencia y por ser mi soporte en los momentos difíciles de mi etapa doctoral. Por estar siempre dispuesto a enseñarme estadística, por sumarse a mi vida de manera positiva y por motivarme a seguir adelante. Juntos compartimos momentos increíbles en La Paz, B.C.S., los cuales atesoraré siempre.

A mi familia en Perú, que siempre estuvo pendiente de mí. Las videollamadas casi diarias hicieron que los extrañara menos y me brindaron el apoyo emocional que necesitaba. Gracias por alentarme en cada paso, por ser mi motor y mi motivo a lo largo de este proceso.

A mis amigos de la maestría y a las nuevas amistades que hice durante el doctorado, tanto dentro como fuera del CIBNOR que hicieron de esta etapa de mi vida un recuerdo inolvidable. Gracias por todas las risas, pláticas compartidas y aventuras en Baja California Sur. Por habernos estresado juntos con las fechas límite de inscripciones, reuniones de comité, y demás. Ustedes fueron mi segunda familia en México, y siempre los llevaré en mi corazón. En especial a Lupita, Melissa, Chepe, Clara, Luis, Betzy, Simone, Belén, Adriana, Viviana y Alejandro, los quiero mucho.

Finalmente, y no menos importante, quiero agradecer a Lucas, quien ha estado casi 16 años en mi vida. Ha sido un fiel compañero de cuatro patas, sin opción de elegir en qué país vivir, pero siempre ha estado a mi lado. Gracias por alegrar mis días con tu presencia, por acompañarme en los viajes nacionales e internacionales, en las amanecidas académicas y por ser parte de las aventuras en la península. Es posible que seas el primer perro peruano en hacer la ruta de la Baja, y siempre serás parte esencial de mis historias, espero sigamos disfrutando más tiempo juntos.

Contenido

Resumen	i
Summary	iii
Dedicatoria	v
Agradecimientos	vi
Contenido	ix
Lista de figuras	xi
Lista de tablas	xiv
Abreviaturas	xv
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
2.1 Las cactáceas en las zonas áridas	3
2.2 Factores ambientales que afectan la germinación en las cactáceas.....	4
2.3 Emergencia y establecimiento de <i>Pachycereus pringlei</i> en las zonas áridas	5
2.4 Adaptaciones morfo-anatómicas y procesos fisiológicos claves en cactáceas de zonas áridas	7
2.5 Interacciones planta-suelo en zonas áridas	8
2.6 La importancia del efecto nodriza y su papel ecológico en las zonas áridas	9
2.7 El uso de abonos orgánicos en suelos de baja fertilidad y sus beneficios	11
3. JUSTIFICACIÓN	14
4. HIPÓTESIS	15
5. OBJETIVOS	16
5.1 Objetivo general	16
5.2 Objetivos particulares.....	16
6. MATERIAL Y MÉTODOS	17
6.1 Área de estudio y material vegetativo.	17
6.2 Diseño experimental.....	18
6.2.1 Diseño experimental para el Objetivo 1	18
6.2.1.1 Caracterización microclimática y edáfica de condiciones naturales	18
6.2.1.2 Experimento 1	20
6.2.2 Diseño experimental para el Objetivo 2	22
6.2.2.1 Experimento 2	22
6.2.3 Diseño experimental para el Objetivo 3	24
6.2.3.1 Experimento 3	24
6.3 Etapa de emergencia	26
6.4 Etapa de establecimiento	28
6.4.1 Curva de supervivencia	28
6.4.2 Variables morfométricas.....	28
6.4.3 Variables fisiológicas	30
6.4.4 Variables anatómicas	33
6.5 Análisis estadísticos	36
7. RESULTADOS	37
7.1 Efecto nodriza en condiciones naturales y controladas.....	37
7.1.1 Etapa de emergencia	37
7.1.2 Etapa de establecimiento	41

7.2 Abonos orgánicos en condiciones controladas	49
7.2.1 Caracterización fisicoquímica de las proporciones de abonos orgánicos	49
7.2.2 Etapa de emergencia	51
7.2.3 Etapa de establecimiento	56
8. DISCUSIÓN	66
8.1 Desarrollo de plántulas bajo el efecto nodriza en condiciones naturales y controladas	66
8.1.1 Etapa de emergencia de plántulas.....	66
8.1.2 Etapa de establecimiento de plántulas bajo el efecto nodriza en condiciones controladas	68
8.1.2.1 Caracteres morfométricos durante la etapa de establecimiento de plántulas en condiciones controladas.....	69
8.1.2.2 Caracteres fisiológicos durante la etapa de establecimiento de plántulas en condiciones controladas.....	70
8.1.2.3 Caracteres anatómicos durante la etapa de establecimiento de plántulas en condiciones controladas.....	72
8.2 Desarrollo de plántulas bajo el uso de abonos orgánicos en condiciones controladas.....	74
8.2.1 Caracterización fisicoquímica de los tratamientos.....	74
8.2.2 Etapa de emergencia de plántulas.....	76
8.2.3 Etapa de establecimiento de plántulas bajo el uso de abonos orgánicos en invernadero	78
8.2.3.1 Caracteres morfométricos durante la etapa de establecimiento de plántulas en condiciones controladas.....	78
8.2.3.2 Caracteres fisiológicos durante la etapa de establecimiento de plántulas en condiciones controladas.....	79
8.2.3.3 Caracteres anatómicos durante la etapa de establecimiento de plántulas en condiciones controladas.....	82
9. CONCLUSIONES	85
10. BIBLIOGRAFÍA CITADA	86
11. ANEXOS	103
Anexo A. Tipo de estomas.	103
Anexo B. Gráficas de regresiones lineales.....	104
Anexo C. Gráficas de dispersión.	106
Anexo D. Artículo publicado: Physiological and morphometric characteristics of <i>Pachycereus pringlei</i> (<i>S. Watson</i>) Britton & Rose seedlings applying organic manures.	111
Anexo E. Artículo publicado: <i>Pachycereus pringlei</i> seedlings emergence and establishment under different lighting conditions.	134

Lista de figuras

Figura 1. Colecta de fruto de cardón entre los meses de junio y julio.	18
Figura 2. Parcela de 100 m ² dentro de la Estación Biológica Dra. Laura Arriaga-Cabrera del CIBNOR.	19
Figura 3. Establecimiento de tratamientos con diferentes aperturas de luz en invernadero del CIBNOR.	23
Figura 4. Establecimiento de tratamientos con abonos orgánicos en los macrotúneles del campo experimental del CIBNOR.	25
Figura 5. Medición de la longitud del tallo con vernier digital.	29
Figura 6. Medición del área total de las raíces de cardón.	30
Figura 7. Toma de muestras para la lectura de clorofila a, b y total.	31
Figura 8. Fijación de muestras de tallo y raíz en parafina.	34
Figura 9. (A) Porcentaje promedio de emergencia de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> bajo condiciones de sombra y luz naturales en la Estación Biológica Dra. Laura Arriaga Cabrera. Los niveles de significancia indicados por la prueba de Tukey se denotan con letras. Las barras que no comparten la misma letra son significativamente diferentes ($p < 0.05$); (B) Respuesta inicial de la emergencia de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> en condiciones de sombra y luz naturales en la Estación Biológica Dra. Laura Arriaga Cabrera (Día 0 = Día de siembra). CNS: Condiciones naturales de sombra; NLC: Condiciones naturales de luz.	37
Figura 10. (A) Porcentaje promedio de emergencia inicial de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> bajo diferentes condiciones de sombra en invernadero. Los niveles de significancia determinados por la prueba de Tukey se indican con letras. Las barras que no comparten la misma letra difieren significativamente ($p < 0.05$); (B) Respuesta inicial del porcentaje de emergencia de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> en diferentes condiciones de sombra en invernadero (Día 0 = Día de siembra). OP: Sin sombra (control); 30P: 30% de sombra; 50P: 50% de sombra; 95P: 95% de sombra.	38
Figura 11. Porcentaje parcial de emergencia de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> en diferentes condiciones de sombra en invernadero en el día 30 (Día 0 = Día de siembra). OP: Sin sombra (control); 30P: 30% de sombra; 50P: 50% de sombra; 95P: 95% de sombra.	39
Figura 12. Emergencia final de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> en diferentes condiciones de sombra en invernadero; los bigotes representan el rango intercuartílico; la media está indicada por puntos rojos; los valores atípicos están marcados con puntos azules; y la mediana se indica con líneas negras dentro de la caja. OP: Sin sombra (control); 30P: 30% de sombra; 50P: 50% de sombra; 95P: 95% de sombra.	40
Figura 13. Supervivencia de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> que crecieron en condiciones naturales de sombra y condiciones naturales de luz en Estación Biológica Dra. Laura Arriaga-Cabrera. CNL: Condiciones naturales de luz CNS: Condiciones naturales de sombra (control).	42
Figura 14. Supervivencia de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> que crecieron en diferentes condiciones de sombra en invernadero. OP: Sin sombra (control); 30P: 30% de sombra; 50P: 50% de sombra.	43
Figura 15. (A) Gráfica de barras de la conductividad hidráulica relativa (CHR). (B) Gráfica de barras del Índice de vulnerabilidad. Valores promedio \pm desviación estándar (SD); $n = 4$. Los valores que comparten la misma letra no difieren significativamente ($p < 0.05$).	49
Figura 16. (A) Porcentaje promedio de emergencia de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> sometidos a tratamientos de abonos orgánicos en invernadero. Los niveles de significancia	

indicados por la prueba de Tukey se denotan con letras. Las barras que no comparten la misma letra son significativamente diferentes ($p < 0.05$); (B) Respuesta inicial de la emergencia de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> en tratamientos de abonos orgánicos en invernadero (Día 0 = Día de siembra).	52
Figura 17. Porcentaje parcial de emergencia de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> tratadas con abonos orgánicos en invernadero (Día 0 = Día de siembra).	53
Figura 18. Emergencia final de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> tratadas con abonos orgánicos en invernadero, los bigotes representan el rango intercuartílico; la media está indicada por puntos rojos; los valores atípicos están marcados con puntos azules; y la mediana se indica con líneas negras dentro de la caja.	54
Figura 19. Supervivencia de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> que crecieron con tratamientos de abonos orgánicos en invernadero.	56
Figura 20. (A) Gráfica de barras de la conductividad hidráulica relativa (CHR). (B) Gráfica de barras del Índice de vulnerabilidad. Valores promedio \pm desviación estándar (SD); $n = 4$. Los valores que comparten la misma letra no difieren significativamente ($p < 0.05$).	65
Figura 21. Estoma paralelocítico en epidermis de tallo de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> para tratamientos en diferentes condiciones de sombra y luz observado en microscopio óptico a 100x.	103
Figura 22. Estoma paralelocítico en epidermis de tallo de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> para tratamientos bajo diferentes condiciones de abonos orgánicos observado bajo microscopio óptico a 100x.	103
Figura 23. Gráfica de regresión lineal mostrando la relación entre el número de estomas y la densidad estomática de plántulas de <i>P. pringlei</i> en diferentes condiciones de sombra y luz. La línea de regresión se ajusta según la fórmula $Densidad\ estomática = -1.390 \times 10 - 8 + 045.39 \times Número\ de\ estomas$	104
Figura 24. Gráfica de regresión lineal mostrando la relación entre la densidad e índice estomáticos en diferentes condiciones de sombra y luz. La línea de regresión se ajusta según la $Densidad\ etomática = 8.281 + 11.176 \times Índice\ estomático$	104
Figura 25. Gráfica de regresión lineal mostrando la relación entre la densidad e índice estomáticos en diferentes condiciones de abonos orgánicos. La línea de regresión se ajusta según la fórmula $Densidad\ estomática = 12.208 + 8.509 \times Índice\ estomático$	105
Figura 26. Gráfica de regresión lineal mostrando la relación entre el número de estomas y la densidad estomática en diferentes condiciones de abonos orgánicos. La línea de regresión se ajusta según la fórmula $Densidad\ estomática = 26.646 + 5.4967 \times Número\ de\ estomas$	105
Figura 27. Gráfica de dispersión mostrando la relación entre el diámetro y número de vasos en diferentes condiciones de sombra y luz. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.	106
Figura 28. Gráfica de dispersión mostrando la relación entre el índice de vulnerabilidad (IV) y número de vasos en diferentes condiciones de sombra y luz. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.	106
Figura 29. Gráfica de dispersión mostrando la relación entre el índice de vulnerabilidad (IV) y diámetro de vasos en diferentes condiciones de sombra y luz. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.	107
Figura 30. Gráfica de dispersión mostrando la relación entre la conductividad hidráulica relativa (CHR) y diámetro de vasos en diferentes condiciones de sombra y luz. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.	107

- Figura 31.** Gráfica de dispersión mostrando la relación entre la conductividad hidráulica relativa (CHR) e índice de vulnerabilidad (IV) en diferentes condiciones de sombra y luz. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.108
- Figura 32.** Gráfica de dispersión mostrando la relación entre el diámetro y número de vasos en diferentes condiciones de abono orgánico. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.108
- Figura 33.** Gráfica de dispersión mostrando la relación entre el índice de vulnerabilidad (IV) y número de vasos en diferentes condiciones de abono orgánico. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.109
- Figura 34.** Gráfica de dispersión mostrando la relación entre el índice de vulnerabilidad (IV) y diámetro de vasos en diferentes condiciones de abono orgánico. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.109
- Figura 35.** Gráfica de dispersión mostrando la relación entre la conductividad hidráulica relativa (CHR) y diámetro de vasos en diferentes condiciones de abonos orgánicos. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.110
- Figura 36.** Gráfica de dispersión mostrando la relación entre la conductividad hidráulica relativa (CHR) e índice de vulnerabilidad (IV) en diferentes condiciones de abonos orgánicos. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.110

Lista de tablas

Tabla 1. Tratamientos del experimento 1.....	20
Tabla 2. Número de factores y tratamientos para el diseño experimental del experimento 1....	21
Tabla 3. Parámetros físicos medidos durante la etapa de emergencia de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> en condiciones naturales de luz y sombra en la Estación Biológica Dra. Laura Arriaga Cabrera.....	21
Tabla 4. Tratamientos del experimento 2.....	22
Tabla 5. Número de factores y tratamientos para el diseño experimental del experimento 2....	22
Tabla 6. Parámetros físicos medidos durante la etapa de emergencia y establecimiento de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> en condiciones controladas de luz y sombra en invernadero.	23
Tabla 7. Tratamientos del experimento 3.....	24
Tabla 8. Número de factores y tratamientos para el diseño experimental del experimento 3....	25
Tabla 9. Parámetros físicos medidos durante la etapa de emergencia y establecimiento de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> en condiciones controladas de luz y sombra en invernadero.	26
Tabla 10. Descripción de índices de emergencia.....	27
Tabla 11. Caracteres de vigor parcial (P) y final (F) de la emergencia de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> en diferentes condiciones de sombra en invernadero.....	41
Tabla 12. Variables morfométricas (valores medios \pm desviación estándar (SD), n = 4) del tallo de <i>Pachycereus pringlei</i> en diferentes condiciones de sombra en invernadero.....	44
Tabla 13. Variables morfométricas (valores medios \pm desviación estándar (SD), n = 4) de la raíz de <i>Pachycereus pringlei</i> en diferentes condiciones de sombra en invernadero.....	45
Tabla 14. Variables fisiológicas (Valores promedio \pm SD) de <i>Pachycereus pringlei</i> en diferentes condiciones de sombra en invernadero.....	46
Tabla 15. Variables anatómicas (Valores promedio \pm SD) de <i>Pachycereus pringlei</i> en diferentes condiciones de sombra en invernadero.....	47
Tabla 16. Tabla comparativa de caracteres anatómicos en diferentes condiciones de sombra y luz. Valores promedio \pm desviación estándar (SD); n = 4.....	48
Tabla 17. Caracterización fisicoquímica de tratamientos de abonos orgánicos utilizados en invernadero.....	50
Tabla 18. Caracterización química de los tratamientos de abonos orgánicos utilizados en el invernadero.....	51
Tabla 19. Índices de la emergencia parcial (P) y final (F) de plántulas de <i>Pachycereus pringlei</i> tratadas con abonos orgánicos.....	55
Tabla 20. Variables morfométricas (valores medios \pm desviación estándar (SD), n = 4) del tallo de <i>Pachycereus pringlei</i> tratadas con abonos orgánicos en invernadero.....	58
Tabla 21. Variables morfométricas (valores medios \pm desviación estándar (SD), n = 4) de la raíz de <i>Pachycereus pringlei</i> tratadas con abonos orgánicos en invernadero.....	59
Tabla 22. Variables fisiológicas (Valores promedio \pm SD) de <i>Pachycereus pringlei</i> tratadas con abonos orgánicos en invernadero.....	61
Tabla 23. Variables anatómicas (Valores promedio \pm SD) de <i>Pachycereus pringlei</i> tratadas con abonos orgánicos en invernadero.....	63
Tabla 24. Tabla comparativa de caracteres anatómicos en diferentes condiciones de abonos orgánicos. Valores promedio \pm desviación estándar (SD); n = 4.....	64

Abreviaturas

A	Absorbancia
BPCV	Bacterias promotoras del crecimiento vegetal
C	Centígrados
cm	Centímetros
MAC	Metabolismo ácido de las crasuláceas
CE	Conductividad eléctrica
CRA	Contenido relativo de agua
CHR	Conductividad hidráulica relativa
DA	Densidad aparente
dS/m	DeciSiemens por metro
FAA	Formaldehído, alcohol, acético
g	Gramos
h	Hora
m	Metro
MPa	Megapascal
mm	Milímetro
mg	Miligramo
mL	Mililitro
MO	Materia orgánica
MS	Materia seca
N	Norte
nm	Nanómetro
P	Porosidad
PAR	Radiación fotosintéticamente activa
rpm	Revolución por minuto
µm	Micrómetro
µg	Microgramo
UV	Ultravioleta
V	Vaso

1. INTRODUCCIÓN

Las cactáceas de zonas áridas y semiáridas poseen características morfológicas, fisiológicas y anatómicas únicas que les permiten tolerar condiciones climáticas extremas y completar su ciclo de vida en estas regiones (Nobel *et al.*, 1986; Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995). Estas adaptaciones a ambientes donde el agua es limitada incluyen el metabolismo del ácido crasuláceo (MAC), cutículas gruesas, espinas y tricomas que interceptan parte de la radiación solar (Granados *et al.*, 1998). Sin embargo, los cactus son especies vulnerables en las primeras etapas de desarrollo (Martínez-Ramos *et al.*, 2016) debido a factores abióticos y bióticos (Turner, 1990; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Mandujano *et al.*, 1997). Por ello, las plántulas necesitan crecer rápidamente, desarrollar raíces que faciliten una absorción eficiente de agua y competir por recursos como nutrientes, luz y espacio (Fenner y Thompson, 2005).

En las zonas áridas, la materia orgánica, fuente esencial de nutrientes para las plantas y proveniente principalmente de la descomposición de la hojarasca disponible, es limitada. Esta escasez afecta la supervivencia de las plántulas de cactáceas, que a menudo no superan las primeras etapas de desarrollo y mueren por falta de nutrientes (Ramírez, 2011). Además, la sombra que proporcionan algunas plantas aumenta la humedad del suelo, reduce el sobrecalentamiento, minimiza la transpiración excesiva y previene la fotoinhibición en las plántulas, creando un microambiente menos estresante (Kitajima y Fenner, 2000; Delgado-Sánchez *et al.*, 2013). A estas plantas que facilitan el establecimiento de otras mediante la provisión de servicios ecológicos se les conoce como nodrizas (Suzán-Azpiri y Sosa, 2006).

El suelo es un factor crucial en las primeras etapas de desarrollo vegetal y, en los últimos años se ha promovido el uso de abonos orgánicos (composta y lombricomposta) debido a sus beneficios, entre los cuales se encuentra el aumento de la permeabilidad y retención de humedad del suelo por más tiempo, posee una capacidad amortiguadora antes los cambios bruscos de acidez, y la aportación de nutrientes, lo cual mejora las características morfométricas y fisiológicas de las plantas (Cabrera-Rivera, 2013; Bashan *et al.*, 2009).

Pachycereus pringlei (S.Watson) Britton & Rose, de nombre común “cardón”, es una cactácea endémica del desierto Sonorense. Su gran biomasa actúa como reservorio de nutrientes y ofrece refugio y alimento a la fauna local (Delgado-Fernández *et al.*, 2017). Aunque esta especie presenta una alta tasa de germinación (Suzán-Azpiri y Sosa, 2006; Bacilio *et al.*, 2011), el establecimiento de plántulas es un evento esporádico debido a las elevadas tasas de mortalidad (Bullock *et al.*, 2005), a menudo asociadas con condiciones edáficas y climáticas adversas, como la baja disponibilidad de materia orgánica y la alta radiación (Pérez-Sánchez *et al.*, 2015).

En este contexto, la presente investigación evaluó la simulación del efecto nodriza mediante la regulación de la radiación con mallas de sombra y la aplicación de abonos orgánicos como sustrato, con el objetivo de mejorar la emergencia y el establecimiento de plántulas de *P. pringlei* y así aumentar su éxito de supervivencia.

2. ANTECEDENTES

2.1 Las cactáceas en las zonas áridas

Las zonas áridas y semiáridas de México comprenden más de la mitad del territorio nacional y se caracterizan por suelos con baja disponibilidad de humedad durante el año, altas temperaturas y radiación solar que puede alcanzar hasta 60 °C (Arias, 1997; Hernández-Ledesma y Cruz-Esteban, 2021). Según la carta de Uso de Suelo y Vegetación de la Oficial Mexicana, el matorral sarcocaulé es la vegetación predominante en la península de Baja California (INEGI, 2016). Este tipo de vegetación se conocía anteriormente como matorral xerófilo, típico de las zonas áridas y semiáridas de México (Rzedowski, 2006). Las plantas dominantes en estas regiones incluyen especies arbóreas y arbustivas, principalmente leguminosas, junto con una abundante presencia de suculentas (como agaváceas y cactáceas) y semi-suculentas (burseráceas y euforbiáceas) (León de la Luz *et al.*, 2000).

En Baja California Sur, el clima es principalmente muy cálido y muy seco (92%), con un 7% de clima seco-semiseco y un 1% de clima templado subhúmedo en la sierra de La Laguna (García, 1973). La temperatura media anual varía entre 14 y 26°C, reflejando fluctuaciones a lo largo del año. Durante julio y agosto, las temperaturas alcanzan máximos promedio de 35°C. Las lluvias son escasas y se concentran en el verano, con precipitaciones anuales que oscilan entre 100 y 400 mm (INEGI, 2020).

Las condiciones ambientales de las zonas áridas y semiáridas han moldeado la evolución de diversas adaptaciones en las cactáceas, que son esenciales para su supervivencia. Así, los cactus han desarrollado adaptaciones anatómicas, morfológicas y fisiológicas que les permiten soportar las temporadas de sequía, incluso cuando el desarrollo radicular se ve afectado (Loza-Cornejo *et al.*, 2003). Entre estas adaptaciones destacan los sistemas radical extensos y profundos, tejidos especializados para almacenar agua, superficies cerosas que reflejan la radiación solar, reducción de la superficie foliar transformada en espinas, alta presión osmótica para extraer humedad de suelos secos, y el control de la transpiración mediante el cierre estomático (Gonzalez-Medrano, 2012; Vázquez-Sánchez *et al.*, 2017).

A nivel mundial, existen cerca de 1,800 especies de cactáceas, y México destaca por tener 670 especies, de las cuales 518 son endémicas (Guzmán *et al.*, 2003; Hernández-Ledesma *et al.*, 2015; Arias y Aquino, 2019). Sin embargo, los cactus son el quinto grupo más amenazado, con un 31% de las especies amenazadas (Goettsch *et al.*, 2015). Las cactáceas son especies claves en los biomas áridos y semiáridos de México, proporcionando refugio y recursos para sustentar a otras especies de los ecosistemas (Guerrero *et al.*, 2019). Por ejemplo, diversas especies de dípteros del género *Drosophila* depositan sus huevos y se alimentan de tallos necrosados de cactus columnares (Castrezana y Markow, 2001).

Entre las cactáceas endémicas del desierto sonorense se encuentra *Pachycereus pringlei*, un cactus columnar-arborescente que alcanza hasta 19 metros de altura y superar los 1,000 kg de biomasa (Bravo-Hollis, 1978; Turner *et al.*, 1995). En la península de Baja California, su distribución comprende desde los 23°N hasta los 31°N. Esta especie es clave para el ecosistema desértico peninsular porque proporciona flores y frutos que, en algunos casos, son el principal alimento de la fauna silvestre (León de la Luz *et al.*, 2002). Además, las ramificaciones del cardón sirven como refugio y protección para aves y mamíferos, y como perchas de asoleamiento para reptiles (Blázquez y Rodríguez-Estrella, 2001; 2007). La época de reproducción de *Pachycereus pringlei* ocurre de abril a julio. Delgado-Fernández *et al.* (2017) registró 61 especies de animales que interactúan con el cardón.

2.2 Factores ambientales que afectan la germinación en las cactáceas

La germinación de *Pachycereus pringlei*, al igual que en otras cactáceas, está influenciada por factores ambientales clave como la temperatura, la humedad y la luz. El intervalo óptimo de temperatura para la germinación se encuentra entre 17 y 34 °C, con un valor ideal de aproximadamente 25 °C, mientras que, temperaturas extremas no favorecen el proceso (Zimmer, 1965; Nobel, 1988; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Seal *et al.*, 2017). Además, la respuesta a la temperatura depende de la edad de las semillas, las más envejecidas requieren más tiempo y a menudo diferentes condiciones térmicas (Zimmer y Schultz, 1975). La respuesta a temperaturas constantes o alternantes también varía según la especie, sin una tendencia general en la familia Cactaceae. Algunos estudios han demostrado que, temperaturas superiores a 55 °C

pueden afectar la viabilidad de las semillas de *Pachycereus pringlei* y otras especies del género (Vega-Villasante *et al.*, 1996). Sin embargo, se ha registrado que más del 50 % de las semillas de *Pachycereus pringlei* pueden germinar a temperaturas de hasta 40 °C (Yang *et al.*, 2003; Meiado *et al.*, 2016).

La luz tiene un rol importante en la germinación de las semillas. Se ha descubierto que algunas especies como *Carnegiea*, *Pachycereus* y *Stenocereus*, requieren cierta intensidad de luz para germinar (McDonough, 1964; Rojas-Aréchiga *et al.*, 2013; Meiado *et al.* 2016), mientras que, otras germinan en la oscuridad (Zimmer, 1969).

La forma de la semilla también influye en la formación de grietas de germinación, lo cual se considera una adaptación para la dispersión por agua (Sánchez-Salas *et al.*, 2012; Romero-Méndez *et al.*, 2018). La humedad es un factor crucial y las semillas por lo general, necesitan períodos largos de hidratación para eliminar los inhibidores solubles (Pilcher, 1970; Potter *et al.*, 1984). Las semillas de cactus están protegidas por una capa externa gruesa (testa) y una capa interna que forma una fina membrana alrededor del embrión (Bregman y Bouman, 1983; Barthlott y Hunt, 2000). Además, el paso de las semillas por el tracto digestivo de los animales debilita la testa y aumenta la germinación en condiciones adecuadas (Cortes Figueira *et al.*, 1994; Pedroni y Sánchez, 1997). Por otro lado, los ciclos de hidratación y deshidratación también tienen un rol importante: Dubrovsky (1998) demostró que estos ciclos aumentan la velocidad y el porcentaje final de germinación en algunas especies de cactáceas.

2.3 Emergencia y establecimiento de *Pachycereus pringlei* en las zonas áridas

La emergencia se define como el proceso mediante el cual la plántula aparece en la superficie del suelo, marcando una etapa que sigue a la germinación de las semillas. Por su parte, el establecimiento es el proceso por el cual una planta se asienta, resiste y sobrevive en un nuevo hábitat; incluye desde la germinación y emergencia hasta la formación de hojas verdaderas (o, en el caso de los cactus, la aparición de espinas) (National Research Council, 2002; Dumroese *et al.*, 2012). Los primeros estadios de desarrollo son críticos, porque las plántulas dependen de variables ambientales como la humedad, la luz y los nutrientes para su supervivencia y

establecimiento (Gelmond, 1978; Pimienta-Barrios *et al.*, 2008). En las zonas áridas y semiáridas, las condiciones climáticas adversas se intensifican, limitando la supervivencia de las plántulas en las primeras etapas de vida. Sin embargo, algunos estudios han reportado que el reclutamiento y la supervivencia de los cactus en los desiertos de América del Norte se ven favorecidos bajo el dosel de las plantas nodrizas (Suzán-Azpiri y Sosa, 2006), las cuales proporcionan un microambiente que promueve el establecimiento de las plántulas sin afectar negativamente a la planta nodriza (Cares *et al.*, 2013). Esta interacción beneficia a las especies protegidas, reduciendo el estrés abiótico al que están expuestas (Miranda-Jácome y Flores, 2018).

Como se mencionó anteriormente, la temperatura es un factor crucial que regula la germinación de las semillas de cactus (Lindow-López *et al.*, 2018). Además, el estrés hídrico, asociado con altas temperaturas y radiación, puede inhibir el crecimiento, desarrollo y supervivencia de los cactus, poniendo en riesgo la dinámica poblacional de estas especies (Steenbergh y Lowe, 1969; Chaves *et al.*, 2003; Nieto-Garibay *et al.*, 2009). Estas condiciones, combinadas con la escasez de nutrientes en los suelos desérticos y la herbivoría, resultan en tasas altas de mortalidad durante las primeras etapas de desarrollo (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998; Esparza-Olguín *et al.*, 2002). Debido a su lento crecimiento, las plántulas de cactus son más vulnerables en comparación con otras especies vegetales (Martínez-Ramos *et al.*, 2016). Por lo tanto, la presión selectiva que favorece un crecimiento rápido de las plántulas es importante, ya que su supervivencia depende de un equilibrio entre el desarrollo de tejido parenquimatoso y fotosintético durante las etapas iniciales (Jordan y Nobel, 1981; Valencia-Díaz *et al.*, 2012).

Estudios realizados con el cardón en la península de Baja California Sur han demostrado que, aunque las semillas presentan altas tasas de germinación en condiciones controladas, el reclutamiento y establecimiento de esta especie en condiciones naturales es limitado (Puente, 2004; Suzán-Azpiri y Sosa, 2006; Bacilio *et al.*, 2011). Mediante la técnica de fotografías repetidas se analizó una población de 2,246 cardones en localidad de Vizcaíno en un período de tiempo que osciló entre 29 y 96 años y estimó que las tasas de reclutamiento de cardón en condiciones naturales son bajas, de 0.01 a 0.09 individuos al año (Bullock *et al.*, 2005).

2.4 Adaptaciones morfo-anatómicas y procesos fisiológicos claves en cactáceas de zonas áridas

Las plántulas que se desarrollan en zonas áridas han evolucionado diversas adaptaciones morfo-anatómicas que les permiten sobrevivir en condiciones extremas de sequía y altas temperaturas. En este contexto, las cactáceas desarrollan una arquitectura radicular eficiente, porque las raíces desempeñan un rol crucial en la absorción de agua en estos entornos áridos. Se ha observado que el desarrollo de pelos radicales, provocado por la finalización temprana del crecimiento de la raíz, permite una absorción más rápida de agua y favorece el establecimiento de las plántulas (Rodríguez-Alonso *et al.*, 2018). Las espinas, que se originan en el meristemo de las plántulas, son una característica morfológica que los cactus utilizan para minimizar la superficie y reducir la pérdida de agua por transpiración, proporcionar sombra y mitigar la radiación solar directa (Drezner, 2011; Loza-Cornejo *et al.*, 2011). Los tallos también están protegidos por una gruesa capa de cera que también ayudan a la prevención de la pérdida de agua durante la transpiración y proteger de la radiación solar (Gibson, 1998).

Las costillas de los cactus desempeñan funciones clave en su adaptación a entornos áridos. Estas estructuras permiten que el tallo se expanda y contraiga según la disponibilidad de agua, facilitando el almacenamiento durante períodos húmedos y reduciendo la superficie expuesta durante sequías, lo que minimiza la pérdida de agua (Mauseth, 2006). Además, las costillas crean sombras en las depresiones entre ellas, ayudando a regular la temperatura superficial del cactus y protegiéndolo del sobrecalentamiento (Nobel, 1988).

Los procesos fisiológicos son esenciales en las primeras etapas de la vida en las plantas del desierto y se centran en la conservación del agua, un recurso crucial en ambientes donde su disponibilidad es severamente limitada y esporádica (Nobel, 2010). Una de las adaptaciones más destacadas es el metabolismo ácido de las crasuláceas (MAC), una vía fotosintética presente en muchas suculentas y otras plantas adaptadas al desierto, en donde las plantas abren sus estomas durante las horas más frescas y húmedas de la noche para minimizar la pérdida de agua por transpiración (Kirschner *et al.*, 2021). El cierre de los estomas no solo disminuye la pérdida de agua por transpiración, sino que también reduce la absorción de dióxido de carbono y nutrientes, alterando así las vías metabólicas como la fotosíntesis (Xiong y Zhu, 2002). Los cactus poseen

tejido especializado llamado parénquima acuífero, compuesto por células de gran tamaño con paredes delgadas y vacuolas prominentes que almacenan agua, lo que les permite resistir períodos prolongados de sequía (Becker, 2007). Estas vacuolas contienen mucílagos que aumentan la capacidad de retención hídrica (Ogburn y Edwards, 2009). Además, estas plantas realizan ajustes osmóticos en respuesta al estrés hídrico para mantener la presión de turgencia necesaria para el crecimiento celular (Yang *et al.*, 2021).

2.5 Interacciones planta-suelo en zonas áridas

Las interacciones planta-suelo en las zonas áridas son fundamentales para la germinación y el crecimiento de las cactáceas. Las características del suelo, como su textura, estructura, contenido de nutrientes y capacidad de retención de agua influyen directamente en la disponibilidad de recursos esenciales para estas plantas (Julca-Otiniano *et al.*, 2006). En suelos arenosos con baja retención de agua, las cactáceas han desarrollado asociaciones para maximizar la absorción de humedad durante eventos de precipitación esporádicos e incrementar la captación de nutrientes (Chávez-Ambriz *et al.*, 2016). La presencia de microorganismos beneficiosos en la rizosfera, como bacterias promotoras del crecimiento vegetal (BPCV) y hongos micorrízicos, desempeña un papel crucial en la promoción del crecimiento vegetal, en la mejora de la fertilidad del suelo y la salud de las plantas en ecosistemas áridos (Bashan y de-Bashan, 2010). Las BPCV aumentan la disponibilidad de nutrientes esenciales, como el nitrógeno y el fósforo y mejoran la estructura del suelo (Morgado *et al.*, 2015). Las micorrizas, por ejemplo, forman asociaciones simbióticas con las raíces de las plantas, extendiendo la superficie de absorción de las raíces y ayudando a las plantas a obtener agua y nutrientes en suelos secos y pobres (Toro *et al.*, 2008).

En ambientes desérticos, las plantas pueden crear "islas de fertilidad o islas de recursos" alrededor de sus bases bajo las copas de las plantas, donde la acumulación de materia orgánica, nutrientes y microorganismos benéficos es mayor en comparación con el suelo desnudo (Ochoa-Hueso *et al.*, 2018; Maurice *et al.*, 2023). Estos microorganismos controlan tanto el ciclo de nutrientes como la descomposición de la materia orgánica (Delgado-Baquerizo *et al.*, 2016), mejoran la estructura del suelo y protegen contra patógenos (Borin *et al.*, 2010), amortiguan los cambios de temperatura del suelo y la evaporación (Kidron, 2009). Estos beneficios facilitan el

desarrollo de las cactáceas en ambientes extremos, como lo demuestran estudios de Carillo-García *et al.* (2001) y Ruiz *et al.*, (2008). Las islas fértiles afectan la diversidad, la productividad de la vegetación y desempeñan un papel clave en el funcionamiento de los ecosistemas desérticos, mejorando las condiciones para el crecimiento de otras plantas (Li *et al.*, 2021).

Se han reportados géneros de bacterias endófitas (*Bacillus*, *Staphylococcus*, *Klebsiella*, *Acinetobacter* y *Pseudomonas*) dominantes en la rizosfera de *P. pringlei* que pueden disolver el fósforo y transformarlo en formas asimilables para las plantas, degradar roca para establecerse en estratos rocosos (Puente *et al.*, 2004; 2009; Bashan y de-Bashan, 2010).

Estas interacciones edáficas contribuyen a la disponibilidad de nitrógeno, fósforo y materia orgánica en los suelos desérticos, facilitando el desarrollo de las plantas (Celaya y Castellanos, 2011).

Estas adaptaciones no solo aseguran la supervivencia de las cactáceas en condiciones extremas, sino que también definen su papel fundamental en los ecosistemas áridos, interactuando con el suelo y otras especies vegetales.

2.6 La importancia del efecto nodriza y su papel ecológico en las zonas áridas

El nodricismo o efecto nodriza es una estrategia de plantas de zonas áridas y radica en que los propágulos se establecen bajo otras plantas de especies perennes en una comunidad o rocas, los cuales actúan como “planta u objeto nodriza” generando un micrositio óptimo y de protección para el reclutamiento y desarrollo de las plántulas de cactáceas (Cody, 1993; Ramírez, 2011). Flores y Jurado (2003) mencionan que, en ambientes áridos o sitios con baja disponibilidad de agua, las plantas que crecen bajo la sombra de plantas nodrizas tienen ventaja debido a la atenuación de la luz, mejorando las condiciones micro climáticas al generar baja evapotranspiración en comparación a las plantas que crecen en espacios abiertos. Asimismo, el establecimiento de numerosas especies de cactáceas ha sido relacionado con la presencia de arbustos, de tal manera que se ha propuesto una interacción de facilitación arbusto-cactus (Drezner y Garrity, 2003; Zúñiga *et al.*, 2005).

La arquitectura del dosel por parte de la planta nodriza es muy importante porque influirá en la supervivencia y establecimiento de las plántulas, debido a que a mayor cobertura proporcione la nodriza habrá menos espacios abiertos expuestos a altas radiaciones (Drezner, 2006). Asimismo, Celaya-Michel y Castellanos-Villegas (2011) mencionan que, el mayor contenido de nitrógeno y otros nutrientes en los ecosistemas áridos y semiáridos se presenta en las “islas de fertilidad”, que se caracterizan por parches de plantas con una mayor cubierta de árboles y arbustos, especialmente leguminosas. Estas islas de fertilidad también desempeñan un papel importante en la supervivencia de las plántulas contra la herbivoría, los roedores o factores abióticos (Peláez *et al.*, 2019). Con respecto a las especies nodrizas que facilitan el establecimiento de plántulas de *P. pringlei*, se sabe que, *Prosopis glandulosa* (mezquite) y *Olneya tesota* (palo fierro) proporcionan sombra de buena calidad debido a su arquitectura y dosel altamente denso (Callaway, 1995; Bashan, 2000; Gutiérrez y Squeo, 2004; Suzán-Azpiri y Sosa, 2006).

Las rocas también desempeñan un papel facilitador similar a las plantas nodrizas, como objetos nodrizas, con la ventaja de que no habrá competencia por recursos limitados con otras plantas; sin embargo, las rocas solo brindarán un micrositio con bajas temperaturas y humedad (Nobel *et al.*, 1992; Rivera-Ríos *et al.*, 2021). Asimismo, la sombra que proporciona una roca no tiene un costo elevado para las plántulas al reducir la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (PAR), que es un factor limitante para las cactáceas ya que tienen una relación superficie/volumen muy baja (Nobel, 1988; Peters *et al.*, 2008). No obstante, ambos tipos de microhábitats sombreados son adecuados para la germinación de semillas y cada uno cuenta con una ventaja, por ejemplo, las cavidades rocosas también impiden con éxito la eliminación de semillas superficiales y bajo los doseles de las nodrizas hay una mayor cantidad de nutrientes, lo que aumenta la probabilidad de supervivencia de las plántulas en comparación con espacios desnudos (Gómez-Aparicio *et al.*, 2008; Munguía-Rosas y Sosa, 2008).

El efecto nodriza no solo trae como beneficio la supervivencia de las plántulas, sino también como consecuencia de ello se espera que mejore los mecanismos fisiológicos y morfo-anatómicos de las plántulas que crecen bajo el dosel. Delgado-Sánchez *et al.* (2013) evaluaron el efecto de las plantas nodrizas sobre los atributos anatómicos de las plántulas de *Opuntia streptacantha* y encontraron que las plantas que crecían en espacios abiertos presentaban una disposición central

del cloroplasto en la célula, mientras que las que crecían bajo sombra presentaban los cloroplastos dispersos en toda la célula para poder maximizar la fotosíntesis. Asimismo, también se ha observado que las tasas de crecimiento relativas de las plántulas que crecen bajo nodrizas son ligeramente más altas (Ruedas *et al.*, 2000; Miquelajauregui y Valverde, 2010; Pérez-Sánchez *et al.*, 2015).

Las plantas nodrizas (principalmente arbustos) y objetos nodrizas (rocas) se han empleado con éxito en los esfuerzos de reforestación desde bosques mediterráneos hasta zonas desérticas, el éxito de ambos métodos se ha atribuido a la reducción del estrés abiótico (temperatura y humedad) y biótico (herbivoría) (Rey *et al.*, 2009; Soliveres, 2011; Zwiener *et al.*, 2014; Chiquoine *et al.*, 2022). Con respecto a esto último, se sabe que, en muchos casos, ofrecen refugio a las plántulas frente a la herbivoría por parte de mamíferos o roedores y ayudan a mitigar el impacto de los vientos fuertes, lo que puede ser crucial para la supervivencia en un entorno tan hostil (Acuña-rodríguez *et al.*, 2009; Cuevas *et al.*, 2013). Sin embargo, hasta el momento el uso de mallas sombras para simular el efecto nodriza como método de reforestación para aumentar el éxito de supervivencia y la mejora de las características externas e internas de plántulas no se ha extendido en ecosistemas áridos o semiáridos.

El impacto de las plantas nodrizas en los ecosistemas áridos va más allá del establecimiento de plántulas. Estas interacciones positivas entre plantas también pueden influir en la sucesión ecológica, promoviendo la colonización y el crecimiento de especies que, de otra forma, no podrían establecerse. De este modo, las plantas nodrizas son clave para la regeneración natural y el mantenimiento de la biodiversidad en los ambientes áridos (Pugnaire y Haase, 1996; Caviares y Badano, 2009; Gómez-Aparicio *et al.*, 2009).

2.7 El uso de abonos orgánicos en suelos de baja fertilidad y sus beneficios

El suelo representa un factor importante para el establecimiento de las plantas de *P. pringlei*. Debido a la escasa cubierta vegetal y limitada productividad en los suelos de zonas áridas y semiáridas el contenido de materia orgánica es bajo (< 1%), lo cual limita el contenido de nutrientes y la retención de humedad en tiempo y espacio (Hagin y Tucker, 1982; Granados *et al.*,

2013; Nieto-Garibay *et al.*, 2021). Asimismo, el contenido de nitrógeno en estas regiones se limita a la abundancia de plantas presentes en islas de fertilidad, bajo el dosel de arbustos y árboles, lo que, aunado a las condiciones climáticas, las características fisicoquímicas del suelo de estas zonas determinan los bajos porcentajes de establecimiento de plántulas de *P. pringlei* (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Suzán-Azpiri y Sosa, 2006; Celaya-Michel y Castellanos-Villegas, 2011).

Con respecto a lo anterior, se ha estudiado que las características del suelo pueden ser mejoradas la incorporación de abonos como la composta y lombricomposta (Zanor *et al.*, 2018). El compostaje y lombricompostaje son técnicas de bajo costo que recientemente se han popularizado y contribuyen a la gestión de dichos residuos orgánicos mediante la acción combinada entre microorganismos y lombrices (Fernández-Gómez *et al.*, 2011), las cuales afectan el crecimiento y la función general de la planta (Jack y Thies, 2006).

La composta se ha utilizado para mejorar los suelos agrícolas durante cientos de años, pero solo en las últimas décadas se ha comenzado a comprender la ciencia detrás de esta práctica (Richard, 2004). El compostaje es un sistema de reciclaje natural en condiciones aeróbicas controladas en donde los microorganismos descomponen la materia orgánica en componentes más simples (Kadir *et al.*, 2016; Rastogi *et al.*, 2020). Los componentes más simples se convertirían entonces en humus que se conoce como compost, los cuales tendrán nutrientes valiosos para los suelos (Risse y Faucette, 2009). Por otro lado, la lombricomposta es el producto del compostaje microbiano de materia orgánica a través de la actividad de las lombrices de tierra, dando como resultado la producción de fertilizante orgánico (Rezvani y Zaefarian, 2016), el cual tiene un alto valor nutricional y con grandes posibilidades para su aplicación en la agricultura (Suthar, 2009).

Entre los beneficios de la composta y la lombricomposta está la mejora de la estructura física del suelo, textura, aireación y prolonga la capacidad de retención del agua del suelo (Pandey y Singh, 2019), así como para reducir la erosión y aumentar el pH (Ouédraogo *et al.*, 2001). Además, la aplicación de estos abonos puede desarrollar una buena formación de raíces en el suelo (Kadir *et al.*, 2016). Ambos representan un medio con alto contenido de materia orgánica que aumenta la disponibilidad de nutrientes para las plantas y el rendimiento de los cultivos (Hartl y Erhart, 2005). Poco se ha estudiado los efectos de la incorporación de este tipo de abonos en el suelo en

cactáceas, Cabrera-Rivera (2013) observó que la aplicación de abonos orgánicos en el cultivo de algunas especies de *Acanthocereus* mejoraba el rendimiento de brotes tiernos, aumentaba la longitud y la cantidad de estos en comparación de aquellos cultivos sin abonos orgánicos. Asimismo, Bashan *et al.* (2009) utilizó combinaciones de plantas leguminosas, microorganismos promotores de crecimiento y composta de vacuno para aumentar la supervivencia de cardones trasplantados del invernadero al medio natural. Debido a los beneficios que ofrece los abonos orgánicos al suelo característico de las zonas áridas se esperaba que las plántulas de *P. pringlei* incrementará sus posibilidades de supervivencia durante sus primeros estadios de desarrollo, así como mejorar los atributos morfológicos de las plántulas.

3. JUSTIFICACIÓN

El establecimiento de plántulas de *Pachycereus pringlei* (cardón) es un proceso crítico y escaso, particularmente en las primeras etapas de desarrollo debido a las condiciones extremas de las zonas áridas. En estos ambientes, factores como la alta radiación solar y la baja disponibilidad de nutrientes en el suelo limitan significativamente las oportunidades de supervivencia para las plántulas, lo que dificulta su regeneración natural y pone en riesgo la sostenibilidad de sus poblaciones. Este contexto desafiante resalta la necesidad de explorar alternativas que favorezcan el establecimiento exitoso de plántulas en su hábitat natural.

Ante esta problemática, la interacción con especies nodrizas y la implementación de abonos orgánicos surgen como estrategias prometedoras para aumentar la supervivencia de las plántulas de cardón. El uso de abonos orgánicos tiene el potencial de enriquecer el suelo, mejorando la disponibilidad de nutrientes esenciales para el desarrollo temprano de las plántulas. Al mismo tiempo, el efecto nodriza puede moderar el impacto de la radiación solar y las temperaturas extremas, creando un microambiente más adecuado para su crecimiento.

Este enfoque experimental permite evaluar en profundidad los cambios morfo-anatómicos y fisiológicos que experimentan las plántulas de cardón bajo estas condiciones mejoradas. Comprender estas adaptaciones puede ofrecer información crucial para desarrollar estrategias de conservación y restauración en ecosistemas áridos y semiáridos, donde las plantas de gran tamaño y larga vida como el cardón juegan un papel ecológico fundamental en la estructura y estabilidad del entorno.

4. HIPÓTESIS

El efecto nodriza y la aplicación de abonos orgánicos generarán modificaciones morfo-anatómicas y fisiológicas en las plántulas de cardón. Estos factores contribuirán a mejorar de forma significativa las tasas de emergencia y establecimiento, promoviendo un mejor desarrollo de las plántulas en ambientes con recursos limitados.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Determinar el efecto nodriza y el uso de abonos orgánicos en la emergencia y establecimiento de plántulas a través de cambios fisiológicos y morfo-anatómicos del cardón.

5.2 Objetivos particulares

1. Caracterizar las condiciones edáficas, micro-ambientales y analizar el efecto nodriza en la emergencia y establecimiento de *P. pringlei* en parcelas en condiciones naturales.
2. Evaluar el efecto nodriza con diferentes condiciones de radiación a través del uso de mallas sombras en la etapa de emergencia y establecimiento de plántulas de *P. pringlei* mediante variables fisiológicas y morfo-anatómicas.
3. Evaluar la emergencia y respuesta de adaptación de plántulas de *P. pringlei* para su establecimiento bajo proporciones de abono orgánico, a través de variables fisiológicas y morfo-anatómicas.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Área de estudio y material vegetativo.

Este estudio se llevó a cabo en dos ubicaciones para evaluar la emergencia y el reclutamiento, tanto en su entorno natural como en condiciones controladas. El primer experimento (en condiciones naturales), que corresponde al objetivo 1, se realizó en Estación Biológica Dra. Laura Arriaga-Cabrera (EB-LAC), ubicada en las coordenadas 24° 07' 41.4" N y -110° 26' 19.0", al norte de la ciudad de La Paz, Baja California Sur, México. Los terrenos de esta estación han estado aislados del ganado por aproximadamente 35 años, de manera que se considera un sitio sin impacto antrópico.

El segundo y tercer experimento (en condiciones controladas), que corresponden al objetivo 2 y 3, se llevaron a cabo en las instalaciones del invernadero del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C. (CIBNOR), también en La Paz, Baja California Sur, México.

La especie a estudiar es *Pachycereus pringlei* (S.Watson) Britton & Rose. Durante los meses de junio a julio, se recolectaron 30 frutos maduros de diferentes individuos de cardón en la Estación Biológica Dra. Laura Arriaga-Cabrera (EB-LAC). Las semillas se extrajeron de los frutos mediante disecciones longitudinales y luego se dejarán secar a temperatura ambiente (Fig. 1).



Figura 1. Colecta de fruto de cardón entre los meses de junio y julio.

6.2 Diseño experimental

Los experimentos de emergencia y establecimiento de plántulas, que se detallan a continuación, se realizaron utilizando un diseño experimental completamente al azar, considerando como factores de estudio el efecto nodriza (en condiciones naturales y controladas) y el sustrato (en condiciones controladas).

6.2.1 Diseño experimental para el Objetivo 1

6.2.1.1 Caracterización microclimática y edáfica de condiciones naturales

Con el fin de caracterizar las condiciones micro-ambientales y edáficas en las que se desarrollan las plántulas de cardón, se delimitó y cercó una parcela dentro de la EB-LAC (Fig. 2). Esta parcela se distingue por estar libre de actividades humanas y ganaderas. En ella se desarrolla vegetación natural de matorral Sarcocaulis, que incluye especies como las leguminosas mezquite (*Neltuma articulata*) y palo fierro (*Olneya tesota*), además de *P. pringlei*. Las condiciones climáticas se caracterizan por una precipitación media anual histórica de 180 a > 250 mm con los meses más

cálidos de julio a septiembre, período en que se alcanzan temperaturas medias de 30 °C (Garza-Torres *et al.*, 2020).



Figura 2. Parcela de 100 m² dentro de la Estación Biológica Dra. Laura Arriaga-Cabrera del CIBNOR.

Se realizó el registro de variables micro-ambientales como temperatura del aire y humedad relativa ambiental de la parcela mediante una miniestación climática Miniestación Meteorológica (WatchDog Spectrum 15030) diariamente en intervalos de 1 hora (Tablas 3, 6 y 9).

Se colectaron cuatro muestras de suelo en el sitio donde se estableció la parcela y se observó el establecimiento natural de plántulas de *P. pringlei* durante el verano, con el fin de caracterizar las condiciones fisicoquímicas del suelo nativo. En el área del experimento 1, se evaluaron los siguientes parámetros:

Temperatura: Se registraron diariamente con sensor digital modelo Elitech GSP-6 (Elitech Technology, Inc. Milpitas, CA, EE. UU.). Las lecturas se tomaron las 24 horas, a una profundidad de 1 cm con el fin de conocer las temperaturas edáficas en condiciones naturales en donde se da el reclutamiento de cardones.

Humedad: La humedad del suelo se obtuvo diariamente mediante la lectura del sensor digital modelo Elitech GSP-6 (Elitech Technology, Inc. Milpitas, CA, EE. UU.).

Conductividad Eléctrica: El valor de la conductividad eléctrica se determinó en deciSiemens por metro (dS/m) mediante en el método propuesto de Jackson (1976) en el laboratorio de Edafología en las instalaciones del CIBNOR.

pH: El valor del pH se midió en una escala de 0 a 14 en el laboratorio de Fisiotecnia Vegetal en de las instalaciones del CIBNOR.

Porosidad: Para el análisis de porosidad del suelo, se extrajo una porción de sustrato de la parcela y se analizó mediante el método propuesto por Ortíz y Solorio (1980), en el laboratorio de Edafología en de las instalaciones del CIBNOR.

Nutrientes: Los nutrientes que se analizaron son amoniaco (NH_3), nitrato (NO_3^-), sulfatos (SO_4^2), calcio (Ca), fósforo (P), magnesio (Mg) y potasio (K). La cuantificación del contenido de nutrientes del sustrato se analizó mediante un fotómetro marca HANNA, modelo HI83303, siguiendo la metodología descrita en el manual del equipo. Los análisis se llevaron a cabo en el laboratorio de Fisiotecnia Vegetal del CIBNOR.

6.2.1.2 Experimento 1

En la parcela de la EB-LAC se realizó el experimento 1, que evaluó el efecto nodriza en condiciones naturales. Se establecieron dos tratamientos (Tabla 1), condiciones naturales de luz y condiciones naturales de sombra.

Tabla 1. Tratamientos del experimento 1.

Tratamientos		Leyendas
1	Condiciones naturales de luz	CNL
2	Condiciones naturales de sombra	CNS

Para cada tratamiento se utilizó una bandeja de 200 cavidades, de 32 cm de largo \times 7 cm de alto, la cual se dividió en cuatro secciones, cada sección se tomó como una repetición y cada repetición consistió en 50 semilleros (Tabla 2). Para las bandejas de germinación, se utilizó como sustrato el suelo nativo recolectado de la parcela establecida en la Estación Biológica EB-LAC, asegurando que las condiciones de germinación mostraran las características edáficas del sitio natural. Las semillas se sembraron a una profundidad de 1.5 cm desde la superficie en bandejas de germinación de 32 cm de largo \times 7 cm de alto, las cuales se colocaron en espacios expuestos al

sol y bajo el dosel de *N. articulata* y *Jatropha cinerea* (plantas nodriza), donde ocurre el reclutamiento natural de plántulas de *P. pringlei*.

Tabla 2. Número de factores y tratamientos para el diseño experimental del experimento 1.

Diseño	Completamente al azar
Factores de variación	1
Tratamientos	2
Repeticiones por tratamiento	3
Unidades experimentales	50

Durante el experimento, las plantas fueron regadas únicamente por las lluvias, que comenzaron el día en que se instaló el experimento (17 de octubre del 2023) y cesaron al cuarto día. La humedad relativa y la temperatura edáfica de cada tratamiento en el sitio de la EB-LAC se midió utilizando un sensor digital modelo Elitech GSP-6 (Elitech Technology, Inc. Milpitas, CA, EE. UU.) (Tabla 3).

Tabla 3. Parámetros físicos medidos durante la etapa de emergencia de plántulas de *Pachycereus pringlei* en condiciones naturales de luz y sombra en la Estación Biológica Dra. Laura Arriaga Cabrera.

Tratamientos	Etapa de emergencia								
	TE (C°)			TA (C°)			HR (%)		
	Min	Max	Promedio	Min	Max	Promedio	Min	Max	Promedio
CNS	25.9	47.4	34.5	25.0	40.0	30.6	44.6	98.5	77.1
CNL	26.2	59.7	36.2	25.4	45.8	31.6	36.3	96.0	76.3

CNS: Condiciones naturales de sombra; CNL: Condiciones naturales de luz; TE: Temperatura del suelo; TA: Temperatura ambiental; HR: Humedad relativa; Min: Mínimo; Max: Máximo.

Para obtener información sobre el porcentaje de apertura de luz bajo la cobertura de las plantas nodriza durante el experimento, se tomaron fotografías en varios días al mediodía desde el nivel del suelo bajo el dosel de las plantas nodriza. Las imágenes fueron procesadas con el programa Gap Light Analyzer versión 2.0 (Frazer *et al.*, 1999), que mostró un promedio de apertura de luz de $36 \pm 4.67\%$ (DE), representando la desviación estándar.

En este experimento, se evaluó el efecto nodriza en la emergencia y establecimiento de *P. pringlei* en condiciones naturales.

6.2.2 Diseño experimental para el Objetivo 2

6.2.2.1 Experimento 2

El experimento 2, que evaluó el efecto nodriza en condiciones controladas de invernadero, incluyó cuatro tratamientos con distintos porcentajes de luz (Tabla 4), ajustados mediante mallas sombra con diferentes grados de opacidad para simular el efecto nodriza (Fig. 3).

Tabla 4. Tratamientos del experimento 2.

Tratamientos		Leyendas
1	Sin sombra (Control)	0P
2	30% de sombra	30P
3	50% de sombra	50P
4	95% de sombra	95P

Para cada tratamiento se utilizó una bandeja de 200 cavidades, de 32 cm de largo × 7 cm de alto, la cual se dividió en cuatro secciones, cada sección se tomó como una repetición y cada repetición consistió en 50 semilleros (Tabla 5). Asimismo, se utilizó como sustrato el suelo nativo recolectado de la parcela establecida en la Estación Biológica Dra. Laura Arriaga-Cabrera (EB-LAC), asegurando que las condiciones de germinación reflejaran las características edáficas del sitio natural.

Tabla 5. Número de factores y tratamientos para el diseño experimental del experimento 2.

Diseño	Completamente al azar
Factores de variación	1
Tratamientos	9
Repeticiones por tratamiento	4
Unidades experimentales	50

Las semillas se sembraron a una profundidad de 1.5 cm desde la superficie en bandejas de germinación de 32 cm (largo) × 7 cm (alto) y se colocaron bajo una malla sombra. Las bandejas se

colocaron sobre mesas que fueron cubiertas con macrotúneles de plástico como se muestra en la Figura 3 para evitar la evaporación rápida del agua de riego. A su vez se colocaron dentro de una malla antiáfidos de 2.5 m de ancho × 2.5 m largo en el campo experimental del CIBNOR.



Figura 3. Establecimiento de tratamientos con diferentes aperturas de luz en invernadero del CIBNOR.

Los tratamientos se regaron mediante inmersión de 30 minutos cada 7 días con agua de la desaladora del campo experimental. El peso seco de cada bandeja se registró antes del riego, mientras que el peso húmedo se registró después del riego. La diferencia entre estas dos mediciones permitió determinar el consumo de agua de cada tratamiento (Tabla 6).

Tabla 6. Parámetros físicos medidos durante la etapa de emergencia y establecimiento de plántulas de *Pachycereus pringlei* en condiciones controladas de luz y sombra en invernadero.

Tratamientos	Etapa de emergencia			Etapa de establecimiento		
	TE °C	TA °C	CA L/tiempo	TE °C	TA °C	CA L/tiempo
OP	41.5	29.9	1.50	30.1	24.5	1.62
30P	40.03	29.9	1.26	29.4	24.5	1.59
50P	39.20	29.9	1.00	28.9	24.5	1.33
95P	38.56	29.9	0.98	28.4	24.5	1.38

OP: Sin sombra (control); 30P: 30% de sombra; 50P: 50% de sombra; 95P: 95% de sombra. TE: Temperatura del suelo; TA: Temperatura ambiental; CA: Consumo de agua cada 7 días.

6.2.3 Diseño experimental para el Objetivo 3

6.2.3.1 Experimento 3

El experimento 3 también se estableció en el invernadero del CIBNOR, en donde el factor de estudio fue el sustrato (proporciones de abono orgánico y suelo nativo). Para ello se estableció 9 tratamientos, los cuales consistieron en la combinación de abono orgánico (lombricomposta y composta) y suelo nativo en diferentes proporciones (Tabla 7).

Tabla 7. Tratamientos del experimento 3.

Tratamientos		Leyendas
1	Suelo nativo (Control)	SN100
2	Lombricomposta	L100
3	Composta	C100
4	Lombricomposta (50%) + Suelo nativo (50%)	L50SN50
5	Lombricomposta (30%) + Suelo nativo (70%)	L30SN70
6	Lombricomposta (70%) + Suelo nativo (30%)	L70SN30
7	Composta (50%) + Suelo nativo (50%)	C50SN50
8	Composta (30%) + Suelo nativo (70%)	C30SN70
9	Composta (70%) + Suelo nativo (30%)	C70SN30

Para cada tratamiento se utilizó una bandeja de 200 cavidades, de 32 cm de largo × 7 cm de alto, la cual se dividió en cuatro secciones, cada sección se tomó como una repetición y cada repetición consistió en 50 semilleros (Tabla 8). Las semillas se sembraron a una profundidad de 1.5 cm desde la superficie en bandejas de germinación.

Tabla 8. Número de factores y tratamientos para el diseño experimental del experimento 3.

Diseño	Completamente al azar
Factores de variación	1
Tratamientos	9
Repeticiones por tratamiento	4
Unidades experimentales	50

Las bandejas se colocaron sobre mesas que fueron cubiertas con macrotúneles de plástico como se muestra en la Fig. 4 para evitar la evaporación rápida del agua de riego. A su vez se colocaron dentro de una malla antiáfidos de 2.5m de ancho × 2.5m largo en el campo experimental del CIBNOR.

**Figura 4.** Establecimiento de tratamientos con abonos orgánicos en los macrotúneles del campo experimental del CIBNOR.

Los tratamientos se regaron mediante inmersión de 30 minutos cada 7 días con agua de la desaladora del campo experimental. El peso seco de cada bandeja se midió antes del riego, mientras que el peso húmedo se midió después del riego. La diferencia entre estas dos mediciones permitió determinar el consumo de agua de cada tratamiento (Tabla 9).

Tabla 9. Parámetros físicos medidos durante la etapa de emergencia y establecimiento de plántulas de *Pachycereus pringlei* en condiciones controladas de luz y sombra en invernadero.

Tratamientos	Etapa de emergencia			Etapa de establecimiento		
	TE °C	TA °C	CA L/tiempo	TE °C	TA °C	CA L/tiempo
SN100	38.20	31.23	1.625	32.37	25.22	1.609
C100	27.82	31.23	1.267	33.89	25.22	1.252
L100	38.38	31.23	1.644	32.87	25.22	1.239
C30SN70	38.36	31.23	1.719	32.95	25.22	1.600
C70SN30	38.60	31.23	1.172	33.11	25.22	1.375
C50SN50	38.66	31.23	1.371	33.40	25.22	1.597
L30SN70	38.21	31.23	2.088	32.94	25.22	2.033
L70SN30	37.84	31.23	1.683	32.83	25.22	1.624
L50SN50	38.53	31.23	1.637	32.92	25.22	1.419

SN100: Suelo Nativo al 100%. C100: Composta al 100%. L100: Lombricomposta al 100%. C30SN70: Composta 30%-Suelo Nativo 70%. C70SN30: Composta 70%-Suelo Nativo 30%. C50SN50: Composta 50%-Suelo Nativo 50%. L30SN70: Lombricomposta 30%-Suelo Nativo 70%. L70SN30: Lombricomposta 70%-Suelo Nativo 30%. L50SN50: Lombricomposta 50%-Suelo Nativo 50%. TE: Temperatura edáfica. TA: Temperatura ambiental. CA: Consumo de agua. *Cada 7 días.

Para este experimento se caracterizaron las condiciones fisicoquímicas de los abonos orgánicos, para lo cual se extrajo una muestra de 500 g de cada mezcla de sustrato, las cuales fueron etiquetadas, depositadas en bolsas plásticas y se mantuvieron en refrigeración hasta el traslado al laboratorio. Los elementos y parámetros determinados en los experimentos fueron las mismas variables edáficas (temperatura, humedad, conductividad eléctrica, pH, porosidad y nutrientes) y microclimáticas (temperatura del aire y humedad relativa) con el método descrito en el experimento 1.

6.3 Etapa de emergencia

La emergencia de plántulas es el proceso mediante el cual las semillas germinan y las plántulas emergen del suelo, comenzando su desarrollo sobre la superficie y se registró diariamente en cada experimento. En los experimentos de invernadero, la emergencia inicial se definió como la etapa en la que el porcentaje de emergencia alcanzó su pico máximo. La emergencia parcial se refiere al período en el cual no emergieron nuevas plántulas durante cuatro días consecutivos. En

esta fase, la tendencia de plántulas emergidas se acercó a una asíntota, indicando un crecimiento más lento. La emergencia final se consideró hasta el día 153, marcando el final del experimento, cuando ya no se esperaban más plántulas emergentes.

Durante la etapa de emergencia se evaluaron los índices de emergencia para determinar el desempeño favorable de la emergencia de plántulas. Estos índices de emergencia y análisis de emergencia en cada experimento se evaluaron utilizando el paquete “germinar” (Lozano-Isla *et al.*, 2019) en R. En la Tabla 10 se describen los índices de emergencia evaluados.

Tabla 10. Descripción de índices de emergencia.

Índice	Unidad	Fórmula	Referencia
Porcentaje de emergencia (EP)	%	$EP = \frac{n_i}{N} \times 100$ Donde: n_i = Plántulas emergidas en el i -ésimo día N = Total de plántulas en el experimento	Maguire (1962)
Índice de emergencia (IE) o Tiempo medio de emergencia (TE)	tiempo	$IE = \sum_{i=1}^k \frac{n_i t_i}{n_i} = \frac{1}{TME}$ Donde: n_i = Plántulas emergidas al i -ésimo día t_i = Tiempo desde el inicio del experimento al i -ésimo día de observación k = Último día de evaluación TME = Tasa media de emergencia	Ranal y Santana (2006)
Índice de la tasa de emergencia (ITE)	tiempo	$ITE = \frac{\sum_{i=1}^k n_i}{TME} = \frac{N_e}{TME}$ Donde: n_i = Plántulas emergidas al i -ésimo día N_e = Número de plántulas emergidas al final del experimento TME = Tasa media de emergencia k = Último día de evaluación	Bilbro y Wanjura (1982)
Velocidad de emergencia (VE)	%	$VE = \sum_{i=1}^k \frac{n_i}{n_i X_i} \times 100$ Donde: n_i = Plántulas emergidas al i -ésimo día X_i = Número de días desde la siembra k = Último día de evaluación	Ranal y Santana (2006)
Tasa media de emergencia (TME)	tiempo ⁻¹	$TME = \frac{1}{TE (IE)}$ Donde: TE = Tiempo medio de emergencia	Ranal y Santana (2006)

6.4 Etapa de establecimiento

6.4.1 Curva de supervivencia

La etapa de establecimiento de plántulas se evaluó al finalizar la fase de emergencia y se extendió hasta los 153 días posteriores a la siembra. Para analizar este proceso, en el que las plántulas emergidas logran enraizarse y sobrevivir en su entorno, se generaron curvas de supervivencia de Kaplan-Meier (Kaplan y Meier, 1958) para cada tratamiento, seguidas de una prueba log-rank/Mantel-Haenszel (Mantel y Haenszel, 1959). Los análisis se realizaron utilizando el paquete “survival” (Therneau, 2022) en R.

$$S(t_i) = \prod_{t_i \leq t} \frac{n_i - d_i}{n_i} \quad (1)$$

Donde:

n_i = Número de individuos vivos antes del tiempo t_i

d_i = Número de eventos al tiempo t_i

t_i = Tiempo de inter-ocurrencia del i -ésimo evento en la i -ésima unidad de investigación

6.4.2 Variables morfométricas

Las variables que se describen a continuación se midieron una vez que las plántulas perdieron los cotiledones y alcanzaron una altura igual o mayor a 2 cm. Las plántulas se transportaron al laboratorio de Fisiotecnia Vegetal del CIBNOR, en donde fueron procesadas individualmente. Para la medición de la morfometría de la planta se utilizaron 3 plántulas de cada repetición, con un total de cuatro repeticiones.

Número y longitud de espinas: Dicha variable se midió con un vernier digital Cole-Parmer modelo 143 (Cole-Parmer, Vernon Hills, IL, EE. UU) graduado en milímetros (mm). Las medidas se realizaron desde la base de la espina hasta el ápice de esta; asimismo se contabilizó el número de espinas por plántula en cada experimento.

Diámetro del tallo: Se utilizó un vernier digital Cole-Parmer modelo 143 (Cole-Parmer, Vernon Hills, IL, EE. UU) graduado en milímetros (mm). Las mediciones se tomaron a la altura media de la longitud total de la plántula sin incluir las espinas.

Longitud del tallo: Esta variable se evaluó con un vernier digital Cole-Parmer modelo 143 (Cole-Parmer, Vernon Hills, IL, EE. UU) graduado en milímetros (mm). Las mediciones se realizaron a partir de la base del tallo hasta el ápice del tallo sin incluir las espinas (Fig. 5).



Figura 5. Medición de la longitud del tallo con vernier digital.

Peso seco y fresco de la parte área de la plántula: Se obtuvieron los datos de las variables colocando los tallos sin espinas en una balanza analítica Mettler Toledo, modelo AG204 (Mettler-Toledo International Inc., Columbus, OH, EE. UU.), para registrar el peso fresco (P_f). Posteriormente, los tallos fueron colocados en bolsas de papel y sometidos a un proceso de secado en un horno de flujo laminar Shel-Lab, modelo FX-5 (Shel-Lab, EE. UU.), a 70 °C durante 24 horas, hasta lograr su completa deshidratación. Finalmente, los tallos se pesaron nuevamente en la balanza analítica Mettler Toledo AG204 para obtener el peso seco (P_s).

Área de la raíz: La evaluación se realizó mediante el escaneo de la raíz completa usando el medidor de área LICOR modelo LI-1300 (LI-COR Inc., Lincoln, NE, EE. UU.). Las raíces se enjuagaron durante 5 min para eliminar el exceso de sustrato y luego se almacenaron en el refrigerador hasta el momento del escaneo (Fig. 6).

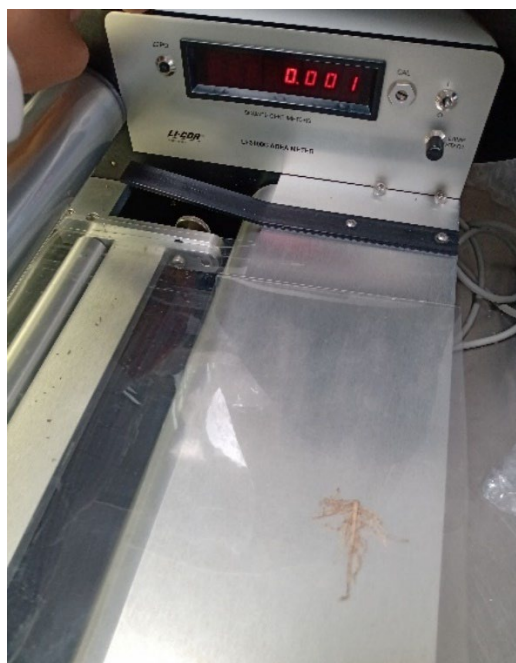


Figura 6. Medición del área total de las raíces de cardón.

Longitud de la raíz principal: Dicha variable se evaluó con un vernier digital Cole-Parmer modelo 143 (Cole-Parmer, Vernon Hills, IL, EE. UU) graduado en milímetros (mm). Las mediciones se realizaron a partir de la base de la raíz hasta el ápice de la raíz.

Peso seco y fresco de la parte subterránea de la plántula: El cálculo se realizó colocando las raíces en una balanza analítica Mettler Toledo modelo AG204 (Mettler-Toledo International Inc., Columbus, OH, EE. UU.) para obtener el peso fresco (P_f). Las raíces se colocaron en bolsas de papel y se sometieron a un proceso de secado en un horno de flujo laminar Sheb-Lab modelo FX-5 (Sheb-Lab, EE. UU.) a 80 °C durante 48 horas hasta alcanzar su completa deshidratación. Finalmente, se volvieron a pesar en una balanza analítica Mettler Toledo modelo AG204 (Mettler-Toledo International Inc., Columbus, OH, EE. UU.) para obtener el peso seco (P_s).

6.4.3 Variables fisiológicas

Las mediciones de las variables fisiológicas e hídricas se realizaron durante la etapa de establecimiento, una vez que las plántulas perdieron los cotiledones y alcanzaron un área igual o superior al tamaño del sacabocado (0.5 cm - 1.3 cm). Se tomaron 3 plántulas por repetición, y cada tratamiento del experimento contó con 4 repeticiones.

Clorofila “a”, “b” y total: Se utilizó un sacabocado para obtener el material fresco, al cual se le añadió acetona al 80%, y se dejó reposar durante 48 horas en un tubo de ensayo a temperatura de ambiente y oscuridad (Fig. 7). Posteriormente, la absorbancia se midió en un espectrofotómetro de UV/Visible HACH modelo DR 3900 (Hach Co. Loveland, CO, EE.UU.). Las concentraciones de clorofila fueron calculadas con la ecuación propuesta por Strain y Svec (1996):

$$\text{Chl } a \text{ (mg mL}^{-1}\text{)} = 11.64 \times (A663) - 2.16 \times (A645) \quad (2)$$

$$\text{Chl } b \text{ (mg mL}^{-1}\text{)} = 20.97 \times (A645) - 3.94 \times (A663) \quad (3)$$

Donde: $A663$ y $A645$ representan los valores de la absorbancia leídos a 663 nm y 645 nm de longitud de onda, respectivamente.

Adicionalmente, se determinó la clorofila total de manera indirecta, mediante la suma de las clorofilas a y b, con el fin de obtener un modelo de predicción de los valores de clorofila total.

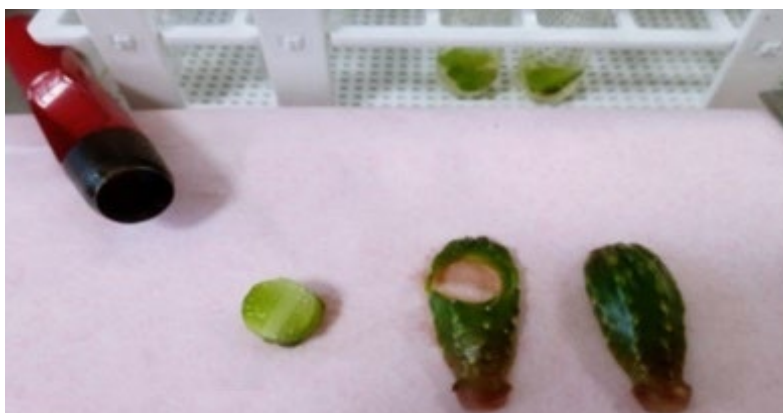


Figura 7. Toma de muestras para la lectura de clorofila a, b y total.

Contenido relativo de agua (CRA): Los valores se calcularon mediante la fórmula propuesta por Yamasaki y Dillenburg (1999):

$$\text{CRA} = \frac{P_f - P_s}{P_t - P_s} \times 100 \quad (4)$$

Donde P_f es el peso fresco, P_s es el peso seco y P_t es el peso turgente.

Para lo anterior, se removieron las espinas de los tallos y posteriormente se pesaron para obtener el peso fresco (P_f). Para determinar el peso turgente (P_t), los tallos completos se sumergieron en agua destilada dentro de una placa Petri cerrada durante 24 horas. Posterior a ello, la muestra de los tallos se colocó en un horno de flujo Shel-Lab modelo FX-5 (Shel-Lab, EE. UU.) a 70 °C durante 24 horas para obtener el peso seco (P_s). Los pesos del material vegetal se registraron utilizando una balanza analítica Mettler Toledo modelo AG204 (Mettler-Toledo International Inc., Columbus, OH, EE. UU.).

Potencial hídrico (Ψ_w): Las mediciones de potencial hídrico se realizaron durante la hora crítica (aproximadamente 12:00 h), considerando el intervalo en el cual se presenten las temperaturas más altas del día. La cuantificación del Ψ_w se realizó en un potenciómetro de punto de rocío modelo WP4-T (Decagon Devices Inc. Pullman, WA, EE. UU.), que proporcionó lecturas en unidades de MPa. Se realizaron 3 lecturas de cada tratamiento, utilizando muestras completas de las plántulas de cardón.

Potencial osmótico (Ψ_o): Las mediciones se realizaron según el método propuesto por Moghaieb *et al.* (2004). Se recolectaron muestras de 0.5 g de tallo de plántulas de *P. pringlei*, que se colocaron en tubos Eppendor, y se transportaron a un ultracongelador a -20 °C. Posteriormente, se descongelaron y los tubos se centrifugaron a 1200 rpm x g durante 20 minutos a 4 °C para extraer las células de la savia. El potencial osmótico se determinó con un osmómetro de presión de vapor Wescor® model 5500 (Wescor, Inc. Logan, UT, USA). Los datos se transformaron a MPa empleando la ecuación propuesta por Van't Hoff (Salisbury y Ross, 1992), la cual establece lo siguiente:

$$\Psi_o = -C \times R \times T \quad (5)$$

Dónde C representa la molaridad de la solución (mol del soluto $kg^{-1}H_2O$); R es la constante universal de gases ($0.0831 kg MPa mol^{-1}K^{-1}$); T indica la temperatura absoluta (K).

Potencial de turgencia (Ψ_t): El cálculo de Ψ_t se realizará considerando la diferencia existente entre el potencial hídrico (Ψ_w) y el potencial osmótico (Ψ_o) (Moghaieb *et al.*, 2004).

$$\Psi_t = \Psi_w - \Psi_o \quad (6)$$

6.4.4 Variables anatómicas

En esta sección se describen las características anatómicas más importantes de los tejidos del tallo y la raíz. Se seleccionó el material durante la etapa de establecimiento en cada experimento, utilizando 3 plántulas por repetición, con un total de 4 repeticiones por tratamiento. El material recolectado fue fijado y conservado en FAA (formol-alcohol-ácido acético glacial) para su posterior análisis.

Para el estudio anatómico, las muestras fueron deshidratadas en alcohol etílico en diferentes graduaciones (70°, 80°, 90°, 96° y 100°), con intervalos de incubación de 1 hora entre cada graduación, posteriormente se mantuvieron por 20 minutos en la mezcla de alcohol etílico absoluto y xilol (1:1) y de 5 a 10 minutos en xilol absoluto. Una vez deshidratadas, las muestras se incluyeron en parafina Paraplast X-Tra con un punto de fusión de 54-56 °C (Fig. 8), se hicieron cortes transversales y longitudinales de tallo a 4 µm de espesor mediante un micrótopo Leica modelo RM2155 (Leica Microsystems, Wetzlar, Alemania) (Berlin y Mikshe, 1976). Los tejidos se tiñeron con Safranina y Fast Green empleando un teñidor automático LEICA modelo ST5020 (Leica Microsystems, Wetzlar, Alemania) y se montaron en resina sintética con cubreobjetos para obtener las preparaciones permanentes (Johansen, 1940). Estos procedimientos se llevaron a cabo en las instalaciones del Laboratorio de Histología e Histoquímica del CIBNOR. Para la visualización de estomas se hicieron cortes manuales del tallo, se utilizaron muestras frescas y con la ayuda de una pinza de punta fina se retiró la cutícula. Posteriormente, se realizó el montaje de láminas semipermanentes en gelatina-glicerizada.



Figura 8. Fijación de muestras de tallo y raíz en parafina.

Las observaciones anatómicas se realizaron con ayuda de un microscopio compuesto Olympus modelo BX41 (Olympus Corporation, Tokio, Japón), y las imágenes fueron fotografiadas mediante la cámara integrada del microscopio Nikon modelo DS-Ri1 (Nikon Corporation, Tokio, Japón). Para las mediciones de algunas características se utilizó el programa Image Pro-Plus 4.1 (Media Cybernetics, Silver Spring, USA). Las variables específicas del tallo que se cuantificaron se detallan a continuación:

Tipo de estomas e índice estomático: El tipo de estoma fue clasificado según lo señalado por Metcalfe y Chalk (1950) por el número y disposición de células anexas. Adicionalmente, se obtuvo el índice estomático mediante la fórmula de Wilkinson (1979):

$$IE = \frac{NE}{CE+NE} \times 100 \quad (7)$$

Donde IE es el índice estomático, CE es el número de células epidérmicas en el campo de observación y NE es el número de estomas por campo de observación en el microscopio.

Densidad estomática: Se obtuvo determinando el número de estomas observados en un área observada en mm^2 , mediante la siguiente ecuación:

$$DE = \frac{NE}{AO} \quad (8)$$

Donde NE es el número total de estomas contados y AO es el área total observada.

Área del xilema y floema: El análisis consistió en delimitar las regiones correspondientes al xilema y floema en cada imagen, empleando herramientas de segmentación del software Image Pro-Plus 4.1 (Media Cybernetics, Silver Spring, USA). El área total de cada tejido se calculó en micras cuadrados (μm^2).

Grosor de la pared celular de vasos: Se determinó el grosor de la pared de los vasos al medir el diámetro total de la célula (incluyendo el lumen y la pared) y el diámetro del lumen (Romero *et al.*, 2023).

$$GPV = \frac{Dt-Dl}{2} \quad (9)$$

Donde Dt es el diámetro total del vaso, que, incluyendo el lumen y ambas paredes, y Dl es el diámetro del lumen, que es el diámetro de la cavidad interna de la célula.

Conductividad hidráulica relativa: La conductividad hidráulica relativa (CHR) se determinó mediante la ecuación de Reyes-Santamaría *et al.* (2002):

$$CHR = r^4 VF \quad (10)$$

Donde r es el radio de los vasos conductores, calculado como la mitad del diámetro del vaso (VD) y VF es la frecuencia de los vasos, que representa el número de vasos por mm^2 .

Índice de vulnerabilidad: Se calculó usando la siguiente fórmula:

$$IV = \frac{VD}{VF} \quad (11)$$

Donde VD es el diámetro promedio de los vasos conductores y VF es la frecuencia de los vasos, el número de vasos por mm^2 (Carlquist, 1977).

6.5 Análisis estadísticos

Los datos de emergencia y establecimiento de cada tratamiento se sometieron a análisis previos de homogeneidad de varianza (prueba de Bartlett) y normalidad (prueba de Shapiro-Wilk). Se utilizó un análisis de varianza de una vía (ANOVA), seguido de una prueba de comparación de medias (prueba de Tukey). En los casos en que los datos no cumplieron con los supuestos estadísticos, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, seguida de la prueba de Dunn para realizar las comparaciones entre grupos. Para comparar las curvas de supervivencia entre los diferentes grupos, se utilizaron el análisis de Kaplan-Meier y la prueba log-rank (Mantel-Haenszel). Todos los análisis estadísticos se realizaron con un nivel de significancia de 0.05, utilizando el software estadístico libre R (versión 4.0.5). Para los análisis de las variables morfológicas, anatómicas y fisiológicas, se aplicó el mismo procedimiento estadístico descrito anteriormente.

7. RESULTADOS

7.1 Efecto nodriza en condiciones naturales y controladas

7.1.1 Etapa de emergencia

Debido al corto periodo de supervivencia de las plántulas de los experimentos en condiciones naturales dentro de LAC-BS, la emergencia no se dividió en etapas inicial, parcial y final. El porcentaje de emergencia mostró diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las condiciones de sombra y luz (Fig. 9 A). La Fig. 9 B ilustra el porcentaje de emergencia diaria de las plántulas hasta su desaparición. En el tratamiento en condiciones naturales de luz (CNL), la emergencia de plántulas alcanzó su pico el día 04, seguido de un descenso gradual hasta el día 10, cuando todas las plántulas finalmente perecieron. En contraste, el tratamiento en condiciones naturales de sombra (CNS) mostró una emergencia de plántulas más moderada, alcanzando su pico el día 5 y disminuyendo continuamente hasta su extinción completa en el día 12.

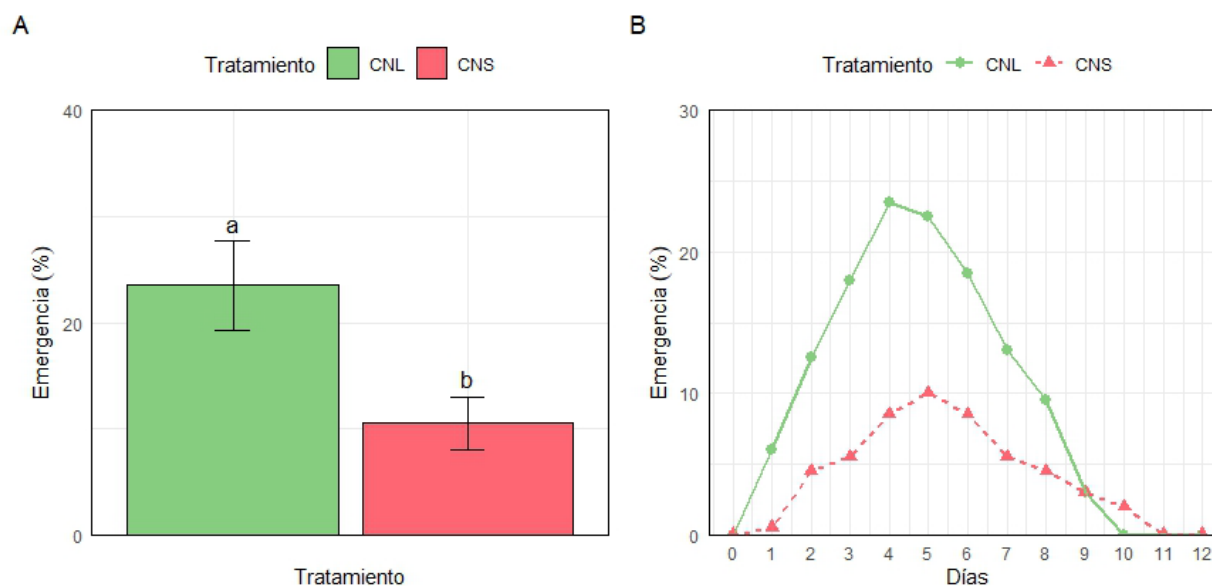


Figura 9. (A) Porcentaje promedio de emergencia de plántulas de *Pachycereus pringlei* bajo condiciones de sombra y luz naturales en la Estación Biológica Dra. Laura Arriaga Cabrera. Los niveles de significancia indicados por la prueba de Tukey se denotan con letras. Las barras que no comparten la misma letra son significativamente diferentes ($p < 0.05$); **(B)** Respuesta inicial de la emergencia de plántulas de *Pachycereus pringlei* en condiciones de sombra y luz naturales en la Estación Biológica Dra. Laura Arriaga Cabrera (Día 0 = Día de siembra). CNS: Condiciones naturales de sombra; NLC: Condiciones naturales de luz.

Los resultados de la emergencia inicial de plántulas en invernadero se presentan durante los primeros 9 días (Fig. 10). El análisis de varianza (ANOVA) no mostró diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0.05$). Para el día 9, el rango de plántulas emergidas varió entre 40 y 48% (Fig. 10 A). La Fig. 3 B muestra el patrón de emergencia diaria inicial de las plántulas. El tratamiento control comienza a registrar los picos de emergencia más altos el día 1 (6%), y este patrón continúa hasta el día 5. Sin embargo, entre los días 6 y 7, la emergencia de plántulas es mayor (> 40%) en 30P y 95P.

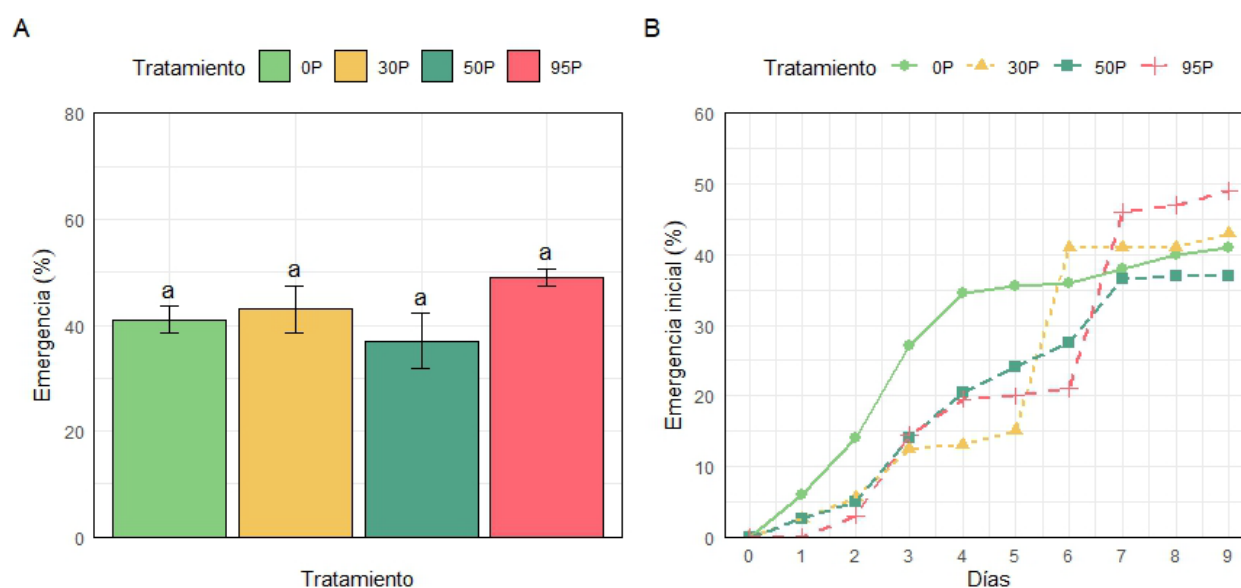


Figura 10. (A) Porcentaje promedio de emergencia inicial de plántulas de *Pachycereus pringlei* bajo diferentes condiciones de sombra en invernadero. Los niveles de significancia determinados por la prueba de Tukey se indican con letras. Las barras que no comparten la misma letra difieren significativamente ($p < 0.05$); **(B)** Respuesta inicial del porcentaje de emergencia de plántulas de *Pachycereus pringlei* en diferentes condiciones de sombra en invernadero (Día 0 = Día de siembra). 0P: Sin sombra (control); 30P: 30% de sombra; 50P: 50% de sombra; 95P: 95% de sombra.

La Fig. 11 muestra la respuesta de la emergencia parcial. En el día 24, las curvas de emergencia de cada tratamiento muestran una tendencia hacia la asíntota, lo que indica que pocas plántulas están emergiendo del sustrato. Para el día 28, los tratamientos no muestran incrementos regulares de emergencia de plántulas.

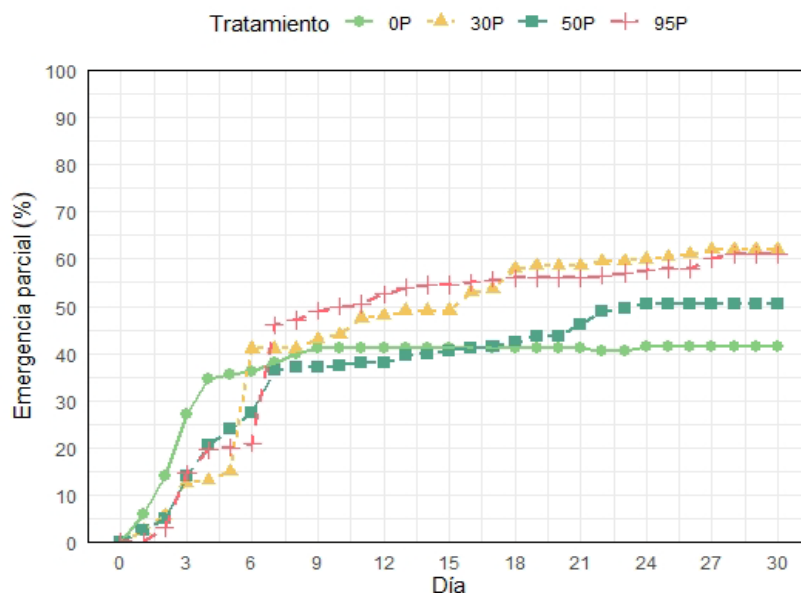


Figura 11. Porcentaje parcial de emergencia de plántulas de *Pachycereus pringlei* en diferentes condiciones de sombra en invernadero en el día 30 (Día 0 = Día de siembra). 0P: Sin sombra (control); 30P: 30% de sombra; 50P: 50% de sombra; 95P: 95% de sombra.

Los resultados para la emergencia final se obtuvieron en el día 153, concluyendo el experimento. El análisis de varianza reveló diferencias altamente significativas ($p < 0.05$) en la emergencia final de tres tratamientos específicos (Fig. 12). El porcentaje promedio de emergencia final para los tratamientos 30P y 95P se mantuvieron por encima del 65%. En contraste, el tratamiento 0P (control) registró los valores de emergencia más bajos, con aproximadamente el 50% de los valores situándose en un rango promedio del 40% de plántulas emergidas. Además, los tratamientos 30P y 50P tienen réplicas con valores atípicos.

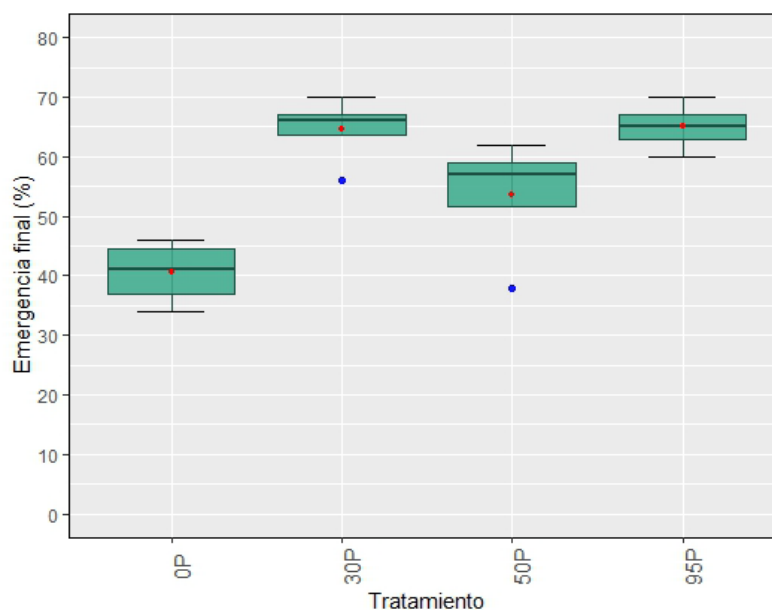


Figura 12. Emergencia final de plántulas de *Pachycereus pringlei* en diferentes condiciones de sombra en invernadero; los bigotes representan el rango intercuartílico; la media está indicada por puntos rojos; los valores atípicos están marcados con puntos azules; y la mediana se indica con líneas negras dentro de la caja. 0P: Sin sombra (control); 30P: 30% de sombra; 50P: 50% de sombra; 95P: 95% de sombra.

Las mediciones de emergencia de plántulas permitieron obtener índices asociados con este proceso. En el día 28, se identificaron diferencias significativas en el porcentaje de emergencia (PE), índice de emergencia (IE), velocidad de emergencia (VE) y tasa media de emergencia (TME) para cada tratamiento. Aunque se observó que el índice de tasa de emergencia (ITE) fue mayor en el tratamiento 0P, el análisis estadístico indicó un valor de P ($p = 0.085$) ligeramente por encima del umbral de significancia de 0.05. Esta tendencia también fue evidente en los valores finales de ITE ($p = 0.562$), MER y VE ($p = 0.067$) en el día 153. Se observaron diferencias significativas solo en el porcentaje de emergencia (PE) y el índice de emergencia (IE) entre los tratamientos (Tabla 11).

Tabla 11. Caracteres de vigor parcial (P) y final (F) de la emergencia de plántulas de *Pachycereus pringlei* en diferentes condiciones de sombra en invernadero.

Tratamientos	PE		IE		ITE		VE		TME	
	%		tiempo ⁻¹		tiempo ⁻¹		%tiempo ⁻¹		tiempo	
	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F
0P	41.5 ^b	40.5 ^b	3.69 ^b	4.55 ^a	6.61 ^a	8.15 ^a	31.17 ^a	39.83 ^a	0.311 ^a	0.398 ^a
30P	62 ^a	64.5 ^a	8.62 ^a	10.1 ^a	3.66 ^a	3.45 ^a	11.76 ^b	10.88 ^a	0.117 ^b	0.108 ^a
50P	50.5 ^{ab}	53.5 ^{ab}	8.27 ^a	10.3 ^a	3.28 ^a	2.63 ^a	12.95 ^b	9.86 ^a	0.129 ^b	0.098 ^a
95P	61 ^a	65 ^a	7.99 ^a	10.4 ^a	3.84 ^a	3.26 ^a	12.68 ^{ab}	9.99 ^a	0.126 ^{ab}	0.099 ^a

0P: Sin sombra (control). 30P: Sombra al 30%. 50P: Sombra al 50%. 95P: Sombra al 95%. PE: Porcentaje final de emergencia. IE: Índice de emergencia. ITE: Índice de la tasa de emergencia. VE: Velocidad de emergencia. TME: Tasa media de emergencia. P: Parcial (al día 28). F: Final (al día 153). Niveles de significancia dados por test de Tukey y Dunn están indicados por letras. Valores que presentan la misma letra son significativamente diferentes ($p < 0.05$).

7.1.2 Etapa de establecimiento

Las curvas de supervivencia para el análisis de establecimiento en condiciones naturales se evaluaron a partir del día 05, cuando comenzaron a registrarse muertes de plántulas en los tratamientos (Fig. 13). No se encontraron diferencias significativas en la supervivencia de las plántulas durante la etapa de establecimiento bajo condiciones de luz y sombra natural en condiciones naturales (LR = 1.43, g.l. = 1, $p > 0.05$).

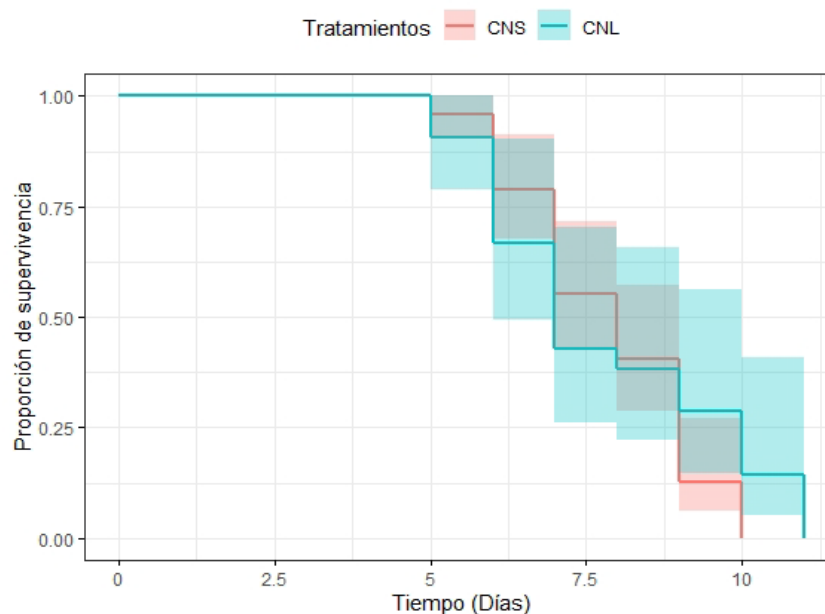


Figura 13. Supervivencia de plántulas de *Pachycereus pringlei* que crecieron en condiciones naturales de sombra y condiciones naturales de luz en Estación Biológica Dra. Laura Arriaga-Cabrera. CNL: Condiciones naturales de luz CNS: Condiciones naturales de sombra (control).

Las curvas de supervivencia para los experimentos en invernadero se evaluaron a partir del día 20, cuando comenzaron a registrarse muertes de plántulas en los tratamientos (Fig. 14). Se analizaron tres tratamientos, cada uno con al menos una muerte registrada, donde los tratamientos de 95P fueron excluidos de la evaluación, ya que no tuvieron muertes durante el período analizado. Los resultados del día 153 no mostraron diferencias significativas en el número de plántulas establecidas entre las condiciones de luz y sombra en invernadero (LR = 1.09, g.l. = 2, $p > 0.05$). Específicamente, en 30P hubo 3 muertes en los días 36, 37 y 41; en 0P hubo 2 plántulas que murieron en los días 22 y 5; y finalmente, en 50P hubo 1 muerte en el día 20.

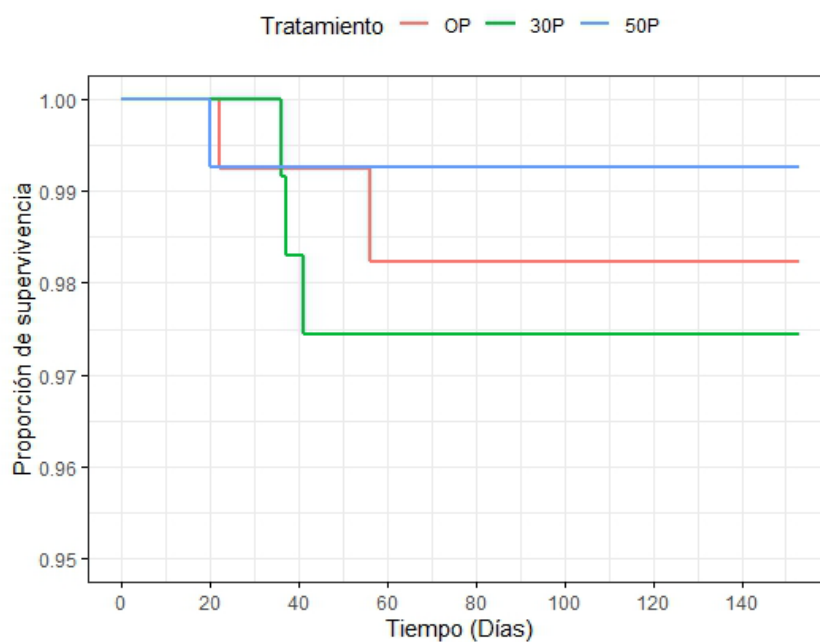


Figura 14. Supervivencia de plántulas de *Pachycereus pringlei* que crecieron en diferentes condiciones de sombra en invernadero. OP: Sin sombra (control); 30P: 30% de sombra; 50P: 50% de sombra.

Los análisis revelaron diferencias morfométricas en casi todas las variables evaluadas en los tallos de *P. pringlei* entre los tratamientos (Tabla 12). El tratamiento 95P tuvo los tallos más altos, y el tratamiento sin sombra (OP) tuvo los más cortos. Las plántulas más anchas se encontraron en OP, seguidas de 95P. El mayor número de espinas se observó en el tratamiento con 95% de sombra, aunque estas espinas fueron las más cortas; OP y 30P presentaron las espinas más largas, con un promedio de 15 mm. Aunque no se observaron diferencias significativas en la biomasa seca del tallo entre tratamientos, 95P presentó las plántulas más altas.

Tabla 12. Variables morfométricas (valores medios \pm desviación estándar (SD), n = 4) del tallo de *Pachycereus pringlei* en diferentes condiciones de sombra en invernadero.

Tratamientos	Tallo					
	Longitud del tallo (mm)	Diámetro del tallo (mm)	Espinas	Longitud de espinas (mm)	Peso fresco (g)	Peso seco (g)
OP	18.2 \pm 0.91 ^b	8.60 \pm 0.38 ^a	424.3 \pm 17.81 ^{ab}	15.2 \pm 0.81 ^a	0.745 \pm 0.077 ^b	0.0144 \pm 0.00202 ^a
30P	21.0 \pm 1.75 ^b	7.93 \pm 0.36 ^{ab}	390.8 \pm 59.57 ^b	15.0 \pm 0.82 ^a	0.607 \pm 0.074 ^b	0.0142 \pm 0.00159 ^a
50P	20.1 \pm 1.94 ^b	7.71 \pm 0.49 ^b	420.3 \pm 60.99 ^{ab}	14.0 \pm 0.94 ^a	0.623 \pm 0.125 ^b	0.0150 \pm 0.00294 ^a
95P	28.0 \pm 1.55 ^a	8.04 \pm 0.35 ^{ab}	506.0 \pm 29.43 ^a	10.2 \pm 0.77 ^b	0.932 \pm 0.042 ^a	0.0186 \pm 0.00164 ^a

OP: Sin sombra (control). 30P: Sombra al 30%. 50P: Sombra al 50%. 95P: Sombra al 95%. Niveles de significancia dados por test de Tukey y Dunn están indicados por letras. Valores que presentan la misma letra son significativamente diferentes ($p < 0.05$).

El área de la raíz (cm²) fue mayor en el tratamiento OP, seguida de 30P; observándose que 95P, aunque registró mayores valores de longitud del tallo, tuvo raíces pequeñas y un área menor en comparación con los otros tratamientos (Tabla 13). El mismo patrón se repite para la longitud promedio de la raíz primaria. No se observaron diferencias significativas en las variables de peso fresco y seco promedio de la raíz entre los tratamientos estudiados. No se identificó un patrón claro relacionado con la biomasa fresca de la raíz.

Tabla 13. Variables morfológicas (valores medios \pm desviación estándar (SD), n = 4) de la raíz de *Pachycereus pringlei* en diferentes condiciones de sombra en invernadero.

Tratamientos	Raíz			
	Área (cm ²)	Longitud (mm)	Peso fresco (g)	Peso seco (g)
OP	0.302 \pm 0.081 ^a	23.5 \pm 0.88 ^a	0.019325 \pm 0.00329 ^a	0.0057 \pm 0.00087 ^a
30P	0.192 \pm 0.041 ^b	22.4 \pm 4.54 ^a	0.023600 \pm 0.00329 ^a	0.0058 \pm 0.00208 ^a
50P	0.174 \pm 0.029 ^b	17.3 \pm 2.78 ^{ab}	0.021700 \pm 0.00329 ^a	0.0059 \pm 0.00348 ^a
95P	0.114 \pm 0.019 ^b	15.4 \pm 3.18 ^b	0.024750 \pm 0.02200 ^a	0.0036 \pm 0.00096 ^a

OP: Sin sombra (control). 30P: Sombra al 30%. 50P: Sombra al 50%. 95P: Sombra al 95%. Niveles de significancia dados por test de Tukey y Dunn están indicados por letras. Valores que presentan la misma letra son significativamente diferentes ($p < 0.05$).

Las variables hídricas revelaron diferencias significativas entre los tratamientos (Tabla 14). Los tratamientos con 0%, 30% y 50% de sombra, donde el agua de riego se evaporó más rápido, registraron los valores más bajos de potencial hídrico en comparación con el 95% de sombra. Asimismo, estos tratamientos registraron plántulas más pequeñas en comparación con los otros tratamientos. El mismo patrón se observa en cuanto al potencial osmótico, donde los tratamientos con 0%, 30% y 50% de sombra registraron los valores más bajos. El tratamiento 95P con 95% de sombra registró los valores de turgencia más bajos, mientras que los tratamientos con 0%, 30% y 50% de sombra mostraron tejidos más turgentes (hinchados), indicando una mayor retención de agua en estas plántulas.

Aunque las plántulas bajo porcentajes de sombra de 0%, 30% y 50% registraron valores bajos de potencial hídrico, se puede observar que el CRA fue superior al 70% en estos tratamientos. Las plántulas con 95% de sombra tuvieron un CRA más alto. Por otro lado, la variable de clorofila no mostró diferencias significativas entre los tratamientos bajo diferentes condiciones de sombra y el control. Sin embargo, los valores promedio más altos de clorofila a se registraron para 95P, mientras que OP registró valores más altos de clorofila b y clorofila total.

Tabla 14. Variables fisiológicas (Valores promedio \pm SD) de *Pachycereus pringlei* en diferentes condiciones de sombra en invernadero.

Tratamientos	Variables fisiológicas						
	Potencial hídrico (MPa)	Potencial osmótico (MPa)	Potencial de presión (MPa)	CRA (%)	Clorofila a ($\mu\text{g cm}^{-2}$)	Clorofila b ($\mu\text{g cm}^{-2}$)	Clorofila total ($\mu\text{g cm}^{-2}$)
OP	-5.10 ± 0.158^b	-5.53 ± 0.186^c	0.429 ± 0.107^a	77.6 ± 3.01^a	29.3 ± 14.1^a	46.9 ± 28.3^a	76.08 ± 0.158^a
30P	-4.50 ± 0.467^b	-5.02 ± 0.147^{bc}	0.521 ± 0.613^a	71.3 ± 3.38^b	22.8 ± 5.45^a	25.5 ± 7.94^a	48.35 ± 0.467^a
50P	-4.34 ± 0.439^{ab}	-4.63 ± 0.315^b	0.287 ± 0.424^a	71.2 ± 2.42^b	23.0 ± 4.39^a	25.4 ± 7.25^a	48.48 ± 0.439^a
95P	-3.67 ± 0.406^a	-3.68 ± 0.125^a	0.011 ± 0.200^a	79.6 ± 2.42^a	32.2 ± 4.42^a	31.1 ± 13.0^a	63.25 ± 0.406^a

OP: Sin sombra (control). 30P: Sombra al 30%. 50P: Sombra al 50%. 95P: Sombra al 95%. Niveles de significancia dados por test de Tukey y Dunn están indicados por letras. Valores que presentan la misma letra son significativamente diferentes ($p < 0.05$).

Los resultados de las variables anatómicas mostraron diferencias estadísticamente significativas, lo que indica que las plántulas de *P. pringlei* ajustan sus características anatómicas en respuesta a distintos niveles de luz (Tabla 15). El tratamiento OP presentó un área de xilema significativamente mayor en comparación con los tratamientos 30P, 50P y 95P, siendo este último el que mostró el área de xilema más reducida. De manera similar, el área de floema fue mayor en el tratamiento OP y tendió a disminuir en los otros tratamientos, aunque sin diferencias significativas entre algunos de ellos.

El diámetro de los vasos fue mayor en el tratamiento OP y en los tratamientos 30P y 50P disminuyó, siendo el tratamiento 95P, el de menor diámetro de los vasos. Este patrón se repitió en el diámetro del lumen y el grosor de la pared celular del vaso, con valores más altos en OP y una disminución en los demás tratamientos. Finalmente, se observó un mayor número de vasos en el tratamiento OP, mientras que el tratamiento 95P mostró el número más bajo de vasos.

Tabla 15. Variables anatómicas (Valores promedio \pm SD) de *Pachycereus pringlei* en diferentes condiciones de sombra en invernadero.

Tratamientos	Variables anatómicas					
	Área del xilema (μm^2)	Área del floema (μm^2)	Diámetro del vaso (μm)	Diámetro del lumen (μm)	Grosor de la pared celular del vaso (μm)	Número de vasos (V/mm^{-2})
0P	3768 \pm 2221 ^a	1682 \pm 1156 ^a	22.30 \pm 6.30 ^a	14.99 \pm 5.23 ^a	3.74 \pm 1.16 ^a	9.83 \pm 3.45 ^a
30P	2888 \pm 2854 ^b	1317 \pm 1215 ^{ab}	18.61 \pm 7.40 ^b	11.33 \pm 4.78 ^b	3.64 \pm 1.66 ^a	8.93 \pm 5.56 ^{ab}
50P	1917 \pm 1117 ^b	992 \pm 560 ^a	17.64 \pm 4.31 ^b	10.69 \pm 3.52 ^b	3.47 \pm 0.89 ^a	8.53 \pm 3.28 ^{ab}
95P	1624 \pm 1062 ^b	964 \pm 470 ^{ab}	15.36 \pm 4.95 ^c	10.45 \pm 4.07 ^b	2.46 \pm 0.81 ^b	6.35 \pm 2.34 ^b

0P: Sin sombra (control). 30P: Sombra al 30%. 50P: Sombra al 50%. 95P: Sombra al 95%. Niveles de significancia dados por test de Dunn están indicados por letras. Valores que presentan la misma letra son significativamente diferentes ($p < 0.05$).

La Tabla 16 muestran las variables estomáticas estudiadas en plántulas de *P. pringlei* bajo diferentes condiciones de luz. El tratamiento 50P presentó los valores promedios más altos en ancho de estoma ($26.2 \pm 3.27 \mu\text{m}$), índice estomático (5.81 ± 2.16) y densidad estomática ($77.17 \pm 33.26 \text{ mm}^2$). Por el contrario, el tratamiento 30P mostró los valores más bajos en índice estomático (3.99 ± 0.87) y densidad estomática ($52.38 \pm 17.05 \text{ mm}^2$). Los tratamientos 0P (0% sombra, luz total) y 95P (95% sombra) registraron valores intermedios, con 0P mostrando un índice y densidad estomática mayores en comparación con 30P y 95P. La longitud de estoma no presentó diferencias significativas entre tratamientos, aunque 30P tuvo un valor ligeramente superior ($32.2 \pm 5.10 \mu\text{m}$). En general, estos resultados indican que una sombra moderada (50%) favorece un mayor desarrollo de las estructuras estomáticas, mientras que niveles muy bajos (30%) o muy altos (95%) de sombra afectan negativamente estos caracteres.

Tabla 16. Tabla comparativa de caracteres anatómicos en diferentes condiciones de sombra y luz. Valores promedio \pm desviación estándar (SD); n = 4.

Tratamientos	Variables anatómicas				Tipo de estoma
	Ancho de estoma (μm)	Longitud de estoma (μm)	Índice estomático	Densidad estomática (mm^2)	
OP	22.8 \pm 4.80 ^b	29.8 \pm 3.91 ^a	5.06 \pm 1.49 ^{ab}	64.85 \pm 38.66 ^a	Paralelocítico
30P	24.3 \pm 2.58 ^{ab}	32.2 \pm 5.10 ^a	3.99 \pm 0.87 ^b	52.38 \pm 17.05 ^a	
50P	26.2 \pm 3.27 ^a	29.5 \pm 5.01 ^a	5.81 \pm 2.16 ^a	77.17 \pm 33.26 ^a	
95P	22.9 \pm 3.67 ^b	29.3 \pm 4.68 ^a	5.04 \pm 1.37 ^{ab}	60.52 \pm 22.01 ^a	

OP: Sin sombra (control). 30P: Sombra al 30%. 50P: Sombra al 50%. 95P: Sombra al 95%. Niveles de significancia dados por test de Tukey y Dunn están indicados por letras. Valores que presentan la misma letra son significativamente diferentes ($p < 0.05$).

En cuanto a la conductividad hidráulica relativa (CHR), el tratamiento OP muestra la mayor CHR (Fig. 15 A), lo que sugiere que, bajo esta condición, las plantas tienen una mayor eficiencia en la conducción de agua a través de los vasos xilemáticos. El tratamiento 30P presenta una conductividad moderada y, junto con 50P, tienen valores intermedios de CHR, indicando una eficiencia en la conducción de agua menor que OP pero similar entre sí. El tratamiento 95P tiene la CHR más baja, lo que indica que es el tratamiento con menor eficiencia para el transporte de agua. El índice de Vulnerabilidad (IV) muestra que los tratamientos OP y 30P tienen los valores más altos (Fig. 15 B), lo que indica que son más susceptibles a problemas en la conducción de agua debido a cavitación, el tratamiento 50P muestra una vulnerabilidad moderada, mientras que 95P presenta el índice de vulnerabilidad más bajo.

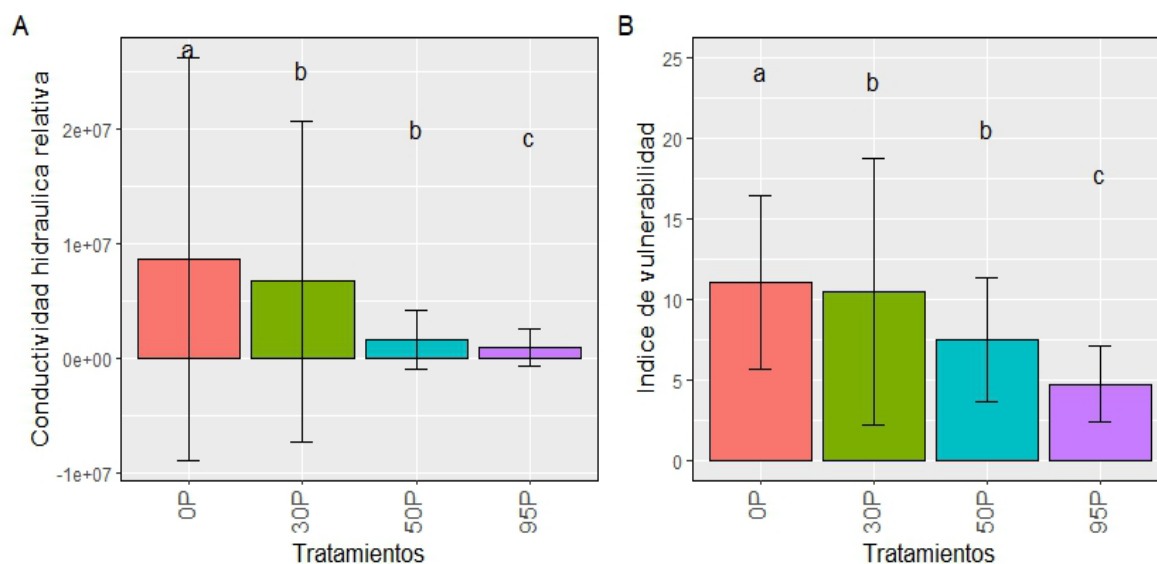


Figura 15. (A) Gráfica de barras de la conductividad hidráulica relativa (CHR). **(B)** Gráfica de barras del Índice de vulnerabilidad. Valores promedio \pm desviación estándar (SD); $n = 4$. Los valores que comparten la misma letra no difieren significativamente ($p < 0.05$).

7.2 Abonos orgánicos en condiciones controladas

7.2.1 Caracterización fisicoquímica de las proporciones de abonos orgánicos

La Tabla 17 presenta los resultados del análisis de parámetros fisicoquímicos de los tratamientos con abonos orgánicos. Se destaca que el tratamiento C100 muestra los valores más elevados de conductividad eléctrica, materia orgánica y porosidad, una tendencia que se repite en los tratamientos con mayor proporción de abono orgánico. Los valores de pH más alcalinos se registraron en los tratamientos C70SN30, C50SN50 y L30SN70. En cuanto al tratamiento control (SN100), se observan bajos niveles de conductividad eléctrica y materia orgánica, junto con un pH neutro; sin embargo, este tratamiento presenta los valores más altos de densidad aparente.

Tabla 17. Caracterización fisicoquímica de tratamientos de abonos orgánicos utilizados en invernadero.

Tratamientos	CE dS/m	MO %	P %	DA g/cm ³	pH
S100	0.4	0.4	19.25	1.51	7.45
C100	30.6	39.6	22.26	0.41	8.33
L100	15.2	20.8	10.19	0.73	8.16
C30SN70	6.8	14.6	1.89	1.05	8.42
C70SN30	21.3	30.1	17.36	0.54	8.79
C50SN50	10.6	16.7	4.91	0.87	8.51
L30SN70	5.2	3.1	15.85	1.42	8.50
L70SN30	8.7	18.6	3.02	1.08	8.45
L50SN50	9.1	6.3	9.96	1.24	8.38

SN100: Suelo Nativo al 100% (control). C100: Composta al 100%. L100: Lombricomposta al 100%. C30SN70: Composta 30%-Suelo Nativo 70%. C70SN30: Composta 70%-Suelo Nativo 30%. C50SN50: Composta 50%-Suelo Nativo 50%. L30SN70: Lombricomposta 30%-Suelo Nativo 70%. L70SN30: Lombricomposta 70%-Suelo Nativo 30%. L50SN50: Lombricomposta 50%-Suelo Nativo 50%. CE: Conductividad eléctrica, MO: Materia orgánica, P: Porosidad, DA: Densidad aparente, pH: Grado de acidez, (n=3).

En cuanto a las características químicas de los tratamientos, la Tabla 18 muestra que el mayor contenido de nitratos (NO_3^-) se encontró en el tratamiento C100, mientras que los demás tratamientos registraron valores menores a 1.4. En el tratamiento control (SN100), no se detectó presencia de amoníaco (NH_3) y se observaron niveles bajos de sulfatos (SO_4^{2-}), mientras que el tratamiento C70SN30 presentó el mayor contenido de sulfatos. Respecto a los macronutrientes (Mg, P, Ca y K), el tratamiento C100 mostró los valores más altos de magnesio y fósforo, el tratamiento L100 destacó por sus altos niveles de potasio, y el tratamiento L30SN70 registró un valor notablemente alto de calcio, además de un contenido elevado de amoníaco (NH_3).

Tabla 18. Caracterización química de los tratamientos de abonos orgánicos utilizados en el invernadero.

Tratamientos	NO ₃ ⁻	NH ₃	SO ₄ ²⁻	Mg	P	Ca	K
	mg/L						
SN100	ND	0.01	0.1	0.5	0.01	0.9	0.1
C100	2.17	0.04	16.7	0.3	0.44	156.7	11.0
L100	1.17	0.12	16.7	21.7	0.60	176.7	96.7
C30SN70	0.67	0.36	13.3	5.0	0.40	166.7	8.7
C70SN30	1.33	0.13	20.0	6.7	0.27	116.7	10.5
C50SN50	0.83	0.08	15.0	13.3	0.47	110.0	9.5
L30SN70	1.00	0.43	18.3	5.0	0.43	200.0	11.7
L70SN30	1.17	0.14	15.0	6.7	0.50	160.0	8.7
L50SN50	0.50	0.10	15.0	5.0	0.57	166.7	10.5

SN100: Suelo Nativo al 100%. C100: Composta al 100%. L100: Lombricomposta al 100%. C30SN70: Composta 30%-Suelo Nativo 70%. C70SN30: Composta 70%-Suelo Nativo 30%. C50SN50: Composta 50%-Suelo Nativo 50%. L30SN70: Lombricomposta 30%-Suelo Nativo 70%. L70SN30: Lombricomposta 70%-Suelo Nativo 30%. L50SN50: Lombricomposta 50%-Suelo Nativo 50% NO₃⁻: Nitrito, NH₃: Amoníaco, SO₄²⁻: Sulfatos, Mg: Magnesio, P: Fósforo, C: Calcio, K: Potasio, ND: No detectado, (n=3).

7.2.2 Etapa de emergencia

Los resultados de la emergencia de plántulas se dividieron en tres etapas: inicial, parcial y final. La emergencia inicial se definió como la fase en que el porcentaje de plántulas emergidas alcanzó su punto más alto a los 13 días; por ello, los resultados para esta etapa se presentan solo hasta el día 13. No obstante, dado que continuó la emergencia de plántulas, se decidió analizar la emergencia parcial hasta el día 33, etapa en la cual se observó una marcada asíntota sin incrementos regulares en la emergencia de plántulas. La emergencia final se registró al día 153, momento en que se concluyó el experimento para proceder con los análisis posteriores.

El análisis de varianza reveló diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) en la etapa de emergencia inicial (día 13), especialmente en los tratamientos C100 y L100, que presentaron el menor porcentaje total de emergencia (Fig. 16 A y 16 B). En los demás tratamientos no se observaron diferencias significativas en esta fase inicial. Sin embargo, a nivel descriptivo, el tratamiento L30SN70 mostró los valores más altos de emergencia de plántulas emergidas (> 68%).

En la Figura 15 B se ilustra el comportamiento inicial de emergencia de plántulas por día (en porcentaje). El tratamiento SN100 comenzó a registrar los picos más altos de emergencia desde el día 1, con la emergencia de 2 individuos. Al día 2, el tratamiento C30SN70 mostró 3 individuos emergidos, y al día 5, casi todos los tratamientos registraron plántulas emergidas, con la excepción de C100, que solo mostró sus primeras plántulas fuera del sustrato hasta el día 6. Finalmente, se observa que el tratamiento L30SN70 comenzó a registrar un mayor número de individuos emergidos a partir del día 7.

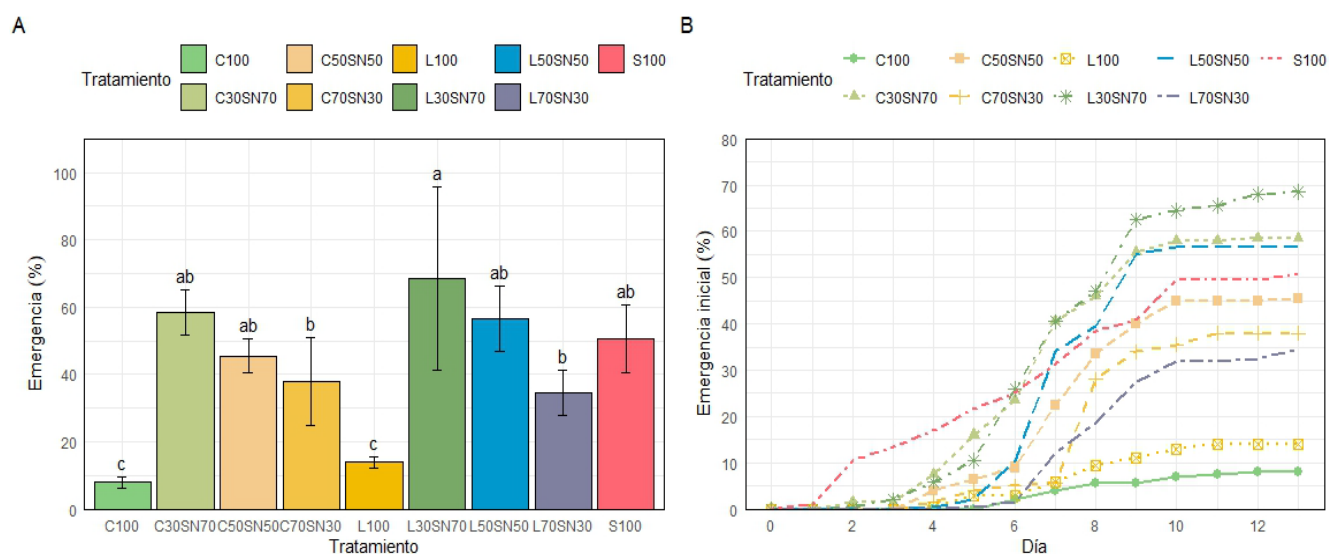


Figura 16. (A) Porcentaje promedio de emergencia de plántulas de *Pachycereus pringlei* sometidos a tratamientos de abonos orgánicos en invernadero. Los niveles de significancia indicados por la prueba de Tukey se denotan con letras. Las barras que no comparten la misma letra son significativamente diferentes ($p < 0.05$); **(B)** Respuesta inicial de la emergencia de plántulas de *Pachycereus pringlei* en tratamientos de abonos orgánicos en invernadero (Día 0 = Día de siembra).

En la Fig. 17 se observa el comportamiento de la emergencia parcial. Al día 25, las curvas de emergencia de cada tratamiento muestran una tendencia hacia la asíntota, indicando que quedan pocas plántulas emergiendo del sustrato. Para el día 33, esta asíntota se torna aún más pronunciada, con las curvas de los tratamientos estabilizándose en un plano horizontal, sin incrementos significativos en la emergencia. Para ilustrar mejor este patrón, el eje "x" de la Figura 11 se extendió hasta el día 50.

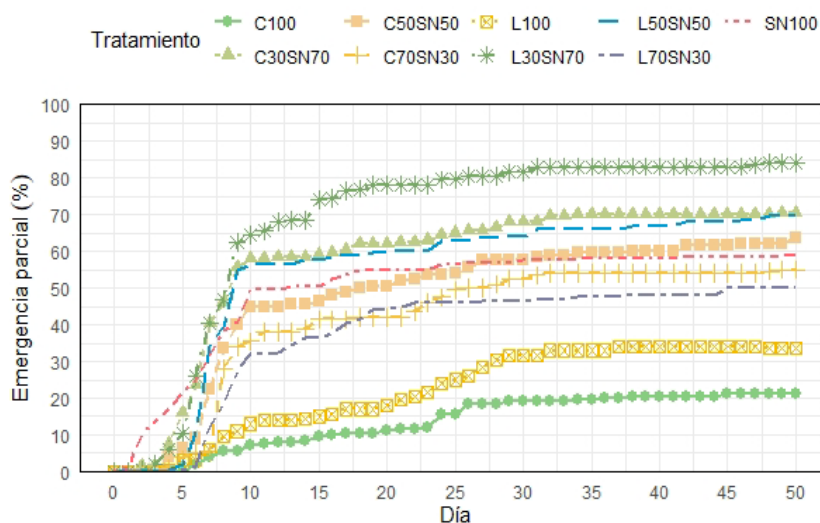


Figura 17. Porcentaje parcial de emergencia de plántulas de *Pachycereus pringlei* tratadas con abonos orgánicos en invernadero (Día 0 = Día de siembra).

Los porcentajes promedio de emergencia final al día 153 para los tratamientos con abonos orgánicos y el control se mantuvieron por encima del 20% (Figura 18). El tratamiento L30SN70 registró el mayor porcentaje promedio de emergencia alcanzando el 87.5%, y fue uno de los primeros en mostrar picos altos de plántulas emergidas. En contraste, los tratamientos C100 y L100 obtuvieron los porcentajes más bajos, con valores de 21.5% y 34%, respectivamente. Además, los tratamientos C100, L30SN70 y L70SN30 tienen réplicas con valores atípicos.

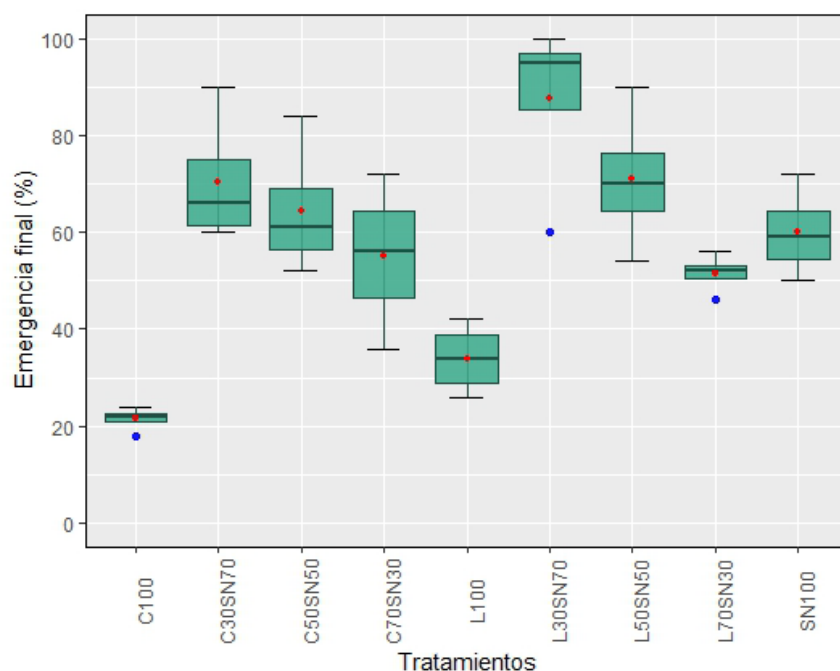


Figura 18. Emergencia final de plántulas de *Pachycereus pringlei* tratadas con abonos orgánicos en invernadero, los bigotes representan el rango intercuartílico; la media está indicada por puntos rojos; los valores atípicos están marcados con puntos azules; y la mediana se indica con líneas negras dentro de la caja.

El análisis de varianza reveló diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) en todos los índices finales de emergencia evaluados para cada tratamiento en este estudio (Tabla 19). En cuanto al porcentaje de emergencia (PE), los valores más altos se observaron en los tratamientos L30SN70, C30SN70, L50SN50 y C50SN50. En contraste, los tratamientos al 100% con abonos orgánicos registraron porcentajes bajos de emergencia (PE) y velocidades de emergencia (VE) lentas. Los tratamientos SN100 y C30SN70, que mostraron las primeras plántulas emergiendo del sustrato, registraron las mayores velocidades de emergencia (VE).

Asimismo, el análisis de varianza indicó diferencias significativas ($p < 0.05$) en el índice de la tasa de emergencia (ITE) y la tasa media de emergencia (TME), con el tratamiento SN100 presentando los valores más altos, y los tratamientos C100 y L100 mostrando los valores más bajos. Finalmente, en relación con el índice de emergencia (IE), que estima el tiempo requerido para que emerja la plántula, los valores más elevados se registraron en los tratamientos L100 y C100, dado que el tiempo medio de emergencia total para estos tratamientos fue más prolongado.

Tabla 19. Índices de la emergencia parcial (P) y final (F) de plántulas de *Pachycereus pringlei* tratadas con abonos orgánicos.

Tratamientos	PE		IE		ITE		VE		TME	
	%		tiempo ⁻¹		tiempo ⁻¹		%tiempo ⁻¹		tiempo	
	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F
SN100	57.5 ^{abc}	60 ^{abc}	7.806 ^c	9.2166 ^b	3.683 ^{ab}	3.279 ^a	12.839 ^a	10.853 ^a	0.1283 ^a	0.1085 ^a
C100	19 ^d	21.5 ^d	13.315 ^a	15.898 ^{ab}	0.581 ^c	0.684 ^c	6.129 ^c	6.294 ^{ab}	0.0612 ^c	0.0629 ^{ab}
L100	33 ^{cd}	35 ^{cd}	17.050 ^a	18.975 ^a	0.968 ^c	0.901 ^{bc}	5.876 ^c	5.273 ^b	0.0587 ^c	0.0527 ^b
C30SN70	69.5 ^{ab}	72 ^{ab}	9.347 ^{bc}	10.977 ^{ab}	3.718 ^{ab}	3.2678 ^a	10.799 ^{ab}	9.107 ^{ab}	0.1079 ^{ab}	0.0911 ^{ab}
C70SN30	54 ^{abc}	55.5 ^{bc}	12.415 ^{ab}	13.506 ^{ab}	2.175 ^{bc}	2.099 ^{abc}	8.144 ^{bc}	7.404 ^{ab}	0.0814 ^{bc}	0.0740 ^{ab}
C50SN50	59 ^{abc}	65.5 ^{ab}	10.618 ^{bc}	12.579 ^{ab}	2.778 ^{ab}	2.492 ^{ab}	9.874 ^{ab}	7.949 ^{ab}	0.0987 ^{ab}	0.0795 ^{ab}
L30SN70	83 ^a	91.5 ^a	9.993 ^{bc}	14.781 ^{ab}	4.153 ^a	3.214 ^a	10.429 ^{ab}	6.766 ^{ab}	0.0104 ^{ab}	0.0676 ^{ab}
L70SN30	47 ^{bcd}	52 ^{bc}	11.148 ^{ab}	13.446 ^{ab}	2.108 ^{bc}	1.911 ^{abc}	9.094 ^{bc}	7.437 ^{ab}	0.0909 ^{bc}	0.0744 ^{ab}
L50SN50	66 ^{ab}	70.5 ^{ab}	9.666 ^{bc}	11.486 ^{ab}	3.414 ^{ab}	3.0367 ^a	10.453 ^{ab}	8.706 ^{ab}	0.1045 ^{ab}	0.0871 ^{ab}

SN100: Suelo Nativo 100%. C100: Composta 100%. L100: Lombricomposta 100%. C30SN70: Composta 30%-Suelo Nativo 70%. C70SN30: Composta 70%-Suelo Nativo 30%. C50SN50: Composta 50%-Suelo Nativo 50%. L30SN70: Lombricomposta 30%-Suelo Nativo 70%. L70SN30: Lombricomposta 70%-Suelo Nativo 30%. L50SN50: Lombricomposta 50%-Suelo Nativo 50%. PE: Porcentaje final de emergencia. IE: Índice de emergencia. ITE: Índice de la tasa de emergencia. VE: Velocidad de emergencia. TME: Tasa media de emergencia. Niveles de significancia dados por test de Tukey y Dunn están indicados por letras. Valores que presentan la misma letra son significativamente diferentes ($p < 0.05$).

7.2.3 Etapa de establecimiento

Para el análisis de establecimiento se evaluaron las curvas de supervivencia a partir del día 33, momento en el que se observó una asíntota en la emergencia de plántulas (Fig. 19). Se incluyeron cinco tratamientos que registraron al menos un individuo muerto, mientras que se excluyeron los tratamientos C30SN70, C70SN30, L30SN70 y L70SN30, ya que no registraron mortalidad de individuos durante el periodo evaluado. No se encontraron diferencias significativas en la supervivencia de las plántulas durante la etapa de establecimiento entre los tratamientos de abonos orgánicos y el control analizados (LR = 7.02, g.l.= 4, $p>0.05$).

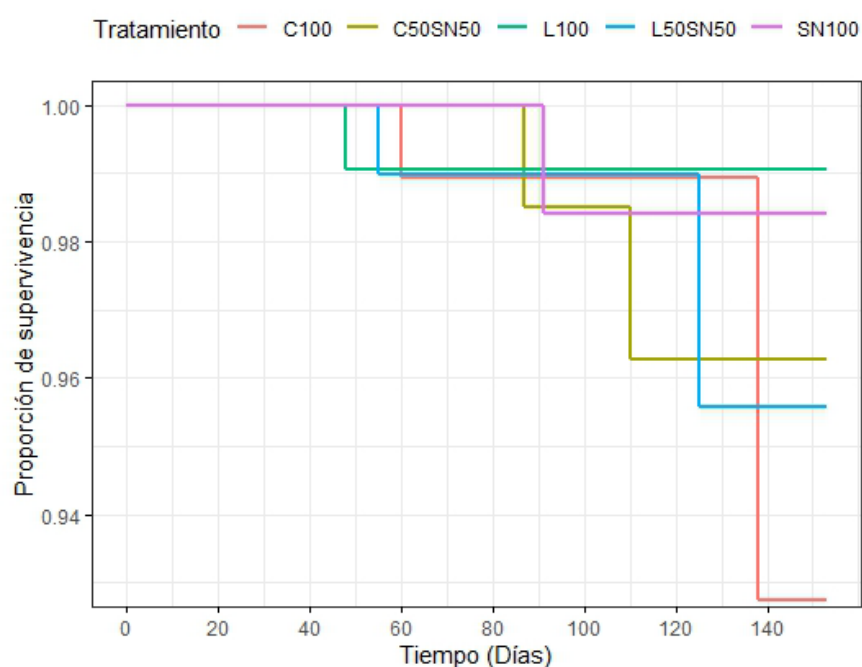


Figura 19. Supervivencia de plántulas de *Pachycereus pringlei* que crecieron con tratamientos de abonos orgánicos en invernadero.

El análisis de varianza demostró variaciones significativas ($p<0.05$) en el diámetro y longitud del tallo entre los tratamientos evaluados (Tabla 20). El tratamiento SN100 (control) mostró tallos más delgados y pequeños, en contraste con los tratamientos que incorporan abonos orgánicos, los cuales retienen mayor humedad en el sustrato. Las plántulas de mayor tamaño se observaron en los tratamientos C30SN70, C50SN50, C70SN30, L30SN70, L50SN50 y L70SN30. Aunque los tratamientos C100 y L100 registraron bajos porcentajes de emergencia, las plántulas emergidas fueron más grandes que en el tratamiento SN100.

Respecto al número y longitud de espinas, se hallaron cambios significativos ($p < 0.05$). Los tratamientos con abono orgánico (C30SN70, C50SN50, C70SN30, L30SN70, L50SN50 y L70SN30) presentaron un mayor número de espinas, mientras que SN100 registró el menor. La longitud promedio de espinas fue mayor en C50SN50 y SN100, destacando una longitud de 13.4 mm en L70SN30. Asimismo, el análisis de varianza reveló diferencias estadísticas ($p < 0.05$) en el peso fresco y seco del tallo en todos los tratamientos. El tratamiento SN100, con las plántulas más pequeñas, mostró los valores de biomasa fresca y seca más bajos, seguido de C100 y L100. En contraste, las plántulas de los tratamientos C30SN70, C50SN50, C70SN30, L30SN70, L50SN50 y L70SN30 alcanzaron los valores más altos de biomasa.

Tabla 20. Variables morfológicas (valores medios \pm desviación estándar (SD), n = 4) del tallo de *Pachycereus pringlei* tratadas con abonos orgánicos en invernadero.

Tratamientos	Tallo					
	Longitud del tallo (mm)	Diámetro del tallo (mm)	Espinas	Longitud de espinas (mm)	Peso fresco (g)	Peso seco (g)
SN100	20.7 \pm 1.83 ^d	9.94 \pm 0.787 ^d	460.2 \pm 16.9 ^c	16.4 \pm 1.11 ^{ab}	1.05 \pm 0.198 ^d	0.025 \pm 0.025 ^e
L100	30.3 \pm 0.51 ^c	13.0 \pm 0.614 ^c	652.5 \pm 27.0 ^b	14.1 \pm 0.83 ^{abc}	2.34 \pm 0.217 ^c	0.058 \pm 0.058 ^e
C100	33.0 \pm 1.97 ^c	13.7 \pm 0.544 ^c	673.6 \pm 64.1 ^b	14.0 \pm 0.88 ^{abc}	2.85 \pm 0.377 ^c	0.070 \pm 0.07 ^{de}
L50SN50	40.2 \pm 0.68 ^b	17.2 \pm 0.611 ^b	863.3 \pm 57.1 ^a	14.2 \pm 1.04 ^{abc}	5.08 \pm 0.285 ^b	0.112 \pm 0.112 ^{bc}
L30SN70	42.1 \pm 1.79 ^{ab}	18.3 \pm 0.686 ^{ab}	857.7 \pm 46.0 ^a	13.9 \pm 1.79 ^{abc}	6.06 \pm 0.532 ^{ab}	0.125 \pm 0.017 ^{bc}
L70SN30	42.7 \pm 2.36 ^{ab}	17.8 \pm 1.09 ^{ab}	904.8 \pm 85.7 ^a	13.5 \pm 1.20 ^c	5.76 \pm 0.722 ^b	0.125 \pm 0.034 ^{abc}
C50SN50	42.8 \pm 1.86 ^{ab}	18.6 \pm 1.02 ^{ab}	860.8 \pm 85.7 ^a	16.7 \pm 1.01 ^a	6.14 \pm 0.662 ^{ab}	0.150 \pm 0.012 ^{abc}
C30SN70	44.9 \pm 0.79 ^a	19.1 \pm 0.495 ^a	926.5 \pm 126.4 ^a	15.3 \pm 1.66 ^{abc}	7.0 \pm 0.394 ^a	0.172 \pm 0.013 ^a
C70SN30	42.2 \pm 0.89 ^{ab}	17.8 \pm 0.334 ^{ab}	868.4 \pm 34.7 ^a	13.8 \pm 0.66 ^{bc}	5.79 \pm 0.331 ^b	0.160 \pm 0.035 ^{ab}

SN100: Suelo Nativo 100%. C100: Composta 100%. L100: Lombricomposta 100%. C30SN70: Composta 30%-Suelo Nativo 70%. C70SN30: Composta 70%-Suelo Nativo 30%. C50SN50: Composta 50%-Suelo Nativo 50%. L30SN70: Lombricomposta 30%-Suelo Nativo 70%. L70SN30: Lombricomposta 70%-Suelo Nativo 30%. L50SN50: Lombricomposta 50%-Suelo Nativo 50%. Niveles de significancia dados por test de Tukey y Dunn están indicados por letras. Valores que presentan la misma letra son significativamente diferentes ($p < 0.05$).

El análisis de varianza indicó diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.5$) en las variables morfométricas de la raíz (Tabla 21). Los valores de área radicular, expresados en centímetros cuadrados (cm^2), fueron menores en los tratamientos C100, L100 y SN100, que produjeron plántulas de menor diámetro y longitud. En contraste, los tratamientos C30SN70, C50SN50, C70SN30, L30SN70, L50SN50 y L70SN30, asociados a plántulas de mayor diámetro y longitud, mostraron áreas radiculares más amplias. Este mismo patrón se observó en la longitud promedio de la raíz principal. Asimismo, el análisis de varianza reveló diferencias significativas ($p < 0.5$) en el peso fresco y seco de la raíz en todos los tratamientos. Estos valores, expresados en gramos (g), fueron más bajos en SN100, C100 y L100, que registraron las plántulas más pequeñas. En cambio, las plántulas de mayor tamaño en los tratamientos C30SN70, C50SN50, C70SN30, L30SN70, L50SN50 y L70SN30 presentaron valores superiores de biomasa fresca y seca en la raíz.

Tabla 21. Variables morfométricas (valores medios \pm desviación estándar (SD), $n = 4$) de la raíz de *Pachycereus pringlei* tratadas con abonos orgánicos en invernadero.

Tratamien tos	Raíz			
	Área (cm^2)	Longitud (mm)	Peso fresco (g)	Peso seco (g)
SN100	0.262 ± 0.029^d	33.39 ± 4.77^{cd}	0.0318 ± 0.0046^e	0.0040 ± 0.0018^e
L100	0.318 ± 0.094^d	26.74 ± 3.49^d	0.0292 ± 0.0078^e	0.0045 ± 0.0007^e
C100	0.278 ± 0.103^d	35.96 ± 1.37^{bcd}	0.0315 ± 0.0093^e	0.0047 ± 0.0015^e
L50SN50	0.857 ± 0.096^{bc}	43.48 ± 4.92^{ab}	0.109 ± 0.0133^{cd}	0.0102 ± 0.0002^d
L30SN70	1.18 ± 0.154^a	44.67 ± 3.17^{ab}	0.145 ± 0.0221^{ab}	0.0136 ± 0.020^{bcd}
L70SN30	0.785 ± 0.131	41.16 ± 4.97^{abc}	0.088 ± 0.0153^d	0.0125 ± 0.002^{cd}
C50SN50	1.09 ± 0.149^{ab}	46.59 ± 2.85^a	0.109 ± 0.0161^{bcd}	0.015 ± 0.0021^{abc}
C30SN70	1.34 ± 0.162^a	50.16 ± 6.79^a	0.147 ± 0.0198^a	0.0191 ± 0.0024^a
C70SN30	1.19 ± 0.139^a	46.09 ± 2.22^a	0.139 ± 0.0185^{abc}	0.0170 ± 0.0024^{bc}

SN100: Suelo Nativo 100%. C100: Composta 100%. L100: Lombricomposta 100%. C30SN70: Composta 30%-Suelo Nativo 70%. C70SN30: Composta 70%-Suelo Nativo 30%. C50SN50: Composta 50%-Suelo Nativo 50%. L30SN70: Lombricomposta 30%-Suelo Nativo 70%. L70SN30: Lombricomposta 70%-Suelo Nativo 30%. L50SN50: Lombricomposta 50%-Suelo Nativo 50%. Niveles de significancia dados por test de Tukey y Dunn están indicados por letras. Valores que presentan la misma letra son significativamente diferentes ($p < 0.05$).

En la Tabla 22 se presentan las variables hídricas, donde se observa que, aunque las plántulas de los diferentes tratamientos muestran variaciones ligeras pero significativas en el contenido relativo de agua (CRA), se mantuvo superior al 80% en todos los casos, a pesar de que los tratamientos SN100, C100 y L100 registraron valores muy bajos de potencial hídrico. El análisis de varianza del potencial hídrico evidenció variaciones estadísticamente relevantes ($p < 0.05$) entre los tratamientos. Esta variable, expresada en megapascales (MPa), mostró que los tratamientos L100, C100 y SN100, caracterizados por una rápida evaporación del agua de riego, presentaron los valores de potencial hídrico más bajos, asociándose con plántulas de menor tamaño en comparación con los demás tratamientos.

El análisis de varianza del potencial osmótico también reveló diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) entre los tratamientos. El potencial osmótico refleja la concentración de solutos; los tratamientos L100, C100 y SN100 presentaron los valores más negativos debido a la acelerada evaporación del agua de riego, lo cual se asoció igualmente a plántulas de menor tamaño. El análisis de varianza de la presión de turgencia (potencial de turgencia) indicó diferencias estadísticamente marcadas ($p < 0.05$) entre los tratamientos de abonos orgánicos y el control, con el tratamiento L100 registrando el valor de presión de turgencia más negativo.

Por último, no se observaron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) en las variables clorofila a, b y total entre los tratamientos de abonos orgánicos y el control. Sin embargo, los valores promedio más altos de clorofila a se registraron en los tratamientos C70SN30, L30SN70 y L100, un patrón que también se observó para la clorofila b y total. Los tratamientos con los niveles más bajos de clorofila a, b y total fueron C100 y SN100 (control).

Tabla 22. Variables fisiológicas (Valores promedio \pm SD) de *Pachycereus pringlei* tratadas con abonos orgánicos en invernadero.

Tratamientos	Variables fisiológicas						
	Potencial hídrico (MPa)	Potencial osmótico (MPa)	Potencial de presión (MPa)	CRA (%)	Clorofila a ($\mu\text{g cm}^{-2}$)	Clorofila b ($\mu\text{g cm}^{-2}$)	Clorofila total ($\mu\text{g cm}^{-2}$)
SN100	$-2.84 \pm 0.313^{\text{de}}$	$-1.21 \pm 0.796^{\text{c}}$	$-1.64 \pm 0.391^{\text{bc}}$	$84.9 \pm 3.11^{\text{a}}$	$18.8 \pm 2.86^{\text{a}}$	$10.5 \pm 2.66^{\text{a}}$	$29.3 \pm 5.51^{\text{a}}$
L100	$-4.03 \pm 0.726^{\text{e}}$	$-1.19 \pm 0.125^{\text{c}}$	$-2.84 \pm 0.753^{\text{d}}$	$80.2 \pm 1.75^{\text{a}}$	$24.6 \pm 3.17^{\text{a}}$	$13.8 \pm 4.39^{\text{a}}$	$38.4 \pm 7.47^{\text{a}}$
C100	$-2.63 \pm 0.413^{\text{de}}$	$-1.12 \pm 0.047^{\text{c}}$	$-1.51 \pm 0.420^{\text{bc}}$	$84.1 \pm 4.78^{\text{a}}$	$22.2 \pm 2.53^{\text{a}}$	$7.22 \pm 2.13^{\text{a}}$	$29.4 \pm 4.34^{\text{a}}$
L50SN50	$-2.12 \pm 0.079^{\text{cd}}$	$-0.419 \pm 0.042^{\text{b}}$	$-1.71 \pm 0.104^{\text{c}}$	$91.0 \pm 1.54^{\text{a}}$	$23.8 \pm 3.36^{\text{a}}$	$13.4 \pm 5.85^{\text{a}}$	$37.3 \pm 8.93^{\text{a}}$
L30SN70	$-1.39 \pm 0.253^{\text{ab}}$	$-0.393 \pm 0.029^{\text{ab}}$	$-0.99 \pm 0.236^{\text{abc}}$	$90.6 \pm 0.83^{\text{a}}$	$25.2 \pm 2.88^{\text{a}}$	$15.2 \pm 4.48^{\text{a}}$	$40.4 \pm 7.23^{\text{a}}$
L70SN30	$-1.57 \pm .0120^{\text{ab}}$	$-0.380 \pm .0179^{\text{ab}}$	$-1.19 \pm 0.117^{\text{abc}}$	$82.6 \pm 11.9^{\text{a}}$	$21.4 \pm 3.14^{\text{a}}$	$11.7 \pm 3.91^{\text{a}}$	$33.0 \pm 5.38^{\text{a}}$
C50SN50	$-1.37 \pm 0.259^{\text{ab}}$	$-0.312 \pm 0.038^{\text{ab}}$	$-1.06 \pm 0.229^{\text{abc}}$	$84.3 \pm 2.21^{\text{a}}$	$20.3 \pm 4.51^{\text{a}}$	$12.1 \pm 6.59^{\text{a}}$	$32.4 \pm 10.7^{\text{a}}$
C30SN70	$-0.800 \pm 0.389^{\text{a}}$	$-0.260 \pm 0.061^{\text{a}}$	$-0.540 \pm 0.379^{\text{a}}$	$86.8 \pm 2.16^{\text{a}}$	$21.0 \pm 5.04^{\text{a}}$	$14.8 \pm 11.6^{\text{a}}$	$35.8 \pm 16.5^{\text{a}}$
C70SN30	$-1.172 \pm 0.166^{\text{ab}}$	$-0.376 \pm 0.043^{\text{ab}}$	$-0.797 \pm 0.135^{\text{ab}}$	$85.1 \pm 0.73^{\text{a}}$	$25.2 \pm 3.40^{\text{a}}$	$12.8 \pm 4.88^{\text{a}}$	$38.0 \pm 8.05^{\text{a}}$

SN100: Suelo Nativo 100%. C100: Composta 100%. L100: Lombricomposta 100%. C30SN70: Composta 30%-Suelo Nativo 70%. C70SN30: Composta 70%-Suelo Nativo 30%. C50SN50: Composta 50%-Suelo Nativo 50%. L30SN70: Lombricomposta 30%-Suelo Nativo 70%. L70SN30: Lombricomposta 70%-Suelo Nativo 30%. L50SN50: Lombricomposta 50%-Suelo Nativo 50%. Niveles de significancia dados por test de Tukey y Dunn están indicados por letras. Valores que presentan la misma letra son significativamente diferentes ($p < 0.05$).

Los resultados de las variables anatómicas mostraron diferencias estadísticamente significativas, lo que sugiere que las plántulas de *P. pringlei* ajustan sus características anatómicas en respuesta a distintos tipos de abono orgánico (Tabla 23). El tratamiento S100 presentó un área de xilema significativamente mayor en comparación con C100, L100, C50SN50, C70SN30, L50SN50, L30SN70 y C30SN70, siendo este último el que mostró el área de xilema más reducida. De manera similar, el área de floema fue mayor en S100 y C70SN30, tendiendo a disminuir en los demás tratamientos. El diámetro de los vasos fue mayor en los tratamientos S100, C50SN50 y C70SN30, mientras que C30SN70 mostró el menor diámetro de los vasos. Este patrón también se observó en el diámetro del lumen y en el grosor de la pared del vaso, con valores más altos en S100 y disminuciones en los demás tratamientos. Finalmente, el tratamiento S100 presentó el mayor número de vasos, mientras que C30SN70 mostró el número más bajo de vasos.

Tabla 23. Variables anatómicas (Valores promedio \pm SD) de *Pachycereus pringlei* tratadas con abonos orgánicos en invernadero.

Tratamientos	Variables anatómicas					
	Área del xilema (μm^2)	Área del floema (μm^2)	Diámetro del vaso (μm)	Diámetro del lumen (μm)	Grosor de la pared (μm)	Número de vasos (V/mm ²)
S100	33055 \pm 32895 ^a	7302 \pm 3961 ^a	31.05 \pm 5.89 ^a	20.86 \pm 5.18 ^a	5.10 \pm 2.65 ^a	45.68 \pm 42.67 ^a
C100	14911 \pm 9982 ^{ab}	5116 \pm 2305 ^{abc}	25.72 \pm 4.88 ^{bc}	17.33 \pm 4.07 ^c	4.20 \pm 1.19 ^b	23.70 \pm 11.53 ^{bc}
L100	13426 \pm 7228 ^{ab}	6897 \pm 4289 ^{ab}	26.64 \pm 5.62 ^b	18.12 \pm 4.08 ^{bc}	4.26 \pm 1.39 ^b	23.58 \pm 8.74 ^b
C50SN50	17658 \pm 11678 ^{ab}	4650 \pm 1638 ^{abc}	29.56 \pm 5.41 ^a	20.06 \pm 4.27 ^a	5.41 \pm 2.36 ^a	41.03 \pm 18.13 ^a
C30SN70	8012 \pm 4829 ^b	3889 \pm 2689 ^{bc}	23.47 \pm 4.63 ^c	15.23 \pm 3.78 ^d	4.12 \pm 1.26 ^b	17.50 \pm 13.08 ^c
C70SN30	21468 \pm 15370 ^a	9881 \pm 7451 ^a	29.78 \pm 6.65 ^a	19.23 \pm 5.29 ^{ab}	5.27 \pm 1.64 ^a	29.11 \pm 13.98 ^a
L50SN50	16669 \pm 9396 ^a	3366 \pm 1368 ^c	25.03 \pm 4.84 ^{bc}	16.72 \pm 4.15 ^{cd}	4.15 \pm 1.21 ^b	22.00 \pm 6.30 ^{bc}
L30SN70	18556 \pm 10190 ^a	9648 \pm 7598 ^a	25.71 \pm 7.26 ^b	18.02 \pm 5.41 ^{bc}	4.04 \pm 2.25 ^b	19.65 \pm 7.51 ^b
L70SN30	11859 \pm 7356 ^{ab}	5031 \pm 2873 ^{abc}	26.42 \pm 4.89 ^b	18.19 \pm 4.14 ^{bc}	4.12 \pm 1.14 ^b	23.29 \pm 10.48 ^b

Niveles de significancia dados por test de Dunn están indicados por letras. Valores que presentan la misma letra son significativamente diferentes ($p < 0.05$).

La tabla 23 muestran las variables estomáticas estudiadas en plántulas de *P. pringlei* bajo diferentes condiciones de abonos orgánicos. Los tratamientos C50SN50 y L30SN70 registraron valores promedios más altos en ancho, longitud, índice y densidad estomática, lo cual sugiere una mejor adaptación anatómica bajo estas condiciones controladas. Tratamientos con una mayor cantidad de abono orgánico (C100 y C70SN30 y L100) y sin abono orgánico (S100) muestran valores significativamente más bajos en las variables evaluadas. El tratamiento C30SN70 presentó resultados intermediados, destacando en ancho de estoma.

Tabla 24. Tabla comparativa de caracteres anatómicos en diferentes condiciones de abonos orgánicos. Valores promedio \pm desviación estándar (SD); n = 4.

Tratamientos	Variables anatómicas				Tipo de estoma
	Ancho de estoma (μm)	Longitud de estoma (μm)	Índice estomático	Densidad estomática (mm^2)	
S100	20.31 \pm 2.54 ^{bcd}	32.30 \pm 4.83 ^{ab}	4.13 \pm 1.39 ^{ab}	41.81 \pm 19.07 ^b	Paralelocítico
C100	19.48 \pm 3.86 ^d	27.61 \pm 5.26 ^b	3.48 \pm 0.64 ^{abc}	39.99 \pm 11.43 ^{ab}	
L100	21.48 \pm 2.95 ^{bcd}	30.50 \pm 4.92 ^{ab}	3.48 \pm 0.97 ^{abc}	41.66 \pm 19.83 ^b	
C50SN50	24.54 \pm 5.20 ^{ab}	30.78 \pm 3.35 ^{ab}	4.49 \pm 1.65 ^a	58.21 \pm 20.66 ^a	
C30SN70	27.98 \pm 5.45 ^a	28.31 \pm 8.47 ^{ab}	3.18 \pm 1.04 ^{bc}	41.30 \pm 13.24 ^{ab}	
C70SN30	19.66 \pm 2.53 ^{cd}	29.69 \pm 5.74 ^{ab}	2.85 \pm 1.46 ^c	39.14 \pm 22.25 ^b	
L50SN50	23.28 \pm 4.06 ^{abc}	31.03 \pm 3.25 ^{ab}	3.04 \pm 1.06 ^{bc}	38.64 \pm 22.39 ^b	
L30SN70	23.38 \pm 4.53 ^{abc}	32.66 \pm 5.59 ^a	4.70 \pm 1.67 ^a	45.20 \pm 17.42 ^{ab}	
L70SN30	21.36 \pm 2.79 ^{bcd}	31.45 \pm 5.01 ^{ab}	4.13 \pm 1.33 ^{ab}	48.50 \pm 18.46 ^{ab}	

Niveles de significancia dados por test de Tukey y Dunn están indicados por letras. Valores que presentan la misma letra son significativamente diferentes ($p < 0.05$).

En cuanto a la conductividad hidráulica relativa (CHR), el tratamiento S100 muestra la mayor CHR (Fig. 20 A), lo que sugiere que, bajo esta condición, las plantas son más eficientes en transportar agua a través de los vasos xilemáticos. En contraste, tratamientos como C100, L100, L50SN50 y otros muestran valores significativamente más bajos de CHR, lo que sugiere menor eficiencia en la conducción de agua. El índice de Vulnerabilidad (IV) muestra que el tratamiento L50SN50 tiene uno de los índices más altos (Fig. 20 B), indicando que es más susceptible a bloqueos en la conducción de agua, mientras que los tratamientos como C70SN30 y L30SN70 presentan índices de vulnerabilidad significativamente más bajos, sugiriendo que, bajo estas condiciones, las plantas son menos susceptibles a la cavitación y, por lo tanto, tienen un sistema de conducción de agua más estable.

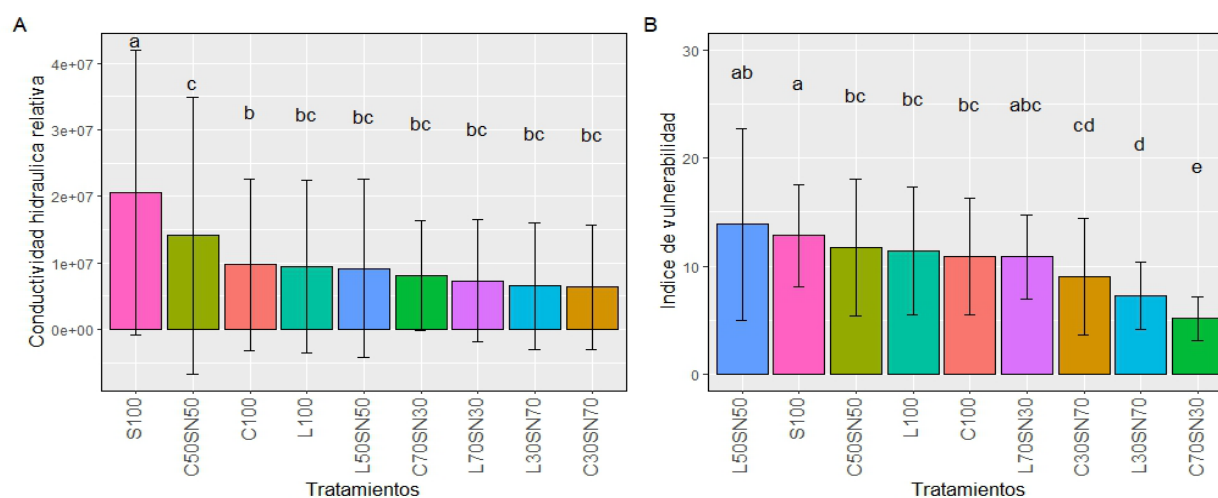


Figura 20. (A) Gráfica de barras de la conductividad hidráulica relativa (CHR). **(B)** Gráfica de barras del Índice de vulnerabilidad. Valores promedio \pm desviación estándar (SD); $n = 4$. Los valores que comparten la misma letra no difieren significativamente ($p < 0.05$).

8. DISCUSIÓN

8.1 Desarrollo de plántulas bajo el efecto nodriza en condiciones naturales y controladas

8.1.1 Etapa de emergencia de plántulas

Los experimentos realizados en el presente estudio en condiciones naturales revelaron diferencias significativas en la proporción de plántulas emergidas. Los picos más altos de emergencia de plántulas se encontraron en entornos expuestos a la luz, lo cual coincide con los hallazgos de Sosa-Pivatto *et al.* (2014), quienes indican que la tasa y velocidad de germinación en cactáceas columnares están influenciadas por la presencia de luz. Sin embargo, Flores *et al.* (2004) señalan que la exposición a la radiación solar en zonas áridas y semiáridas no afecta la emergencia de plántulas de cactáceas columnares, pero sí es crucial para la fase de establecimiento.

Turner *et al.* (1996) mencionan que, para el cactus columnar *Carnegiea gigantea*, la disponibilidad de humedad en el suelo es esencial para la emergencia de plántulas. La combinación de exposición a la luz y la posibilidad de que la cubierta de la semilla reciba directamente la precipitación pluvial podría explicar la proporción más alta de plántulas emergidas en espacios abiertos. En el medio natural, la emergencia fue alta para todos los tratamientos hacia el día 05 debido a la disponibilidad de agua proveniente de lluvias continuas. Este resultado sugiere que la humedad favorece una alta tasa de germinación y emergencia de plántulas en zonas áridas (Nobel, 1994).

Es importante señalar que, aunque las condiciones de humedad pueden promover tanto la germinación como la emergencia, también pueden desencadenar una alta mortalidad de plántulas debido a las frecuentes sequías prolongadas en los desiertos, como se observó en el experimento del presente estudio, con una mortalidad total de plántulas hacia el día 11 por falta de humedad. Aunque las cactáceas son reconocidas por su adaptación a ambientes xéricos y su capacidad para sobrevivir en condiciones de sequía, es factible que durante la etapa de plántula no estén completamente equipadas para soportar episodios de sequía prolongada, como sugieren Aragón y Lasso (2018). Además, durante las observaciones en el campo, se notó que la escasez de humedad provocó la compactación del suelo. Esta compresión podría haber reducido

los espacios porosos en el suelo, dificultando la adecuada circulación de aire y agua, impactando consecuentemente el desarrollo radicular durante esta etapa vulnerable.

De acuerdo con Baskin y Baskin (1998), las semillas de cactus tienden a germinar durante las primeras cuatro semanas después de su dispersión si las condiciones son favorables. El presente estudio respalda esta afirmación, ya que se observó una emergencia inicial de plántulas superior al 36 % en los experimentos de invernadero en todos los tratamientos para el día 9. En contraste, para el día 28, se observó una emergencia parcial superior al 50 % de plántulas en los tratamientos con sombra. El microambiente proporcionado en estos tratamientos probablemente contribuyó a reducir el estrés térmico y la evaporación a los que están expuestas las plántulas (Munguía-Rosas y Sosa, 2008). Los resultados experimentales revelan que las condiciones de sombra ejercen una influencia significativa en la emergencia de plántulas. Se observó una respuesta positiva en los tratamientos 30P, 50P y 95P con un porcentaje de emergencia de plántulas superior al 50 %, lo que indica que la sombra altera el microambiente en el que se desarrollan. Esta situación genera temperaturas más bajas en el suelo, como se documenta en la Tabla 6, y se asocia con mayores niveles de humedad relativa y condiciones menos desecantes, tal como se discute en un estudio previo (Roque *et al.*, 2021).

Los índices de emergencia en los experimentos de invernadero no mostraron variación significativa en cuanto a los tratamientos con sombra y expuestos al sol. Sin embargo, el índice de emergencia (IE) es más alto para el tratamiento 95P, lo que indica la capacidad de las semillas para germinar y crecer bajo condiciones particulares, lo cual es directamente proporcional al porcentaje de emergencia de plántulas (PE). El índice de tasa de emergencia más alto (ITE) en el tratamiento sin sombra (tratamiento OP) indica que las semillas emergen más rápidamente en comparación con las condiciones de sombra (tratamientos 30P, 50P y 95P). Este índice también tiene una relación de crecimiento conjunto con la velocidad de emergencia (VE) y, aunque no se observan diferencias significativas, el tratamiento expuesto a la luz (OP) indica un valor más alto. Se sabe que los cactus columnares pueden germinar a altas temperaturas, como 40 °C, incluyendo a *P. pringlei* (Yang *et al.*, 2003; Seminario-Peña *et al.*, 2023). Los resultados del presente estudio sugieren que la temperatura influenciada por la sombra desempeñó un papel decisivo en las etapas iniciales de germinación y emergencia, observando que las primeras plántulas en emerger

pertenecieron al tratamiento sin sombra (OP) y, a medida que pasaron los días, las plántulas en sombra comenzaron a mostrar picos de emergencia más altos. En consecuencia, el índice de tasa de emergencia (ITE) y la velocidad de emergencia (VE) no muestran un patrón definido en la germinación y emergencia a temperaturas específicas, ya sean altas o bajas. Se observó un comportamiento similar para la tasa media de emergencia (TME), que indica la velocidad promedio a la que germinan y emergen las semillas como en las plántulas del presente estudio. El uso de estos índices proporciona una comprensión detallada de cómo las condiciones ambientales modifican la emergencia en *P. pringlei*, lo cual es crucial para identificar las condiciones óptimas de establecimiento y anticipar cómo pueden responder las plántulas a ambientes afectados por la disponibilidad de agua y la intensidad de la luz.

8.1.2 Etapa de establecimiento de plántulas bajo el efecto nodriza en condiciones controladas

Los experimentos de invernadero no registraron una supervivencia diferencial de plántulas asociada con los diferentes microambientes de sombra y exposición a la luz; sin embargo, se observaron altas tasas de supervivencia en comparación con el experimento en condiciones naturales, donde ninguna plántula sobrevivió. Después de la germinación, uno de los factores principales que determina el establecimiento de plántulas es la disponibilidad de agua (González-Zertuche *et al.*, 1999). Como se ha reportado para algunos cactus expuestos a radiación solar directa, la temperatura del tallo puede aumentar en 15 °C o más sobre la temperatura del aire (Méndez *et al.*, 2006), lo cual representa una condición peligrosa en condiciones naturales. No obstante, en los experimentos de invernadero del presente estudio, la temperatura ambiente se mantuvo similar para cada tratamiento, mientras que la temperatura del suelo varió entre 1 °C y 2 °C (Tabla 6). Aunque no se detectaron diferencias significativas en la supervivencia promedio entre tratamientos, la mortalidad de plántulas en los tratamientos con sombra (30P, 50P) fue menor, e incluso el tratamiento 95P no registró individuos muertos en comparación con el tratamiento control (OP). Estos resultados son similares a los reportados por Miranda-Jacome *et al.* (2013), donde las plántulas de *Pilosocereus leucocephalus* mostraron altas tasas de supervivencia tanto en tratamientos con sombra como expuestos a la luz. Estos hallazgos son importantes para comprender las condiciones necesarias para la supervivencia y establecimiento de plántulas de cactus en hábitats áridos y semiáridos. La alta tasa de supervivencia observada

en condiciones de invernadero subraya la influencia crítica del microclima en el éxito del establecimiento de plántulas en comparación con las condiciones naturales.

8.1.2.1 Caracteres morfométricos durante la etapa de establecimiento de plántulas en condiciones controladas

Aunque los efectos de la planta nodriza no desempeñaron un papel esencial en la fase de emergencia y supervivencia de *P. pringlei* en condiciones naturales, se observaron diferencias significativas en el crecimiento del tallo y la raíz de las plántulas cultivadas en el invernadero, tanto en condiciones de sombra como expuestas a la luz solar directa. A medida que aumentaba la cantidad de sombra, los tallos crecieron más largos. Estos hallazgos coinciden con observaciones en otras especies de cactus (Andrade *et al.*, 2006), en las cuales las plántulas pueden alargar sus tallos para capturar la energía lumínica necesaria para la fotosíntesis en ambientes sombreados. Además, el crecimiento en sombra permite a las plántulas protegerse de la intensa radiación solar que puede dañar las células del tallo y provocar pérdida de agua a través de la transpiración (Valiente-Banuet *et al.*, 1991).

Las espinas de los cactus cumplen una función esencial en la protección de la planta contra la radiación solar directa y también ayudan a reducir la pérdida de agua a través de la transpiración (Nobel *et al.*, 1986). En áreas con altos niveles de luz solar, espinas más largas pueden proporcionar sombra adicional sobre la superficie de la planta, ayudando a protegerla de la intensa radiación solar, dado que las capas protectoras internas (hipodermis) aún no se han desarrollado durante la primera etapa de la plántula (Loza-Cornejo y Terrazas, 2011). Este resultado concuerda con los del presente estudio, porque al aumentar la sombra, las espinas eran más cortas, y las plántulas en el tratamiento OP presentaron espinas de 15.2 mm de longitud. El área y la longitud de la raíz mostraron una relación inversa con la longitud del tallo, indicando que, en condiciones de sombra, las raíces tienden a ser más cortas, lo cual podría estar relacionado con la alta evaporación del suelo en tratamientos con baja sombra. Las raíces más largas permiten a las plantas explorar mayores volúmenes de suelo, aumentando sus posibilidades de encontrar agua y nutrientes, incluso en condiciones de sequía.

En cuanto a la biomasa seca del tallo y la raíz, no se observaron diferencias significativas, excepto en el peso fresco del tallo de las plántulas en el tratamiento 95P, que fue diferente a los demás. Los resultados del presente estudio son consistentes con los reportados por Carrillo-García *et al.* (2000), quienes encontraron que las plántulas de *P. pringlei* exhiben una mayor biomasa seca en el tallo y la raíz en condiciones de mayor sombra. Curiosamente, las plántulas de *P. pringlei* muestran una respuesta morfológica significativa a los ambientes sombreados, lo cual representa una adaptación efectiva para minimizar el estrés por radiación solar en las etapas tempranas de desarrollo.

8.1.2.2 Caracteres fisiológicos durante la etapa de establecimiento de plántulas en condiciones controladas

Los resultados del presente estudio indican que las plántulas expuestas a la luz solar experimentan un estrés hídrico más significativo debido a la alta radiación solar y a las elevadas temperaturas. Este estrés hídrico puede llevar a un aumento en la pérdida de agua a través de la transpiración, resultando en potenciales hídricos más negativos (Jat *et al.*, 1991; Luna-Flores *et al.*, 2015), como se observó en el tratamiento sin sombra 0P (-5.1 MPa). Patakas *et al.* (2002) mencionan que, en respuesta al estrés por déficit hídrico, las plantas pueden aumentar la concentración de solutos (como sales y otros compuestos osmóticos) en sus células para preservar la turgencia celular y evitar la desecación.

La situación anterior también conduce a un potencial osmótico más negativo, como se observó en los tratamientos 0P, 30P y 50P. Aunque no hay diferencias significativas en el potencial de presión, se observó que los tratamientos 0P, 30P y 50P registraron tejidos más turgentes (hinchados), indicando una retención de agua más efectiva en estas plántulas. En contraste, el tratamiento 95P presenta valores de turgencia más bajos, lo cual puede explicarse porque las plántulas tienen menos acceso a la luz solar bajo condiciones de sombra, reduciendo la fotosíntesis (Alejandro, 2014). En consecuencia, la producción de azúcares y otros compuestos acumulados en células parenquimatosas para la retención de agua resulta en un potencial de turgencia menor.

El contenido relativo de agua (CRA) y el potencial hídrico son indicadores críticos del estado de hidratación de la planta, ya que están relacionados con la disponibilidad de agua y la capacidad para sostener procesos fisiológicos normales (Azcón-Bieto y Talón, 2008). Aunque el potencial hídrico bajo puede ser muy dañino, las situaciones de estrés por sequía indican que los cactus a menudo tienen mecanismos de adaptación. Por ejemplo, las vacuolas permiten retener agua en las células de los diferentes tejidos y mantener un CRA relativamente moderado a alto (Flexas y Medrano, 2002; Rosas *et al.*, 2012), como se demostró en nuestros experimentos (> 70 %).

Es importante destacar que los valores de potencial hídrico también reflejan la energía potencial dentro de la planta y pueden ser muy negativos incluso en plantas bien adaptadas a zonas áridas (Ackerly, 2004). En estas áreas, los cactus desarrollan estrategias para reducir la pérdida de agua y maximizar su uso, lo cual puede incluir la acumulación de agua en grandes vacuolas, donde la succulencia generalmente permite evitar la sequía a nivel celular mientras se mantiene la actividad metabólica (Ogburn y Edwards, 2010). Sin embargo, estas estrategias no eliminan el estrés por déficit hídrico, solo mitigan sus efectos. En climas secos, las plantas pueden desarrollar un potencial hídrico muy negativo en relación con la osmolaridad, lo cual les ayuda a mantener la turgencia celular durante condiciones de sequía (Lintunen *et al.*, 2016). Esta adaptación es fundamental para la conservación del agua en ambientes áridos o secos. En los experimentos del presente estudio, se observó que los cactus mantenían un CRA superior al 70 %, demostrando la capacidad de retener agua de manera eficiente, lo que confirma que, a pesar de los valores negativos de potencial hídrico, mecanismos de adaptación como las vacuolas juegan un papel crucial en la hidratación de los tejidos de cactus.

Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas entre los pigmentos fotosintéticos estudiados. Sin embargo, se observó que las plántulas en los tratamientos 95P tenían un alto contenido de clorofila en condiciones de máxima sombra. Este resultado probablemente se deba a la limitada intensidad de luz disponible debido a que las mallas de sombra bloquean la luz solar directa. Para compensar la falta de luz, las plántulas sombreadas pueden aumentar su contenido de clorofila para maximizar la captura de la luz disponible y así llevar a cabo la fotosíntesis de manera más eficiente (Lichtenthaler y Burkart, 1999).

8.1.2.3 Caracteres anatómicos durante la etapa de establecimiento de plántulas en condiciones controladas

Los resultados muestran que la exposición a diferentes niveles de sombra influye significativamente en las características anatómicas y funcionales de *Pachycereus pringlei*. En particular, se observa una disminución en el desarrollo del sistema vascular y un menor número de vasos a medida que aumenta el nivel de sombra, siendo este efecto más pronunciado en el tratamiento con un 95% de sombra. Este patrón refleja una estrategia adaptativa que permite a las plántulas ajustar su sistema vascular en respuesta a la disponibilidad de luz y a condiciones ambientales adversas, como sequías o heladas (García-Cervigón *et al.*, 2021; Hernández-Fuentes *et al.*, 2015). Con el incremento de la sombra, las plántulas presentan una menor necesidad transportar grandes volúmenes de agua debido a que la reducción de la intensidad lumínica disminuye la transpiración (Zapata Arango *et al.*, 2017), y, por consiguiente, la demanda hídrica. Asimismo, el aumento de la sombra estuvo asociado con una disminución en el diámetro de los vasos del xilema. Según Davis *et al.* (1999) y Pire *et al.* (2007), esta adaptación es fundamental para minimizar el riesgo de embolias y cavitaciones, especialmente en escenarios de estrés hídrico o fluctuaciones extremas en la disponibilidad de agua. Choat *et al.* (2011) mencionan que la probabilidad de embolismo en un conducto xilemático es inversamente proporcional a su diámetro. Además, Diez *et al.* (1995) señala que los vasos de menor diámetro pueden contribuir a la tolerancia de las plantas frente a patógenos, al limitar la propagación de esporas patógenas a través del sistema vascular. Adicionalmente, se ha demostrado que las plántulas de cactus que crecieron bajo condiciones de mayor sombra desarrollaron tallos suculentos más grandes, lo que incrementa su capacidad de almacenamiento de agua. Resultados similares han sido reportados en otras especies como *Acanthocereus tetragonus*, *Melocactus curvispinus* y *Stenocereus griseus* (Aragón y Lasso, 2018). Se plantea la hipótesis de que, en condiciones de sombra, las plántulas priorizan el ensanchamiento de sus vacuolas para maximizar el almacenamiento de agua, reduciendo así la necesidad de transpirarla y disminuyen el diámetro de los vasos del xilema, dado que la demanda hídrica es baja. Se ha descrito también que algunas cactáceas (Cabral *et al.*, 2016) y plantas xerofitas (Hernández-Fuentes *et al.*, 2015) al presentar un menor diámetro de vasos también registraron una conductividad hidráulica relativa menor, tal como lo mencionan Sack y Frole (2006) y se registra en nuestros resultados.

Estos ajustes anatómicos están respaldados por los índices de vulnerabilidad (IV), los cuales reflejan la resistencia de una planta al estrés hídrico y su capacidad para mantener el transporte de agua a través del xilema en condiciones adversas (Alemán-Sancheschúlz *et al.*, 2019). En nuestros experimentos, se observaron valores de IV más bajos en los tratamientos con mayor sombra, lo que sugiere que, al reducir el tamaño de los vasos, las plántulas limitan la formación de burbujas de aire, haciendo que el sistema vascular sea más seguro y confiable en estas condiciones ambientales.

Por otro lado, los tratamientos con menor sombra (como 0P) presentan un área de xilema y un diámetro de vasos mayores, lo que indica una mayor capacidad de transporte de agua. Sin embargo, esto viene acompañado de un mayor índice de vulnerabilidad a la cavitación (IV), lo cual podría representar una desventaja en situaciones de estrés hídrico prolongado. A pesar de su mayor eficiencia hidráulica, este diseño vascular es más susceptible a interrupciones en el flujo hídrico (Castro *et al.*, 2007), lo que lo hace menos estable bajo condiciones ambientales adversas. Los estomas son las estructuras localizadas en las partes aéreas de las plantas, esenciales para regular el intercambio de gases, como el dióxido de carbono (CO₂) y el vapor de agua (Morales-Domínguez *et al.*, 2023). Además, desempeñan un papel crucial en la prevención de una pérdida excesiva de agua, ayudando a las plantas a mantener su equilibrio hídrico (Webb y Baker, 2008). Diversos estudios reportan a los estomas paralelocíticos como un carácter estable en cactáceas columnares (Egli, 1984; Terrazas y Arias, 2002; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003; Hernández *et al.*, 2007). Este tipo de estoma, el cual se encontró en todos los tratamientos (Anexo A), se caracteriza por la presencia de dos células subsidiarias dispuestas de manera paralela a las células oclusivas de los estomas (Hernández *et al.*, 2007).

Las plantas ajustan la morfología de los estomas según las condiciones lumínicas (Wang *et al.*, 2021). Se observa que en niveles intermedios de sombra (50P), los estomas son más grandes y presentan un mayor índice estomático. Según Doheny-Adams *et al.* (2012), estas características favorecen una transpiración reducida, mayores tasas de crecimiento y un incremento en la biomasa, lo cual es consistente con nuestros resultados, ya que este tratamiento mostró plántulas con tallos más grandes.

Sin embargo, con respecto al índice estomático, algunos estudios señalan que permanece constante ante cambios en las condiciones ambientales (Wilkinson, 1979), otros han demostrado que es una variable altamente sensible a factores estresantes como la luz, la disponibilidad de agua y los nutrientes (Kürschner *et al.*, 1998). Por otro lado, aunque la densidad estomática no presentó diferencias significativas, fue relativamente más alto en los tratamientos con mayor luz (0P y 50P). Esto respalda la idea de que, bajo condiciones de mayor luminosidad, las plantas tienden a aumentar su densidad estomática para optimizar el intercambio gaseoso (Takur, 1990).

8.2 Desarrollo de plántulas bajo el uso de abonos orgánicos en condiciones controladas

8.2.1 Caracterización fisicoquímica de los tratamientos

De acuerdo con los parámetros fisicoquímicos de composta y lombricomposta propuesta por la Norma Mexicana (NMX-AA-180-SCFI-2018), los resultados obtenidos en la caracterización de los tratamientos (Tabla 7), utilizados en el presente estudio demuestran que los rangos de conductividad eléctrica (CE) obtenidos para el tratamiento de C100 y L100 sobrepasan los valores especificados que debe cumplir la composta y lombricomposta terminada. Cabe destacar que la adición de suelo nativo en los tratamientos combinados con abonos orgánicos, bajaron las concentraciones altas de conductividad eléctrica a valores adecuados según la Norma Mexicana, con excepción del tratamiento de C70SN30, este último tratamiento también sobrepasa los rangos idóneos de pH (6.7 – 8.5). Hardgrove y Livesley (2016) y Cervera-Mata *et al.* (2019) indican que la disminución del pH es ideal para la movilización y la asimilación de nutrientes en las plantas. Los valores de materia orgánica (MO) para los tratamientos de C100, L100 y C70SN30 se mantienen por encima de la amplitud adecuada (> 20% MS), según la Norma Mexicana, mientras que los demás tratamientos con abonos orgánicos tienen intervalos bajos a medios (3.1% - 18.6%). Aun así mayores al contenido de MO que presentan los suelos de zonas áridas de menos del 1% (Nieto-Garibay *et al.* 2021) como es el caso del tratamiento control (SN100).

La densidad aparente (DA) indica la firmeza y compactación del suelo, la cual está relacionada directamente con la porosidad (P) (Keller y Håkansson, 2010). Estos parámetros afectan las condiciones de retención de humedad disponibles para el movimiento de gases y crecimiento de

las raíces (Salamanca-Jiménez y Sadeghian-Khalajabadi, 2006). Los resultados obtenidos indican que los tratamientos C100, L100, C70SN30 y C50SN50 se encuentran dentro de los valores aceptables de densidad aparente, según la Norma Mexicana, y como se mencionó previamente están relacionados con el porcentaje de porosidad.

Entre los beneficios del uso de composta y lombricomposta está la aportación de nutrientes en el suelo y cómo estos están disponibles para el desarrollo vegetal. No obstante, el contenido de nutrientes dependerá en gran medida del residuo orgánico empleado para la elaboración (Nieto-Garibay *et al.*, 2021). Para el presente estudio, se utilizaron abonos orgánicos, que se obtienen únicamente de residuos vegetales y forrajero, sin participación de estiércol de animales. Los análisis de macronutrientes (Mg, P, Ca y K) identificados en los tratamientos combinados con abonos orgánicos indican que los tratamientos procedentes de lombricomposta son ligeramente más altos en nutrientes, que los tratamientos procedentes de composta, lo cual se debe a que al pasar por ingesta y excreta de lombrices que contribuye a la fragmentación y descomposición de la materia orgánica, favoreciendo la liberación de más nutrientes (Ruiz, 2011). Endo *et al.* (2000) mencionan que los suelos desérticos en su mayoría tienen alto contenido de minerales, ricos en calcio y magnesio, sin embargo, los análisis del suelo nativo proveniente de la Reserva Biológica del CIBNOR mostraron valores muy bajos de minerales en contraste con los demás tratamientos. El nitrógeno es uno de los macronutrientes primarios más importantes en los abonos orgánicos. Durante el proceso de compostaje y lombricompostaje, se emite algunos compuestos del nitrógeno en su forma inorgánica, como nitratos y amoníaco, que se encuentran reducidos, son solubles en la solución del suelo y son las formas más asimilables para las plantas (Hadas y Rosenberg, 1992; Román *et al.*, 2013). Nuestros resultados indican que las cantidades más altas de amonio y nitratos se registran en su mayoría para los tratamientos con composta, lo cual coincide con lo que indica Velasco-Velasco *et al.* (2016), que durante el proceso de compostaje se emite una mayor cantidad de nitrógeno vía volatilización de amoníaco.

El azufre (S) es un elemento secundario importante para la planta, ya que sirve como protección de las células, evitando la deshidratación por calor y/o sequía en las plantas (Benavides, 1998). El azufre se puede encontrar en su forma más oxidada como anión sulfato (SO_4^{2-}) y es absorbido por

las raíces e incorporado al aminoácido cisteína (Rodríguez *et al.*, 2006). Con respecto a lo anterior, es importante resaltar que el tratamiento de C70SN30, con las plántulas más vigorosas, presentó la cantidad más alta de sulfatos, mientras que el tratamiento de SN100, con las plántulas más pequeñas y deshidratadas, registró la menor cantidad de sulfatos.

Con respecto a las temperaturas registradas durante el experimento de abonos orgánicos, se ha reportado que las temperaturas de germinación de cactáceas pueden variar según especies y formas de crecimiento, por ejemplo, para las especies de *Opuntia* la germinación óptima se encuentra entre 20 °C y 30 °C (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1998; Bispo *et al.*, 2018; Barrios *et al.*, 2020). Nuestros resultados mostraron que durante la fase de emergencia las temperaturas edáficas y ambientales oscilaron entre 25 °C y 33 °C, lo cual coincide las temperaturas promedio óptimas de cactus columnares, que pueden germinar a temperaturas cercanas a los 40 °C (Meiado *et al.*, 2016).

8.2.2 Etapa de emergencia de plántulas

En la naturaleza, el reclutamiento de cardón es un evento poco frecuente y solo crecen durante una temporada de lluvias muy corta, que puede ser desde 1 a 3 meses al año (Bacilio *et al.*, 2011). Hasta el momento, no se han encontrado publicaciones de trabajos donde los abonos orgánicos hayan sido un factor de estudio para la emergencia y establecimiento en esta especie. Sin embargo, diversos autores mencionan los beneficios de los abonos orgánicos en la agricultura, debido a que cumplen un papel importante en la fertilidad del suelo por la disponibilidad de nutrientes y retención de agua (Zerbe, 2004; Pandey y Singh, 2019), siendo este último el factor ambiental más importante para que se produzca el reclutamiento de una cohorte (Pimienta-Barrios *et al.*, 2012). Los análisis del porcentaje de emergencia revelaron que los tratamientos con sustrato orgánico, obtuvieron una respuesta mayor a 21% de plántulas emergidas, incluyendo el tratamiento control (SN100) que se regaba cada 4 a 7 días, estos resultados son similares a los registrados por Puente (2004), que en tratamientos control, donde solo aplicaba riego a saturación, las semillas de cardón tuvieron un alto porcentaje de germinación.

Marchiol *et al.*, (1999) sometió diferentes tipos de tratamiento de sustrato con composta a semillas de herbáceas y encontró que el menor porcentaje de germinación se registró para el tratamiento de composta al 100%, estos resultados son similares a los tratamientos puros de C100 y L100 de este estudio, que registraron menos del 36% de plántulas emergidas con un retraso en el proceso de emergencia, lo cual se evidencia en la velocidad de emergencia (VE), tiempo medio de emergencia (TME) y el índice de emergencia (IE) (Fig. 10). Con respecto a lo anterior, algunos autores mencionan que la combinación de niveles altos de conductividad eléctrica y fósforo afecta la germinación en cactáceas por el contenido de sal a nivel edáfico que inhibe a la germinación de semillas e influyen en la absorción de agua (Bewley y Black, 1994; Sarria-Perea, 2010). En el presente estudio, los tratamientos C100 y L100 mostraron un alto porcentaje de materia orgánica, lo cual coincide con los hallazgos de Teixeira *et al.* (2004), quienes señalaron que un mayor contenido de materia orgánica se asocia con una menor densidad de cactáceas.

El porcentaje de emergencia de *P. pringlei* se ve muy favorecida por el uso de abonos orgánicos en proporciones del 50% y 30% (L30SN70, C30SN70, L50SN50 y C50SN50). Asimismo, las variables de la emergencia de plántulas muestran una variación importante con respecto a los tratamientos de C100 y L100, que indica la preferencia por las combinaciones de sustrato natural y abono orgánico en proporciones de 50% y 30%, lo cual se corrobora con los índices de emergencia en la tabla 10. Se observó que el tratamiento de SN100 y C30SN70 registraron los valores más altos de velocidad de emergencia (VE) e índice de la tasa de emergencia (ITE), ya que al día 1 y 2 comenzaron a germinar las primeras plántulas del sustrato. La velocidad promedio de emergencia para *P. pringlei* en los tratamientos evaluados fue de 7 días y 8 días. Con respecto a lo anterior, Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet (1998) mencionan que las semillas de especies de cactáceas germinan rápidamente en las primeras semanas cuando tienen humedad, por ejemplo, algunas especies de *Opuntia* tardan en promedio en germinar 13 días, pero en condiciones controladas germinan entre 5 y 6 días (Gonzalez-Cortés *et al.*, 2018).

8.2.3 Etapa de establecimiento de plántulas bajo el uso de abonos orgánicos en invernadero

Los análisis de establecimiento muestran que las plántulas de cardón en condiciones controladas bajo distintos tratamientos de abonos orgánicos tuvieron resultados altos de supervivencia comparado a las bajas tasas de reclutamiento y supervivencia registradas en condiciones naturales (Puente y Bashan, 1993; Bullock *et al.*, 2005). Estos resultados se encuentran estrechamente relacionados con disponibilidad de nutrientes y prolongación de la humedad como beneficios del uso de abonos orgánicos, y el riego constante que también favoreció al tratamiento control (SN100). Es de resaltar que el éxito de la supervivencia de las plántulas, y en especial de las cactáceas, puede estar determinado por la cantidad de agua almacenada en los tejidos durante la primera etapa de crecimiento, lo cual se puede ver favorecido por la retención de agua por parte de la lombricomposta y composta. Algunos autores también mencionan que las tasas deficientes de establecimiento de esta especie se deben desde la ubicación de las plántulas, depredación, altas temperaturas hasta la disponibilidad de agua y nutrientes en los suelos desérticos (Felker y Clark, 1981; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Suzán-Azpiri y Sosa, 2006).

8.2.3.1 Caracteres morfométricos durante la etapa de establecimiento de plántulas en condiciones controladas

Las zonas áridas y semiáridas se caracterizan por ser ambientes donde los recursos hídricos son escasos, las temperaturas son extremas, poseen suelos con baja disponibilidad de nutrientes y la descompensación atmosférica por la pérdida de agua por evapotranspiración (Vásquez-Méndez *et al.*, 2011; Montañó *et al.*, 2016). Estas características hacen que las plántulas de las cactáceas sean vulnerables en los primeros estadios de vida, con tasas de crecimiento lentas (Martínez-Ramos *et al.*, 2016). Las variables morfométricas del tallo consideradas en el presente estudio mostraron que la combinación de abonos orgánicos y sustrato nativo en los tratamientos experimentales permitió un rápido crecimiento de los tallos, debido a la aportación de nutrientes y a la retención de humedad por parte del sustrato orgánico (Domínguez, 2004; Doan *et al.*, 2015; Nieto-Garibay *et al.*, 2021), mientras que, las plántulas más pequeñas se registran para los tratamientos con materia orgánica baja (SN100) y en los tratamientos de L100 y C100, en donde

el porcentaje de materia orgánica fue elevado con niveles altos de conductividad eléctrica, lo cual puede afectar el desarrollo de las plántulas por los altos contenidos salinos de los suelos induciendo al déficit hídrico (González y Chueca, 2010; Celaya-Michel y Castellanos-Villegas, 2011). Asimismo, las plántulas de cardón presentaron una morfología similar a las registradas para otras especies de la tribu Pachyceraeae (Loza-Cornejo y Terrazas, 2011).

En cuanto, a los resultados de las variables morfométricas de la raíz se muestra la misma tendencia para los tratamientos SN100, L100 y C100 que poseen un sistema radical pequeño, lo cual puede estar relacionado a la escasez y ración de abono orgánico utilizado para estos tratamientos, como se indicó anteriormente. Loza-Cornejo *et al.* (2003) menciona que el éxito del establecimiento en los cactus depende el sistema radicular que se encarga de la absorción del agua y nutrientes del suelo. Asimismo, se puede inferir que existe una relación entre el área total de la raíz y la parte aérea de la plántula, ya que los tratamientos de SN100, L100 y C100 reportaron los tallos más delgados y pequeños. Es decir, a medida que la plántula tenga más pelos radicales, el tamaño de la planta aumentará debido a que es mayor la absorción de agua y nutrientes (Niklas *et al.*, 2000, 2002). Los resultados en las mediciones y observaciones que se hizo de la raíz en esta primera etapa indican que la forma de la raíz es horizontal y ancha, delgado en el ápice, mientras se extiende hacia la base se engrosa y presenta numerosos pelos radicales, lo cual coincide con las observaciones de sistema radicular reportadas por Niklas *et al.* (2002) en esta especie.

8.2.3.2 Caracteres fisiológicos durante la etapa de establecimiento de plántulas en condiciones controladas

Teniendo en cuenta la importancia del agua en las plantas y las adaptaciones que los cactus han desarrollado para hacer más eficiente el uso de este recurso y poder sobrevivir en condiciones adversas, se puede considerar que es de importancia conocer el estado hídrico de las plantas MAC. El contenido hídrico (CRA) y el potencial hídrico son variables que influyen en las relaciones hídricas de las plantas (Argentel *et al.*, 2006). Asimismo, el potencial osmótico o presión osmótica del líquido vacuolar, que es la concentración de solutos osmóticamente activos (azúcares solubles, iones y aminoácidos) en la vacuola (Taiz y Zeiger, 2006; Salmon *et al.*, 2020), nos indica también el estado hídrico de la planta (Azcón-Bieto y Talón, 2013).

Como se mencionó anteriormente, el CRA es una expresión usada para medir el estado hídrico de la planta, el cual se expresa en el nivel de agua de un tejido con respecto al total de agua que puede almacenar (Dalmás y San Filippo, 2014). El CRA está estrechamente relacionado con la absorción de agua por las raíces y con la pérdida de agua por transpiración lo que ocasiona el cierre de estomas resultado en una caída de la tasa fotosintética (Anjum *et al.*, 2011). Asimismo, los tejidos de las cactáceas tienen vacuolas grandes que ocupan más del 90% del volumen celular, lo cual mejora su capacidad de almacenamiento de agua (Pérez-Sánchez *et al.*, 2015). Esta capacidad podría explicar porque a pesar de que existe diferencias estadísticamente significativas, los valores de CRA no son tan marcadas en la mayoría de los tratamientos, y según Flexas y Medrano (2002), las plántulas evaluadas de 8 tratamientos presentan un estrés moderado (70-85%) a leve (85-95%), Deguchi *et al.* (2010) indica que a más cantidad de abono orgánico la temperatura a nivel edáfico es más alta y se reduce la evaporación. En ese sentido, se explica porque los tratamientos con más proporción de abono orgánico (L70SN30, L100 y C100) tienen un bajo porcentaje de CRA, ya que, al haber pérdida de humedad de la superficie edáfica por evaporación, también hay pérdida de agua por transpiración de las plántulas.

La disponibilidad de agua en el suelo está sujeta a los ingresos (riego o lluvias), de la capacidad de almacenamiento del suelo que está relacionado con la materia orgánica, la densidad y profundidad de las raíces de las plantas. Asimismo, en las zonas áridas, la resistencia a la sequía depende de la capacidad de una planta para regular su estado hídrico a medida que el potencial hídrico del suelo disminuye, lo cual se considera una adaptación al déficit hídrico durante el periodo de estrés (Ortiz *et al.*, 2003). Los resultados indicaron que, según la clasificación de niveles de potencial hídrico de Hsiao (1973), el tratamiento C30SN70 registra estrés leve, los tratamientos C70SN30, C50SN50, L30SN70 y L70SN30 presentaron estrés moderado, y los tratamientos L50SN50, C100, L100 y SN100 registraron estrés severo. Con respecto a lo anterior, se sabe que el déficit hídrico no sólo ocurre cuando hay poca disponibilidad de agua en el ambiente, sino también por bajas temperaturas y por una elevada salinidad del suelo (Moreno, 2009), y como se ha explicado en puntos anteriores los tratamientos que registraron estrés severo poseen niveles altos de conductividad eléctrica, lo cual puede que el potencial hídrico de las plántulas fuera más negativos. No obstante, los cactus han desarrollado adaptaciones y estrategias que les permiten

sobrevivir en estas condiciones limitantes, Nilsen y Orcutt (2000) mencionan que las plantas xerofitas están adaptadas a ambientes áridos y pueden tolerar potenciales hídricos más negativos de -4 MPa, lo cual coincide con nuestros resultados de potencial hídrico y de supervivencia de cada tratamiento. Asimismo, el potencial osmótico también se vio más afectado en los tratamientos de C100, L100 y SN100, lo cual nos indica que los tallos bajo estos tratamientos presentan células deshidratadas debido a la baja concentración de malato en las vacuolas (Azcón-Bieto y Talón, 2013; Delgado-Sánchez *et al.*, 2017). No obstante, las cactáceas tienen la capacidad de ajustarse osmóticamente para tolerar los ambientes secos (Goldstein *et al.*, 1991; Delgado-Sánchez *et al.*, 2013), y ello se puede cotejar en el presente estudio en donde valores medidos de potencial osmótico más bajos no pasan de < -1.2 MPa a pesar de que durante la fase de establecimiento se regaba cada 10 días.

El potencial de presión o denominado potencial de turgencia, que sucede cuando el volumen vacuolar aumenta y ejerce presión sobre las paredes (Salisbury y Ross, 1992), sugiere que los tratamientos de L100, SN100, L50SN50 y C100 tienen paredes celulares menos rígidas, es decir más delgadas, lo que estaría relacionado a los altos contenidos de C.E. en los tratamientos puros que provoca deshidratación en las células (Nobel, 2006; Schuch y Kelly, 2008). Además, el tratamiento control que no posee sustrato orgánico también se vio afectado con la pérdida de turgencia debido a la rápida volatilización del agua de riego.

Por otro lado, el estrés por déficit hídrico también puede producir la fotooxidación y degradación de pigmentos fotosintéticos, como la clorofila (Flexas y Medrano, 2002; Anjum *et al.*, 2011). En los resultados de clorofila a, b y total no se observaron diferencias significativas entre los cardones de cada tratamiento; sin embargo, se observa una tendencia a favorecer los tratamientos con abono orgánico. En estudios donde se ha utilizado abonos orgánicos se ha visto que el contenido de clorofila aumentó, lo cual está relacionado directamente con el buen estado nutricional (Degli-Esposti *et al.*, 2011; Flores *et al.*, 2022), mientras que en sustratos donde el contenido de sal es alto, disminuye la presencia de pigmentos fotosintéticos debido a la inhibición de enzimas específicas responsables de la síntesis de clorofila (Franco-Salazar y Véliz, 2008; Naseer *et al.*, 2022). Sobre lo mismo Meléndez *et al.* (2006) y Trujillo *et al.* (2010) mencionan que el contenido

de clorofila disminuye en suelos con bajos gradientes de humedad y aumenta en suelos con altos gradientes de humedad. En estudios realizados en el género *Opuntia*, también se ha visto que los cactus bajo estrés hídrico severo contienen bajos niveles de clorofila (Aguilar-Becerril y Peña-Valdivia, 2006; Bacarrillo-López *et al.*, 2021).

8.2.3.3 Caracteres anatómicos durante la etapa de establecimiento de plántulas en condiciones controladas

Hasta el momento, la influencia de los abonos orgánicos en las características anatómicas de las plantas ha sido poco estudiada. Sin embargo, en párrafos previos se ha demostrado que la aplicación de abonos orgánicos mejora significativamente la estructura del suelo, aumentando su capacidad de retención de agua y la disponibilidad de nutrientes esenciales para las plantas (Risse y Faucette, 2009; Pandey y Singh, 2019). Estas mejoras en el ambiente edáfico pueden influir directamente en el desarrollo del sistema vascular de las plantas, que es clave para el transporte eficiente de agua y nutrientes.

El tamaño de los vasos (diámetro) y su densidad son factores determinantes en el desempeño del xilema, el tejido responsable del transporte de agua (Tyree y Zimmermann, 2002). En los experimentos, se observó que el tratamiento SN100, el cual carece de materia orgánica, presentó un sistema vascular con vasos más grandes y en mayor cantidad en comparación con otros tratamientos. Esto puede explicarse por el hecho de que las plantas que crecen en ambientes con escasa materia orgánica enfrentan una disponibilidad limitada de nutrientes esenciales como nitrógeno, fósforo y potasio (Granados *et al.*, 2013). Este tipo de estrés puede inducir respuestas adaptativas en las plántulas, promoviendo un mayor desarrollo del sistema vascular en el tallo y la raíz como estrategia para maximizar la absorción y transporte de recursos limitados desde el suelo (Nikpour-Rashidabad *et al.* 2019).

La relación entre el diámetro de los vasos y la conductividad hidráulica relativa es crucial: la capacidad de transporte de agua aumenta exponencialmente con el diámetro, siguiendo una relación matemática de cuarta potencia (Robert *et al.*, 2017). Esto significa que un vaso más ancho puede transportar mucha más agua que varios vasos pequeños combinados. Además, un mayor

número de vasos incrementa la eficiencia en la captación de agua, especialmente si el sistema radicular también se desarrolla más para explorar un mayor volumen de suelo (Li *et al.*, 2022), lo cual coincide con los hallazgos, donde observamos que el tratamiento SN100 desarrolló raíces más largas que los demás, lo que refuerza esta estrategia adaptativa. Sin embargo, esta eficiencia hidráulica tiene un costo. Estudios previos han señalado que los vasos más anchos, aunque facilitan un transporte más eficiente de agua, también incrementan el riesgo de embolia (Castro *et al.*, 2007). Este fenómeno, causado por la formación de burbujas de aire que bloquean el flujo de agua, es particularmente común durante situaciones de estrés hídrico, como sequías o fluctuaciones rápidas en la disponibilidad de agua (Cochard *et al.*, 1990 y Choat *et al.*, 2012).

Por otro lado, tratamientos como C70SN30 y L30SN70, que mostraron vasos más pequeños y menor conductividad hidráulica relativa, resultaron ser más resistentes a la vulnerabilidad hidráulica. Este patrón refleja un claro trueque (*trade-off*) entre eficiencia hidráulica y seguridad, donde algunas plántulas priorizan un transporte rápido de agua (alta conductividad hidráulica) para favorecer el crecimiento, pero a costa de una mayor vulnerabilidad a la embolia (Tyree y Zimmermann, 2002). En contraste, otras plántulas priorizan la seguridad hidráulica, siendo menos vulnerables a fallos en el transporte de agua, pero sacrificando la velocidad del transporte. Este compromiso funcional evidencia que el tamaño y la densidad de los vasos son rasgos anatómicos críticos que reflejan las estrategias adaptativas de las plantas bajo diferentes condiciones ambientales.

Aunque los estudios específicos sobre la relación directa entre los abonos orgánicos y las características estomáticas son limitados, se ha observado que la microbiota del suelo puede influir en aspectos químicos, anatómicos y morfológicos en la zona radicular (Chauhan *et al.*, 2023). Además, el tamaño y la densidad de los estomas en las plantas pueden variar según factores ambientales como la intensidad de la luz, la disponibilidad de agua y la temperatura (Hetherington y Woodward, 2003; Rampe *et al.*, 2019).

En nuestros experimentos, los tratamientos C50SN50 y C30SN70 mostraron estomas de mayor tamaño, mientras que los tratamientos C50SN50, L30SN70 y L70SN30 presentaron un índice y

densidad estomática superiores en comparación con el resto. Esto sugiere que los abonos orgánicos, al mejorar la capacidad del suelo para retener agua y proporcionar un suministro hídrico constante, permiten que las plántulas mantengan los estomas abiertos por más tiempo sin riesgo de deshidratación. Esta condición podría favorecer el desarrollo de estomas más grandes y una mayor densidad estomática, lo que optimiza el intercambio gaseoso y, potencialmente, la eficiencia fotosintética.

9. CONCLUSIONES

- La disponibilidad de luz y la aplicación de abonos orgánicos son factores clave para la emergencia y establecimiento de plántulas en distintas condiciones ambientales.
- En condiciones naturales, la precipitación influye significativamente en la supervivencia de las plántulas.
- En ambientes controlados, niveles moderados de sombra generan un microclima favorable que promueve el establecimiento, plántulas con tallos altos y turgentes, espinas cortas y mayores potenciales hídricos.
- Anatómicamente, los niveles moderados de sombra reducen el diámetro y número de vasos del xilema, lo que disminuye el riesgo de embolias y favorece la seguridad vascular.
- Las plántulas con exposición directa a la luz solar experimentaron mayor estrés hídrico debido a la alta radiación solar.
- Los tratamientos con abonos orgánicos con proporciones de 30, 50 y 70% influyeron en las variables morfométricas del tallo, mostrando mayores diferencias en su crecimiento, y afectaron favorablemente las variables fisiológicas, como la retención de humedad y el potencial hídrico.
- Proporciones de 30 y 50% de abonos orgánicos incrementaron la emergencia de plántulas, mientras que proporciones puras afectaron negativamente por alta conductividad eléctrica y contenido de potasio.
- Los suelos enriquecidos con abonos orgánicos promovieron vasos de menor diámetro, reduciendo el riesgo de cavitación y mejorando la resistencia al estrés hídrico.
- En suelos sin abonos, las plántulas desarrollaron vasos más grandes, priorizando la absorción y transporte de recursos en condiciones de baja disponibilidad de nutrientes.

10. BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Ackerly, D. (2004). Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, 74: 25–44. doi:10.1890/03-4022.
- Acuña-Rodríguez, I.S., Cavieres, L.A., y Gianoli, E. (2006). Nurse effect in seedling establishment: facilitation and tolerance to damage in the Andes of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 79(3): 329–336. doi:10.4067/S0716-078X2006000300005.
- Aguilar-Becerril, G. y Peña-Valdivia, C.B. (2006). Alteraciones fisiológicas provocadas por sequía en nopal (*Opuntia ficus-indica*). *Revista Fitotecnia Mexicana*, 29(3): 231. doi:10.35196/rfm.2006.3.231.
- Alejandro, M.Y. (2014). Respuesta fotosintética de *Coffea arabica* L. a diferentes niveles de luz y disponibilidad hídrica. *Acta Agronómica*, 63: 128–135
- Alemán-Sancheschúlz, G., Solano, E. y López-Portillo, J. (2019). La arquitectura hidráulica de las plantas vasculares terrestres, una revisión. *Madera y Bosques*, 25(3): 1-17. doi:10.21829/myb.9019.2531828.
- Andrade, J.L., Rengifo, E., Ricalde, M.F., Sima, J.L., Cervera, J.C. y Vargas-Soto, G. (2006). Microambientes de luz, crecimiento y fotosíntesis de la pitahaya (*Hylocereus undatus*) en un agrosistema de Yucatán, México. *Agrociencia*, 40: 687–697.
- Anjum, S.A., Wang, L., Farooq, M., Khan, I. y Xue, L. (2011). Methyl jasmonate-induced alteration in lipid peroxidation, antioxidative defence system and yield in soybean under drought. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 197(4): 296–301. doi:10.1111/J.1439-037X.2011.00468.X.
- Aragón, L. y Lasso, E. (2018). How do young cacti (seeds and seedlings) from tropical xeric environments cope with extended drought periods? *Journal of Arid Environments*, 154: 1–7. doi:10.1016/j.jaridenv.2018.03.009.
- Argentel, L., González, L.M., Ávila, C. y Aguilera, R. (2006). Comportamiento del contenido relativo de agua y la concentración de pigmentos fotosintéticos de variedades de trigo cultivadas en condiciones de salinidad. *Cultivos Tropicales*, 27(3): 49–53.
- Arias Montes, S. (1997). Cacti: Wonder of the Americas. *Voices of Mexico*, (41): 127–132
- Arias, S. y Aquino, D. (2019). *Cactaceae I*. 1ª ed. Instituto de Ecología, A.C., Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Azcón-Bieto, J. y Talón, M. (2008). *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. 2ª ed. McGraw-Hill Interamericana, Madrid, España.
- Bacarrillo-López, R., Pedroza-Sandoval, A., Antonio, M., Ibarra, I., Flores-Hernández, A. y Macías-Rodríguez, F.J. (2021). Productividad de forraje de variedades de nopal (*Opuntia spp.*) bajo diferentes regímenes de humedad del suelo. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 8(3). doi:10.19136/ERA.A8N3.2878.
- Bacilio, M., Vazquez, P. y Bashan, Y. (2011). Water versus spacing: A possible growth preference among young individuals of the giant carbon cactus of the Baja California Peninsula. *Environmental and Experimental Botany*, 70(1): 29–36. doi: 10.1016/J.ENVEXPBOT.2010.06.004.
- Barrios, D., Sánchez, J.A., Flores, J. y Jurado, E. (2020). Seed traits and germination in the Cactaceae family: A review across Americas. *Botanical Sciences*, 98(3): 417–440. doi:10.17129/BOTSCI.2501.
- Barthlott, W. y Hunt, D. (2000). *Seed diversity in the Cactaceae subfamily Cactoideae*. 1ª ed. DH Books, Milborne Port, UK.

- Bashan, Y. (2000). A proposal for conservation of exemplary stands of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei* [S. Wats] Britt. & Rose) in Baja California Sur, Mexico on JSTOR. *Natural Areas Journal*, 20(2): 197–200. doi:10.2307/43911905.
- Bashan, Y. y de-Bashan, L.E. (2010). Microbial populations of arid lands and their potential for restoration of deserts. En: Dion, P. (ed.). *Soil Biology and Agriculture in the Tropics*. 1ª ed. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 109–137. doi:10.1007/978-3-642-05076-3_6.
- Bashan, Y., Salazar, B., Puente, M.E., Bacilio, M. y Linderman, R. (2009). Enhanced establishment and growth of giant cardon cactus in an eroded field in the Sonoran Desert using native legume trees as nurse plants aided by plant growth-promoting microorganisms and compost. *Biology and Fertility of Soils*, 45(6): 585–594. doi:10.1007/S00374-009-0367-X.
- Baskin, C.C. y Baskin, J.M. (1998). *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. 1ª ed. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Becker, B. (2007). Function and evolution of the vacuolar compartment in green algae and land plants (*Viridiplantae*). *International Review of Cytology*, 264: 1–24
- Benavides Mendoza, A. (1998). *El azufre en las plantas*. 1ª ed. Saltillo, México.
- Bewley, J.D. y Black, M. (1994). Dormancy and the control of germination. En: *Seeds: Physiology of Development and Germination*. 2ª ed. Springer, Boston, USA.
- Berlin, G.P. y Mikshe, J.P. (1976). *Botanical Microtechnique and Cytochemistry*. 3ª ed. The Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA.
- Bilbro, J. D. y Wanjura, D. F. (1982). Soil crusts and cotton emergence relationships. *Transactions of the ASAE*, 25: 1484–1487. doi: 10.13031/2013.33750.
- Bispo Nascimento, J.P., Meiado Vinicius, M. y Siqueira-Filho, J.A. (2018). Seed germination of three endangered subspecies of *Discocactus* Pfeiff. (Cactaceae) in response to environmental factors. *Journal of Seed Science*, 40(3): 253–262. doi:10.1590/2317-1545V40N3183036.
- Blázquez, M.C. y Rodríguez -Estrella, R. (2001). Winter refuge characteristics of Spiny-tailed iguanas, *Ctenosaura hemilopha*, in Baja California Sur, Mexico. *Journal of arid environments*, 49(3): 593–599.
- Blázquez, M.C. y Rodríguez-Estrella, R. (2007). Microhabitat selection in diet and trophic ecology of a spiny-tailed Iguana *Ctenosaura hemilopha*. *Biotropica*, 39(4): 496–501. doi:10.1111/j.1744-7429.2007.00294.x.
- Borin, S., Ventura, S., Tambone, F., Mapelli, F., Schubotz, F., Brusetti, L., Scaglia, B., D'Acqui, L.P., Solheim, B., Turicchia, S., Marasco, R., Hinrichs, K.-U., Baldi, F., Adani, F., y Daffonchio, D. (2010). Rock weathering creates oases of life in a High Arctic desert. *Environmental Microbiology*, 12(3): 681–696. doi:10.1111/j.1462-2920.2009.02059.x.
- Bravo-Hollis, H. (1978). *Las cactáceas de México*. 2ª ed. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Ciudad de México, México.
- Bravo-Hollis, H. y Scheinvar, L. (1995). *El interesante mundo de las cactáceas*. 1ª ed. Fondo de Cultura Económica, Ciudad de México, México.
- Bregman, R. y Bouman, F. (1983). Seed germination in Cactaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 86: 357–374. doi:10.1111/j.1095-8339.1983.tb00977.x.
- Bullock, S.H., Martijena, N.E., Webb, R.H. y Turner, R.M. (2005). Twentieth century demographic changes in cirio and cardón in Baja California, México. *Journal of Biogeography*, 32(1): 127–143. doi:10.1111/J.1365-2699.2004.01152.X.

- Cabral, T., Quezada, I.M. y Saldaña, A. (2016). Variación en atributos anatómicos asociados a la conducción y almacenamiento de agua, en tres poblaciones de *Maihuenia poeppigii* (Otto ex Pfeiff.) K. Schum. (Cactaceae) en un gradiente altitudinal. *Gayana Botánica*, 73(1): 9–18.
- Cabrera-Rivera, P.C. (2013). *Evaluación del cactus (Acahocereus spp., Cactácea) con tres abonos orgánicos en Huhuetenango*. Tesis Doctoral Universidad. Rafael Landívar. Facultad de Ciencias Ambientales, Guatemala.
- Callaway, R.M. (1995). Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61(4): 306–349. doi:10.1007/BF02912621.
- Cares, R.A., Muñoz, P.A., Medel, R. y Botto-Mahan, C. (2013). Factors affecting cactus recruitment in semiarid Chile: A role for nurse effects? *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 208(5–6): 330–335. doi: 10.1016/J.FLORA.2013.04.005.
- Carlquist, S. (1977). Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany*, 64: 887–896. doi: 10.1002/j.1537-2197.1977.tb11932.x.
- Carrillo-García, Á., Bashan, Y., Díaz Rivera, E., y Bethlenfalvay, G.J. (2000). Effects of resource-island soils, competition, and inoculation with *Azospirillum* on survival and growth of *Pachycereus pringlei*, the giant cactus of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology*, 8(1): 65–73. doi:10.1046/j.1526-100x.2000.80009.x.
- Castrezana, S. y Markow, T. (2001). Arthropod diversity in necrotic tissue of three species of columnar cacti (Cactaceae). *The Canadian Entomologist*, 133(3): 301–309.
- Castro, M., Fassio, C., Darrouy, N. y Reyes, S. (2007). Caracterización histológica de vasos xilemáticos a nivel de tallo y vulnerabilidad a la cavitación en portainjertos de palto (*Persea americana* Mill) y la variedad Hass en plantas de vivero. En: *Proceedings VI World Avocado Congress (Actas VI Congreso Mundial del Aguacate)*, Viña del Mar, Chile, 12–16 de noviembre de 2007. ISBN: 978-956-17-0413-8.
- Cavieres, L.A. y Badano, E.I. (2009). Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *Journal of Ecology*, 97(6): 1181–1191. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01579.x.
- Celaya-Michel, H. y Castellanos-Villegas, A.E. (2011). Mineralización de nitrógeno en el suelo de zonas áridas y semiáridas. *Terra Latinoamericana*, 29(3): 343–356.
- Cervera-Mata, A., Navarro-Alarcón, M., Delgado, G., Pastoriza, S., Montilla-Gómez, J., Llopis, J., Sánchez-González, C. y Rufián-Henares, J.Á. (2019). Spent coffee grounds improve the nutritional value in elements of lettuce (*Lactuca sativa* L.) and are an ecological alternative to inorganic fertilizers. *Food Chemistry*, 282: 1–8. doi: 10.1016/J.FOODCHEM.2018.12.101.
- Chauhan, P., Sharma, N., Tapwal, A., Kumar, A., Verma, G.S., Meena, M., Seth, C.S. y Swapnil, P. (2023). Soil microbiome: Diversity, benefits and interactions with plants. *Sustainability*, 15: 14643. doi: <https://doi.org/10.3390/su151914643>.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P. y Pereira, J.S. (2003). Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. *Functional plant biology: FPB*, 30(3): 239–264. doi:10.1071/FP02076.
- Chávez-Ambríz, L.A., Hernández-Morales, A., Cabrera-Luna, J.A., Luna-Martínez, L., y Pacheco-Aguilar, J.R. (2016). Aislados de *Bacillus* provenientes de la rizósfera de cactus incrementan la germinación y la floración en *Mammillaria* spp. (Cactaceae). *Revista Argentina de Microbiología*, 48(4): 276–283. doi: 10.1016/j.ram.2016.09.001.
- Chiquoine, L.P., Greenwood, J.L., Abella, S.R. y Weigand, J.F. (2022). Nurse rocks as a minimum-input restoration technique for the cactus *Opuntia basilaris*. *Ecological Restoration*, 40(1): 53–63. doi:10.3368/ER.40.1.53.

- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T., et al. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491: 752–755. doi: <https://doi.org/10.1038/nature11688>.
- Choat, B., Medek, D.E., Stuart, S.A., Pasquet-Kok, J., Egerton, J.J.G., Salari, H., Sack, L. y Ball, M.C. (2011). Xylem traits mediate a trade-off between resistance to freeze-thaw-induced embolism and photosynthetic capacity in overwintering evergreens. *New Phytologist*, 191(4): 996–1005. doi:10.1111/j.1469-8137.2011.03772.x
- Cochard, H. y Tyree, M.T. (1990). Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiology*, 6(4): 393–407. doi: <https://doi.org/10.1093/treephys/6.4.393>.
- Cody, M.L. (1993). Do cholla cacti (*Opuntia* spp., subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave desert? *Journal of Arid Environments*, 24(2): 139–154. doi:10.1006/jare.1993.1013.
- Cortes-Figueira, J.E., Vasconcellos-Nieto, J., Alice Garcia, M. y Teixeira de Souza, A.L. (1994). Saurocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Biotropica*, 26: 295–301.
- Cuevas, J.G., Silva, S.I., León-Lobos, P., y Ginocchio, R. (2013). Nurse effect and herbivory exclusion facilitate plant colonization in abandoned mine tailings storage facilities in north-central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 86(1): 63–74. doi:10.4067/S0716-078X2013000100006.
- D'Ambrogio de Argüeso, A. (1986). *Manual de técnicas en histología vegetal*. 1ª ed. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires, Argentina.
- Dalmas, N.J. y San Filippo, J.G. (2014). El contenido relativo de agua indicador foliar en trigo para selección de genotipos y el manejo del cultivo. *Semiárida*, 24(2): 1–16.
- Davis, S.D., Sperry, J.S. y Hacke, U.G. (1999). The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *American Journal of Botany*, 86(10): 1367–1372.
- Degli-Esposti, M.D., Lopes De Siqueira, D., Gomes Pereira, P.R., Alvarez Venegas, V.H., Chamhum Salomão, L.C. y Machado Filho, J.A. (2011). Assessment of nitrogenized nutrition of citrus rootstocks using chlorophyll concentrations in the leaf. *Journal of Plant Nutrition*, 26(6): 1287–1299. doi:10.1081/PLN-120020371.
- Deguchi, S., Kawamoto, H., Tanaka, O., Fushimi, A. y Uozumi, S. (2010). Compost application increases the soil temperature on bare Andosol in a cool climate region. *Soil Science and Plant Nutrition*, 55(6): 778–782. doi:10.1111/J.1747-0765.2009.00420.X.
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F.T., Reich, P.B., Jeffries, T.C., Gaitan, J.J., Encinar, D., Berdugo, M., Campbell, C.D. y Singh, B.K. (2016). Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, 7: 10541. doi:10.1038/ncomms10541.
- Delgado-Fernández, M., Escobar Flores, J.G. y Franklin, K. (2017). El cardón gigante (*Pachycereus pringlei*) y sus interacciones con la fauna en la península de Baja California, México. *Acta Universitaria*, 27(5): 11–18. doi:10.15174/AU.2017.1274.
- Delgado-Sánchez, P., Yáñez-Espinosa, L., Jiménez-Bremont, J.F., Chapa-Vargas, L. y Flores, J. (2013). Ecophysiological and anatomical mechanisms behind the nurse effect: Which are more important? A multivariate approach for cactus seedlings. *PLOS ONE*, 8(11): e81513. doi:10.1371/JOURNAL.PONE.0081513.
- Díez, J.J., García, M.E., Menéndez, Y. y Gil, L.A. (1995). Relaciones hídricas en olmo y su posible implicación en la resistencia a *Ophiostoma novo-ulmi*. En: Memorias del IV Congreso Luso-Español de Fisiología Vegetal. *Sociedad Española de Fisiología Vegetal*, Estoril, Portugal, pp. 65.
- Doan, T.T., Henry-Des-Tureaux, T., Rumpel, C., Janeau, J.L. y Jouquet, P. (2015). Impact of compost, vermicompost and biochar on soil fertility, maize yield and soil erosion in Northern Vietnam: A

- three year mesocosm experiment. *Science of the Total Environment*, 514: 147–154. doi: 10.1016/J.SCITOTENV.2015.02.005.
- Doheny-Adams, T., Hunt, L., Franks, P.J., Beerling, D.J. y Gray, J.E. (2012). Genetic manipulation of stomatal density influences stomatal size, plant growth, and tolerance to restricted water supply across a growth carbon dioxide gradient. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1588): 547–555. doi:10.1098/rstb.2011.0272.
- Domínguez, J. (2004). State of the art and new perspectives on vermicomposting research. En: *Earthworm Ecology*. 2ª ed. CRC Press, Boca Raton, USA.
- Drezner, T.D. (2006). Plant facilitation in extreme environments: The non-random distribution of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*) under their nurse associates and the relationship to nurse architecture. *Journal of Arid Environments*, 65(1): 46–61. doi: 10.1016/J.JARIDENV.2005.06.027.
- Drezner, T.D. (2011). Cactus surface temperatures are impacted by seasonality, spines, and height on plant. *Environmental and Experimental Botany*, 74: 17–21. doi:10.1016/j.envexpbot.2011.04.006
- Drezner, T.D. y Garrity, C.M. (2003). Saguaro distribution under nurse plants in Arizona's Sonoran Desert: Directional and microclimate influences. 55(4): 505–512. doi:10.1111/0033-0124.5504008.
- Dubrovsky, J.G. (1998). Discontinuous hydration as a facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 125: 33–39. doi:10.2307/2997229
- Dumroese, R.K., Jacobs, D.F. y Wilkinson, K.M. (2012). Fases de cultivo: Establecimiento y crecimiento rápido. En: *Producción de plantas en viveros forestales*. L. Contardi y H. Gonda (eds.). 1ª ed. Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico, Comodoro Rivadavia, Argentina.
- Eggli, U. (1984). Stomatal types of Cactaceae. *Plant Systematics and Evolution*, 146: 197–214.
- Endo, T., Yamamoto, S., Honna, T., Takashima, M., Limura, K., López, R. y Benson, M. (2000). Behaviour and distribution of salts under irrigated agriculture in the middle of Baja California, México. *Japanese Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 71: 18–26.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T. y Vilchis-Anaya, E. (2002). Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation*, 103(3): 349–359. doi:10.1016/S0006-3207(01)00146-X.
- Felker, P. y Clark, P.R. (1981). Nodulation and nitrogen fixation (Acetylene reduction) in desert ironwood (*Olneya tesota*). *Oecologia*, 48(2): 292–293. doi:10.1007/BF00347980.
- Fenner, M. y Thompson, K. (2005). Seedling establishment. In: *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 136-162. doi:10.1017/cbo9780511614101.009.
- Fernández-Gómez, M.J., Nogales, R., Insam, H., Romero, E. y Goberna, M. (2011). Role of vermicompost chemical composition, microbial functional diversity, and fungal community structure in their microbial respiratory response to three pesticides. *Bioresource Technology*, 102(20): 9638–9645. doi: 10.1016/J.BIORTECH.2011.07.113.
- Flexas, J. y Medrano, H. (2002). Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: Stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 89(2): 183–189. doi:10.1093/aob/mcf027.
- Flores Carrera, L.S., Pérez López, D. de J., Sangerman-Jarquín, D.M., Rubí Arriaga, M., González Huerta, A. y Ramírez Dávila, J.F. (2022). Densidad de población y fertilización orgánica en habas del centro mexicano. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 13(2): 317–330. doi:10.29312/remexca.v13i2.3131.

- Flores, J. y Jurado, E. (2003). Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science*, 14(6): 911–916. doi:10.1111/J.1654-1103.2003.TB02225.X.
- Flores, J., Briones, O., Flores, A. y Sánchez-Colón, S. (2004). Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments*, 58: 1–18. doi:10.1016/s0140-1963(03)00127-7.
- Franco-Salazar, V.A. y Véliz, J.A. (2008). Efectos de la salinidad sobre el crecimiento, acidez titulable y concentración de clorofila en *Opuntia Ficus-Indica* (L) mill. *SABER. Revista Multidisciplinaria del Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente*, 20(1): 12–17.
- Frazer, G., Canham, C. y Lertzman, K. (1999). *Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs. Users manual and program documentation*. 1ª ed. Simon Fraser University, Burnaby, Canada.
- García, E. (1973). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen: para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. 1ª ed. Instituto de Geografía, UNAM, Ciudad de México, México.
- García-Cervigón, A.I., García-López, M.A., Pistón, N., Pugnaire, F.I. y Olano, J.M. (2021). Co-ordination between xylem anatomy, plant architecture and leaf functional traits in response to abiotic and biotic drivers in a nurse cushion plant. *Annals of Botany*, 127(7): 919–929. doi:10.1093/aob/mcab036.
- Garza-Torres, R., Troyo-Diéguez, E., Nieto-Garibay, A., Lucero-Vega, G., Magallón-Barajas, F.J., García-Galindo, E., Fimbres-Acedo, Y. y Murillo-Amador, B. (2020). Environmental and management considerations for adopting the halophyte *Salicornia bigelovii* Torr. as a sustainable seawater-irrigated crop. *Sustainability*, 12(2): 707. doi:10.3390/SU12020707.
- Gelmond, H. (1978). Seed germination. En: *Problems in crop physiology*. V.S. Gupta (ed.). 1ª ed. New Delhi, India, pp. 1-78.
- Gibson, A.C. (1998). Photosynthetic organs of desert plants: Structural designs of nonsucculent desert plants cast doubt on the popular view that saving water is the key strategy. *Bioscience*, 48: 911–920. doi:10.2307/1313295
- Godínez-Alvarez, H. y Valiente-Banuet, A. (1998). Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments*, 39(1): 21–31. doi:10.1006/JARE.1998.0376.
- Goettsch, B., Hilton-Taylor, C., Cruz-Piñón, G., Duffy, J. P., Frances, A., Hernández, H. M., Inger, R., Pollock, C., Schipper, J., Superina, M., Taylor, N. P. y Tognelli, M. F. (2015). High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants*, 1(10): 15142. doi:10.1038/nplants.2015.142.
- Goldstein, G., Ortega, J. K., Nerd, A., & Nobel, P. S. (1991). Diel patterns of water potential components for the crassulacean acid metabolism plant *Opuntia ficus-indica* when well-watered or droughted. *Plant Physiology*, 95(1), 274-280.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Castro, J. y Hódar, J.A. (2008). Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? *Journal of Vegetation Science*, 19(2): 161–172. doi:10.3170/2008-8-18347.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J. y Baraza, E. (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecology*, 85(4): 895–902. Doi:10.1890/03-5084.

- González Rebollar, J.L. y Chueca Sancho, A. (2010). C4 y CAM: características generales y uso en programas de desarrollo de tierras áridas y semiáridas. En: *Homenaje al doctor Julio López Gorgé*. 1ª ed. Editorial CSIC-CSIC Press, Madrid, España.
- Gonzalez-Cortés, A., Reyes-Valdés, H.M., Robledo-Torres, V., Villarreal-Quintanilla, J.A. y Ramírez-Godina, F. (2018). Pre-germination treatments in four prickly pear cactus (*Opuntia* sp.) species from Northeastern Mexico. *Australian Journal of Crop Science*, 12(10): 1676–1684.
- Gonzalez-Medrano, F. (2012). *Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación*. 1ª ed. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Ciudad de México, México.
- González-Zertuche, L., Orozco-Segovia, A. y Yanes, C.V. (1999). El ambiente de la semilla en el suelo: su efecto en la germinación y en la sobrevivencia de la plántula. *Botanical Sciences*, 65: 73–81. doi:10.17129/botsci.1597.
- Granados, D., López, F. y Gama, L. (1998). Adaptaciones y estrategias de las plantas de zonas áridas. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del ambiente*, 4(1): 169–178.
- Granados-Sánchez, D., Hernández-García, M.Á., Vázquez-Alarcón, A. y Ruíz-Puga, P. (2013). Los procesos de desertificación y las regiones áridas. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 19(1): 97–112. doi:10.5154/r.rchscfa.2011.10.077.
- Guerrero, P.C., Majure, L.C., Cornejo-Romero, A. y Hernández-Hernández, T. (2019). Phylogenetic relationships and evolutionary trends in the cactus family. *Journal of Heredity*, 110(1): 4–21. doi:10.1093/JHERED/ESY064.
- Gutiérrez, J.R. y Squeo, F.A. (2004). Importancia de los arbustos en los ecosistemas semiáridos de Chile. *Ecosistemas*, 13(1): 36–45.
- Guzmán, U., Arias, S. y Dávila, P. (2003). *Catálogo de cactáceas mexicanas*. 1ª ed. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Ciudad de México, México.
- Hadas, A. y Rosenberg, R. (1992). Guano as a nitrogen source for fertigation in organic farming. *Fertilizer Research*, 31(2): 209–214. doi:10.1007/BF01063294.
- Hagin, J. y Tucker, B. (1982). Special fertilization practices and multinutrient fertilizers. In: *Fertilization of dryland and irrigated soils*. 1th ed. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 141–165.
- Hardgrove, S.J. y Livesley, S.J. (2016). Applying spent coffee grounds directly to urban agriculture soils greatly reduces plant growth. *Urban Forestry & Urban Greening*, 18: 1–8. doi: 10.1016/J.UFUG.2016.02.015.
- Hartl, W. y Erhart, E. (2005). Crop nitrogen recovery and soil nitrogen dynamics in a 10-year field experiment with biowaste compost. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 168(6): 781–788. doi:10.1002/JPLN.200521702.
- Hernández, M., Terrazas, T., Delgado Alvarado, A. y Luna Cavazos, M. (2007). Los estomas de *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console (Cactaceae): variación en su área de distribución. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 30(3): 235–240. doi:10.35196/rfm.2007.3.235.
- Hernández-Fuentes, C., Bravo, L.A. y Cavieres, L.A. (2015). Conductancia hidráulica foliar y vulnerabilidad a la cavitación disminuyen con la altitud en *Phacelia secunda* J.F. Gmel. (Boraginaceae). *Gayana Botánica*, 72(1): 84–94. doi:10.4067/S0717-66432015000100011.
- Hernández-Ledesma, P. y Cruz-Esteban, S. (2021). Las pequeñas cactáceas: ¿camuflaje o simple coincidencia? *Elementos*, 124: 71–76.
- Hernández-Ledesma, P., Berendsohn, W.G., Borsch, T., von Mering, S., Akhani, H., Arias, S., Castañeda-Noa, I., Egli, U., Eriksson, R., Flores-Olvera, H., Fuentes-Bazán, S., Kadereit, G., Klak, C., Korotkova, N., Liede-Schumann, S., Meve, U., Muñoz-Centeno, L.M., Ochoterena, H., Oxelman, B., Rabeler,

- R.K., Sanchez, A., Schlumpberger, B.O., Uotila, P., y Zarre, S. (2015). A taxonomic backbone for the global synthesis of species diversity in the angiosperm order Caryophyllales. *Willdenowia*, 45(3): 281–383. doi:10.3372/WI.45.45301.
- Hetherington, A. M., y Woodward, F. I. (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424(6951): 901–908. doi:10.1038/nature01843.
- Hsiao, T.C. (1973). Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, 24: 519–570.
- INEGI. (2016). Carta de Uso de Suelo y Vegetación 1:250000. Hoja La Paz. Secretaría de Programación y Presupuesto, Dirección General de Geografía del Territorio Nacional, México. Disponible en: https://www.inegi.org.mx/contenidos/temas/mapas/usuarios/metadatos/guia_interusuarios.pdf [consulta: 16 de septiembre 2023].
- INEGI. (2020). *Anuario estadístico y geográfico por entidad federativa*. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Disponible en: <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=889463901846> [consulta: 25 de octubre 2023].
- Jack, A. y Thies, J. (2006). Compost and vermicompost as amendments promoting soil health. En: *Biological Approaches to Sustainable Soil Systems*. doi:10.1201/9781420017113.ch31.
- Jackson, M.L. (1976). Soil Chemical Analysis. 1ª ed. Prentice-Hall of India Pvt. Ltd., Nueva Delhi, India.
- Jat, R.K., Muralia, R.N. y Kumar, A. (1991). Physiology of drought tolerance in wheat. II. Water potential and its components. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 167: 73–80
- Johansen, D.A. (1940). *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill, New York, USA, y London, UK.
- Jordan, P.W. y Nobel, P.S. (1981). Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology*, 62(4): 901–906. doi:10.2307/1936987.
- Julca-Otiniano, A., Meneses-Florián, L., Blas-Sevillano, R. y Bello-Amez, S. (2006). La materia orgánica, importancia y experiencia de su uso en la agricultura. *Idesia (Chile)*, 24(1): 49–61. doi:10.4067/S0718-34292006000100009.
- Kadir, A.A., Jamaludin, S.N. y Azhari, N.W. (2016). An overview of composting based on variable feedstock material. *MATEC Web of Conferences*, 47: 05016. doi:10.1051/MATECCONF/20164705016.
- Kaplan, E.L. y Meier, P. (1958). Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association*, 53(282): 457–481. doi:10.2307/2281868.
- Keller, T. y Håkansson, I. (2010). Estimation of reference bulk density from soil particle size distribution and soil organic matter content. *Geoderma*, 154(3–4): 398–406. doi: 10.1016/J.GEODERMA.2009.11.013.
- Kidron, G.J. (2008). The effect of shrub canopy upon surface temperatures and evaporation in the Negev Desert. *Earth Surface Processes and Landforms*, 33(9): 1329–1340. doi: 10.1002/esp.1706.
- Kirschner, G.K., Xiao, T.T. y Blilou, I. (2021). Rooting in the desert: A developmental overview on desert plants. *Genes (Basel)*, 12(5): 709. doi:10.3390/genes12050709.
- Kitajima, K. y Fenner, M. (2000). Ecology of seedling regeneration. In: *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. 2th ed. M. Fenner (ed.). CAB International, Wallingford, pp. 331-359. doi:10.1079/9780851994321.0331.
- Kürschner, W., Stulen, I., Wagner, F. y Kuiper, P. (1998). Comparison of palaeobotanical observations with experimental data on the leaf anatomy of durmast oak (*Quercus petraea*) (Fagaceae) in response to environmental changes. *Annals of Botany*, 81: 657–664.

- León de la Luz, J.L., Dominguez-Cadena, R. y Medel-Narváez, A. (2002). Biological characteristics and nutritive value of aborted flowers of the cardón (*Pachycereus pringlei*, Cactaceae) in Baja. *Haseltonia*, 9: 5.
- León de la Luz, J.L., Pérez Navarro, J.J. y Breceda, A. (2000). A transitional xerophytic tropical plant community of the Cape Region, Baja California. *Journal of Vegetation Science*, 11(4): 555– 564. doi:10.2307/3246585.
- Li, S., Chen, W., Li, Z., Bu, L., Jin, Z., Wei, G., y Li, Z. (2021). Fertile islands lead to more conspicuous spatial heterogeneity of bacteria than soil physicochemical properties in a desert ecosystem. *CATENA*, 206: 105526. doi:10.1016/j.catena.2021.105526.
- Li, T., Ren, J., He, W., Wang, Y., Wen, X., Wang, X., Ye, M., Chen, G., Zhao, K., Hou, G., Li, X. y Fan, C. (2022). Anatomical structure interpretation of the effect of soil environment on fine root function. *Frontiers in Plant Science*, 13: 993127. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.993127>.
- Lichtenthaler, H.K. y Burkart, S. (1999). Photosynthesis and high light stress. *Bulgarian Journal of Plant Physiology*, 25: 3–16.
- Lindow-López, L., Galíndez, G., Aparicio-González, M., Sühling, S., Rojas-Aréchiga, M., Pritchard, H.W. y Ortega-Baes, P. (2018). Effects of alternating temperature on cactus seeds with a positive photoblastic response. *Journal of Arid Environments*, 148: 74–77. doi: 10.1016/J.JARIDENV.2017.10.006.
- Lintunen, A., Paljakka, T., Jyske, T., Peltoniemi, M., Sterck, F., von Arx, G., Cochard, H., Copini, P., Caldeira, M.C., Delzon, S., Gebauer, R., Grönlund, L., Kiorapostolou, N., Lechthaler, S., Lobo-do-Vale, R., Peters, R.L., Petit, G., Prendin, A.L., Salmon, Y., Steppe, K., Urban, J., Roig Juan, S., Robert, E.M. y Holtté, T. (2016). Osmolality and non-structural carbohydrate composition in the secondary phloem of trees across a latitudinal gradient in Europe. *Frontiers in Plant Science*, 7: 726. doi:10.3389/fpls.2016.00726.
- Loza-Cornejo, S. y Terrazas, T. (2011). Morfo-anatomía de plántulas en especies de Pachycereae: ¿hasta cuándo son plántulas? *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 88: 1–13.
- Loza-Cornejo, S., Terrazas, T., López-Mata, L. y Trejo, C. (2003). Características morfoanatómicas y metabolismo fotosintético en plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (cactaceae): Su significado adaptativo. *Interciencia*, 28(2): 83-89.
- Lozano-Isla, F., Benites-Alfaro, O.E. y Pompelli, M.F. (2019). GerminaR: An R package for germination analysis with the interactive web application “GerminaQuant for R”. *Ecological Research*, 34: 339–346. doi:10.1111/1440-1703.1275.
- Luna-Flores, W., Estrada-Medina, H., Morales-Maldonado, E. y Rivera, O.A. (2015). Estrés por déficit hídrico en plantas: una revisión. *Chilean Journal of Agricultural and Animal Science*, 31: 61–69.
- Maguire, J.D. (1962). Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science*, (2): 176–177.
- Mandujano, M.D.C., Golubov, J. y Montaña, C. (1997). Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrereseeds* in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, 36(2): 259–266. doi:10.1006/JARE.1996.0210.
- Mantel, N. y Haenszel, W. (1959). Statistical aspects of the analysis of data from retrospective studies of disease. *JNCI: Journal of the National Cancer Institute*, 22(4): 719–748. doi:10.1093/JNCI/22.4.719.

- Marchiol, L., Mondini, C., Leita, L. y Zerbi, G. (1999). Effects of municipal waste leachate on seed germination in soil-compost mixtures. *Restoration Ecology*, 7(2): 155–161. doi:10.1046/J.1526-100X.1999.72007.X.
- Martínez-Ramos, M., Arroyo-Cosultchi, G., Mandujano, M.C. y Golubov, J. (2016). Dinámica poblacional de *Mammillaria humboldtii* una cactácea endémica de Hidalgo, México. *Botanical Sciences*, 94(2): 199–208. doi:10.17129/botsoci.270.
- Maurice, K., Laurent-Webb, L., Dehail, A., Bourceret, A., Boivin, S., Boukcim, H., Selosse, M.-A., y Ducouso, M. (2023). Fertility islands, keys to the establishment of plant and microbial diversity in a highly alkaline hot desert. *Journal of Arid Environments*, 219: 105074. doi:10.1016/j.jaridenv.2023.105074.
- Mauseth, J.D. (2006). Structure–function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Annals of Botany*, 98(5): 901–926. doi:10.1093/aob/mcl133.
- McDonough, W. (1964). Germination responses of *Carnegiea gigantea* and *Lemaireocereus thurberi*. *Ecology*, 45: 155–159.
- Meiado, M.V., Rojas-Aréchiga, M., de Siqueira-Filho, J.A. y Leal, I.R. (2016). Effects of light and temperature on seed germination of cacti of Brazilian ecosystems. *Plant Species Biology*, 31(2): 87–97. doi:10.1111/1442-1984.12087.
- Meléndez, L., Hernández, A. y Fernández, S. (2006). Efecto de la fertilización foliar y edáfica sobre el crecimiento de plantas de maíz sometidas a exceso de humedad en el suelo. *Bioagro*, 18(2): 107–114.
- Méndez, M., Dorantes, A., Dzib, G., Argáez, J. y Durán, R. (2006). Germinación y establecimiento de plántulas de *Pterocereus gaumeri*, una cactácea columnar, rara y endémica de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 79: 33–41.
- Metcalfe, C.R. y Chalk, L. (1950). *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. II. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Miquelajauregui, Y. y Valverde, T. (2010). Survival and early growth of two congeneric cacti that differ in their level of rarity. *Journal of Arid Environments*, 74(12): 1624–1631. doi: 10.1016/J.JARIDENV.2010.07.006.
- Miranda-Jácome, A. y Flores, J. (2018). Effects of nurse plants and the granivore guild in the associational susceptibility of seeds from the columnar cactus *Pilosocereus leucocephalus*. *Journal of Arid Environments*, 151: 9–14. doi: 10.1016/J.JARIDENV.2017.11.007.
- Moghaieb, R.E.A., Saneoka, H. y Fujita, K. (2004). Effect of salinity on osmotic adjustment, glycinebetaine accumulation and the betaine aldehyde dehydrogenase gene expression in two halophytic plants, *Salicornia europaea* and *Suaeda maritima*. *Plant Science*, 5(166): 1345–1349. doi: 10.1016/J.PLANTSCI.2004.01.016.
- Montaño, N.M., Ayala, F., Bullock, S., Briones, O., García, F., García, R., Maya, Y., Perroni, Y., Siebe, C., Tapia, Y., Troyo E. y Yépez E. (2016). Almacenes y flujos de carbono en ecosistemas áridos y semiáridos de México: Síntesis y perspectivas. *Terra Latinoamericana*, 34(1): 39–59.
- Morales-Domínguez, J.F., Herrera-Martínez, V., Pérez-Molphe Balch, E.M. y Garcidueñas-Piña, C. (2023). Estudios de los efectos del pH, densidad estomática, ácido-3-indolacético y ácido abscísico en cactáceas cultivadas *in vitro* y *ex vitro*. *Investigación y Ciencia*, 31(88): 1–13.
- Moreno F, L.P. (2009). Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico. *Agronomía Colombiana*, 27(2): 179–191.
- Morgado-González, A., Espinosa Victoria, D. y Gómez Merino, F.C. (2015). Eficiencia de las bacterias promotoras del crecimiento vegetal (BPCV) en caña de azúcar. *Terra Latinoamericana*, 33(4): 321–330.

- Munguía-Rosas, M.A. y Sosa, V.J. (2008). Nurse plants vs. nurse objects: Effects of woody plants and rocky cavities on the recruitment of the *Pilosocereus leucocephalus* Columnar Cactus. *Annals of Botany*, 101(1): 175. doi:10.1093/AOB/MCM302.
- Naseer, M.N., Rahman, F.U., Hussain, Z., Khan, I.A., Aslam, M.M., Aslam, A., Waheed, H., Khan, A.U. y Iqbal, S. (2022). Effect of salinity stress on germination, seedling growth, mineral uptake and chlorophyll contents of three cucurbitaceae species. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 65: 2022. doi:10.1590/1678-4324-2022210213.
- National Research Council (2002). *Predicting Invasions of Nonindigenous Plants and Plant Pests*. Washington (DC), National Academies Press (US). doi:10.17226/10259.
- Nieto-Garibay, A., Murillo, A.B., Luna, G.P., Troyo, D.E., García, H., Aguilar, G.M., Holguín, P.R. y Larrinaga, M.J.A. (2021). *La composta: Importancia, elaboración y uso agrícola*. 1ª ed. Trillas, Ciudad de México, México.
- Nieto-Garibay, A., Murillo-Amador, B., Troyo-Diéguez, E., Garcia-Hernandez, J.L. y RuizEspinoza, F.H. (2009). Water stress in two capsicum species with different domestication grade. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 12(2): 353–360.
- Niklas, K.J., Molina-Freaner, F., Tinoco-Ojanguren, C. y Paolillo, D.J. (2000). Wood biomechanics and anatomy of *Pachycereus pringlei*. *American Journal of Botany*, 87(4): 469– 481. doi:10.2307/2656590.
- Niklas, K.J., Molina-Freaner, F., Tinoco-Ojanguren, C. y Paolillo, D.J. (2002). The biomechanics of *Pachycereus pringlei* root systems. *American Journal of Botany*, 89(1): 12–21. doi:10.3732/ajb.89.1.12.
- Nikpour-Rashidabad, N., Tavasolee, A., Torabian, S. y Farhangi-Abriz, S. (2019). The effect of biochar on the physiological, morphological and anatomical characteristics of mung bean roots after exposure to salt stress. *Archives of Biological Sciences*, 71(2): 321–327
- Nilsen, E.T. y Orcutt, D.M. (2000). *Physiology of Plants Under Stress: Soil and Biotic Factors*. 1ª ed. John Wiley & Sons, New York, USA.
- NMX-AA-180-SCFI-2018. (2018). Secretaría de Comercio y Fomento Industrial. Diario Oficial de la Federación. *Que establece los métodos y procedimientos para el tratamiento aerobio de la fracción orgánica de los residuos sólidos urbanos y de manejo especial, así como la información comercial y de sus parámetros de calidad de los productos finales*.
- Nobel, P.S. (1988). *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press, New York, NY, USA.
- Nobel, P.S. (1994). Root-soil responses to water pulses in dry environments. En: Caldwell, M.M. y Percy, R.W. (eds.). *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants*. 1ª ed. Academic Press, San Diego, California, USA, pp. 285–304.
- Nobel, P.S. (2006). Parenchyma–chlorenchyma water movement during drought for the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus*. *Annals of Botany*, 97(3): 469–474. doi:10.1093/aob/mcj054.
- Nobel, P.S. (2009). *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. 4ª ed. Academic Press, San Diego, USA.
- Nobel, P.S., Geller, G.N., Kee, S.C. y Zimmerman, A.D. (1986). Temperatures and thermal tolerances for cacti exposed to high temperatures near the soil surface. *Plant, Cell & Environment*, 9(4): 279–287. doi:10.1111/1365-3040.EP11611688.

- Nobel, P.S., Miller, P.M. y Graham, E.A. (1992). Influence of rocks on soil temperature, soil water potential, and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia*, 92(1): 90–96. doi:10.1007/BF00317267.
- Ochoa-Hueso, R., Eldridge, D.J., Delgado-Baquerizo, M., Soliveres, S., Bowker, M.A., Gross, N., Le Bagousse-Pinguet, Y., Quero, J.L., García-Gómez, M., Valencia, E., Arredondo, T., Beinticenco, L., Bran, D., Cea, A., Coaguila, D., Dougill, A.J., Espinosa, C.I., Gaitán, J., Guuroh, R.T., Guzman, E., Gutiérrez, J.R., Hernández, R.M., Huber-Sannwald, E., Jeffries, T., Linstädter, A., Mau, R.L., Moneris, J., Prina, A., Pucheta, E., Stavi, I., Thomas, A.D., Zaady, E., Singh, B.K., y Maestre, F.T. (2017). Soil fungal abundance and plant functional traits drive fertile island formation in global drylands. *Journal of Ecology*, 105(5): 1379–1389. doi:10.1111/1365-2745.12871.
- Ogburn, R.M. y Edwards, E.J. (2009). Anatomical variation in Cactaceae and relatives: Trait lability and evolutionary innovation. *American Journal of Botany*, 96: 391–408.
- Ogburn, R.M. y Edwards, E.J. (2010). The ecological water-use strategies of succulent plants. En: Kader, J.-C. y Delseny, M. (eds.). *Advances in Botanical Research*. 1ª ed. Academic Press, Burlington, Massachusetts, USA, pp. 179–225.
- Ortiz, M., Silva, H., Silva, P. y Acevedo, E. (2003). Estudio de parámetros hídricos foliares en trigo (*Triticum aestivum* L.) y su uso en selección de genotipos resistentes a sequía. *Revista chilena de historia natural*, 76(2): 219–233. doi:10.4067/S0716-078X2003000200008.
- Ortiz, V.B. y Ortiz, S.C. (1980). *Edafología*. 6ª ed. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México.
- Ouédraogo, E., Mando, A. y Zombré, N.P. (2001). Use of compost to improve soil properties and crop productivity under low input agricultural system in West Africa. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 84(3): 259–266. doi:10.1016/S0167-8809(00)00246-2.
- Pandey, V.C. y Singh, V. (2019). Exploring the potential and opportunities of current tools for removal of hazardous materials from environments. *Phytomanagement of Polluted Sites: Market Opportunities in Sustainable Phytoremediation*, 501–516. doi:10.1016/B978-0-12-813912-7.00020-X.
- Patakas, A., Nikolaou, N., Zioziou, E., Radoglou, K. y Noitsakis, B. (2002). The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. *Plant Science*, 163: 361–367. doi:10.1016/S0168-9452(02)00140-1.
- Pedroni, F. y Sánchez, M. (1997). Dispersão de sementes de *Pereskia aculeata* Muller (Cactaceae) num fragmento florestal no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 57(3): 479–486
- Peláez, M., Dirzo, R., Fernandes, G.W. y Perea, R. (2019). Nurse plant size and biotic stress determine quantity and quality of plant facilitation in oak savannas. *Forest Ecology and Management*, 437: 435–442. doi: 10.1016/J.FORECO.2019.02.010.
- Pérez-Sánchez, R.M., Flores, J., Jurado, E. y González-Salvatierra, C. (2015). Growth and ecophysiology of succulent seedlings under the protection of nurse plants in the Southern Chihuahuan Desert. *Ecosphere*, 6(3): 36. doi:10.1890/ES14-00408.1.
- Peters, E.M., Martorell, C. y Ezcurra, E. (2008). Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments*, 72(5): 593–601. doi:10.1016/J.JARIDENV.2007.10.004.
- Pilcher, B.L. (1970). Germination of seeds of four species of *Opuntia*. *Cactus and Succulent Journal*, 42: 281–282.

- Pimienta-Barrios, E., Hernández, J.Z., Muñoz-Urias, A. y Robles-Murguía, C. (2012). Ecophysiology of young stems (cladodes) of *Opuntia ficus-indica* in wet and dry conditions. *Gayana Botánica*, 69(2): 232–239. doi:10.4067/S0717-66432012000200002.
- Pimienta-Barrios, E., Muñoz-Urias, A., Ramírez-Hernández, B.C. y Méndez-Morán, L. (2008). *Desarrollo Vegetal*. 2ª ed. Ediciones de la Noche, Guadalajara, México.
- Pire, R., Sanabria, M.E., Pereira, A. y Díez, J. (2007). Conductividad hidráulica y grosor de los vasos del xilema en cinco materiales de vid sometidos a déficit hídrico. *Interciencia*, 32(1): 35-40.
- Potter, R.L., Petersen, J.L. y Ueckert, D.N. (1984). Germination responses of *Opuntia* spp. to temperature, scarification and other seed treatments. *Weed Science*, 32: 106–110.
- Puente, M.E. (2004). *Poblaciones bacterianas endófitas y del rizoplasma de plantas del desierto degradadoras de roca y su efecto sobre el crecimiento del cardón*. Tesis Doctoral. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz.
- Puente, M.E. y Bashan, Y. (1993). Effect of inoculation with *Azospirillum brasilense* strains on the germination and seedlings growth of the giant columnar cardon cactus (*Pachycereus pringlei*). *Symbiosis*, 15(1–2): 49–60.
- Puente, M.E., Li, C.Y., y Bashan, Y. (2009). Rock-degrading endophytic bacteria in cacti. *Environmental and Experimental Botany*, 66(3): 389–401. doi:10.1016/j.envexpbot.2009.03.005.
- Pugnaire, F.I., Haase, P. y Puigdefábregas, J. (1996). Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, 77(5): 1420–1426. doi:10.2307/2265776.
- Ramírez, C., D.A. (2011). Los objetos nodriza como refugio y fuente de nutrientes: Reflexiones sobre el establecimiento y restauración de cactáceas en zonas áridas de la vertiente occidental de los andes. *Ecología Aplicada*, 10(1–2): 83. doi:10.21704/rea.v10i1-2.416.
- Rampe, H.L., Umboh, S.D., Siahaan, R. y Maabuat, P.V. (2019). Anatomical characteristics of stomata, mesophyll and petiole of six varieties of sweet potatoes (*Ipomoea batatas* L.) after organic fertilizer induction. *IOP Conference Series: Materials Science and Engineering*, 567: 012044. doi: https://doi.org/10.1088/1757-899X/567/1/012044
- Ranal, M. A. y Santana, D. G. (2006). How and why to measure the germination process? *Blazilian Journal of Botany*, 29: 1–11. doi:10.1590/s0100-84042006000100002.
- Rastogi, M., Nandal, M. y Khosla, B. (2020). Microbes as vital additives for solid waste composting. *Heliyon*, 6(2): e03343. doi: 10.1016/J.HELIYON.2020.E03343.
- Rey, P.J., Siles, G. y Alcántara, J.M. (2009). Community-level restoration profiles in Mediterranean vegetation: nurse-based vs. traditional reforestation. *Journal of Applied Ecology*, 46(4): 937–945. doi:10.1111/J.1365-2664.2009.01680.X.
- Reyes-Santamaría, I., Terrazas, T., Barrientos-Priego, A.F., y Trejo, C. (2002). Xylem conductivity and vulnerability in cultivars and races of avocado. *Scientia Horticulturae*, 92(2): 97–105. doi:10.1016/S0304-4238(01)00282-7.
- Rezvani, M. y Zaefarian, F. (2016). Hoary cress (*Cardaria draba* (L.) Desv.) seed germination ecology, longevity and seedling emergence. *Plant Species Biology*, 31(4): 280–287. doi:10.1111/1442-1984.12113.
- Richard, T.L. (2004). Compost. En: *Encyclopedia of Soils in the Environment*. D. Hillel (ed.). 1ª ed. Elsevier, Amsterdam, Países Bajos, pp. 294-301.
- Risse, M. y Faucette, B. (2009). *Compost Utilization for Erosion Control*. Athens, USA. Rivera Ríos, Á., López Mata, L. y Cruz Rodríguez, J.A. (2021). Rocks are safe sites for establishment of *Bursera* seedlings in a seasonally dry tropical forest of Mexico. *Journal of Arid Environments*, 186: 104395. doi: 10.1016/j.jaridenv.2020.104395.

- Rivera-Ríos, Á., López Mata, L. y Cruz Rodríguez, J.A. (2021). Rocks are safe sites for establishment of *Bursera* seedlings in a seasonally dry tropical forest of Mexico. *Journal of Arid Environments*, 186: 104395. doi:10.1016/j.jaridenv.2020.104395.
- Robert, E.M.R., Mencuccini, M. y Martínez-Vilalta, J. (2017). The anatomy and functioning of the xylem in oaks. En: Gil-Pelegrín, E., Peguero-Pina, J. y Sancho-Knapik, D. (eds.). *Oaks Physiological Ecology: Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L.* Tree Physiology, vol. 7. Springer, pp. 261-302. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-319-69099-5_8.
- Rodríguez Acosta, C., Cambeiro Novo, I., Fernández Rodríguez, R., Gil Olavarrieta, R., Corredera González, M. del P. y Sardiñas Gonzáles, C. (2006). Incorporación de azufre a los fertilizantes. Situación actual y perspectivas. *Revista Cubana de Química*, 18(1): 52-59.
- Rodríguez-Alonso, G., Matvienko, M., López-Valle, M.L., Lázaro-Mixteco, P.E., Napsucialy-Mendivil, S., Dubrovsky, J.G. y Shishkova, S. (2018). Transcriptomics insights into the genetic regulation of root apical meristem exhaustion and determinate primary root growth in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Scientific Reports*, 8: 8529. doi: 10.1038/s41598-018-26897-1
- Rojas-Aréchiga, M., Mandujano, M.C. y Golubov, J.K. (2013). Seed size and photoblastism in species belonging to tribe Cacteeae (Cactaceae). *Journal of Plant Research*, 126: 373–386. doi:10.1007/s10265-012-0526-2.
- Rojas-Aréchiga, M., Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. (1998). Seed response to temperature of Mexican cacti species from two life forms: An ecophysiological interpretation. *Plant Ecology*, 207–214. doi:10.2307/20050610.
- Román, P., Martínez, M.M. y Pantoja, A. (2013). *Manual del compostaje del agricultor: Experiencias en América Latina*. 1ª ed. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO), Santiago de Chile, Chile.
- Romero, E., Terrazas, T., González, E.J. y Meave, J.A. (2023). Wood anatomical spectrum of co-occurring species in early and late-successional tropical dry forest communities. *Trees: Structure and Function*, 37: 1609–1625. doi:10.1007/s00468-023-02446-w.
- Romero-Méndez, U., Becerra-López, J.L., García-De la Peña, C., Martínez-Ríos, J.J., Czaja, A., Muro, G., y Sánchez, J.A. (2018). Hydrochory in *Astrophytum coahuilense*: Experiment to identify seminal structures that provide its buoyancy. *Polibotánica*, 46: 149–157. doi: 10.18387/polibotanica.46.8.
- Roque Marca, N., López, R.P. y Naoki, K. (2021). Effect of shade and precipitation on germination and seedling establishment of dominant plant species in an Andean arid region, the Bolivian Prepuna. *PLoS ONE*, 16: e0248619. doi:10.1371/journal.pone.0248619.
- Rosas, U., Zhou, R.W., Castillo, G. y Collazo-Ortega, M. (2012). Developmental reaction norms for water stressed seedlings of succulent cacti. *PLoS ONE*, 7: e33936. doi:10.1371/journal.pone.0033936.
- Ruedas, M., Valverde, T. y Castillo-Argüero, S. (2000). Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Botanical Sciences*, 66(66): 25. doi:10.17129/botsci.1608.
- Ruiz, M. M. (2011). *Taller de elaboración de lombricomposta: porque tener lombrices nos beneficia a todos*. 1ª ed. Universidad Iberoamericana, Departamento de Ingenierías, Ciudad de México, México.
- Ruiz, T.G., Zaragoza, S.R. y Cerrato, R.F. (2008). Fertility islands around *Prosopis laevigata* and *Pachycereus hollianus* in the drylands of Zapotitlán Salinas, México. *Journal of Arid Environments*, 72(7): 1202–1212.

- Rzedowski, J. (2006). Vegetación de México. 1ª ed. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Ciudad de México, México.
- Sack, L. y Frole, K. (2006). Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rainforest trees. *Ecology*, 87(2): 483–491.
- Salamanca-Jiménez, A. y Sadeghian-Khalajabadi, S. (2006). La densidad aparente y su relación con otras propiedades en suelos de la zona cafetera colombiana. *Cenicafé*, 56(4): 381–397.
- Salisbury, F.B. y Ross, C.W. (1992). *Plant Physiology*. 1ª ed. Wadsworth Publishing Co., California, USA.
- Salmon, Y., Lintunen, A., Dayet, A., Chan, T., Dewar, R., Vesala, T. y Holtt, T. (2020). Leaf carbon and water status control stomatal and nonstomatal limitations of photosynthesis in trees. *New Phytologist*, 226: 690–703.
- Sánchez-Salas, J., Jurado, E., Flores, J., Estrada-Castillón, E., y Muro-Pérez, G. (2012). Desert species adapted for dispersal and germination during floods: Experimental evidence in two *Astrophytum* species (Cactaceae). *Flora*, 207: 707–711. doi: 10.1016/j.flora.2012.08.002.
- Sarria-Perea, E. (2010). *Efectos de los cationes calcio y magnesio sobre la germinación de semillas de Juncus en condiciones de estrés salino*. Tesis de Licenciatura. Universidad Politécnica de Valencia, Escuela Politécnica Superior de Gandía, Gandía.
- Schuch, U.K. y Kelly, J.J. (2008). *Salinity tolerance of cacti and succulents*. College of Agriculture and Life Sciences, University of Arizona, Tucson, USA.
- Seal, C.E., Daws, M.I., Joel, F., Ortega-Baes, P., Galíndez, G., León-Lobos, P., Sandoval, A., Stuva, A.C., Ramírez, N., Dávila-Aranda, P., Méndez, E., Torres, C., López, R., González, J.A., Prado, D.E., y Pritchard, H.W. (2017). Thermal buffering capacity of the germination phenotype across the environmental envelope of the Cactaceae. *Global Change Biology*, 23: 5309–5317. doi:10.1111/gcb.13796.
- Seminario-Peña, J.V., Nieto-Garibay, A., Troyo-Díeguez, E., Murillo-Amador, B., Medel-Narváez, A. y Terrazas, T. (2023). Physiological and morphometric characteristics of *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britton & Rose seedlings applying organic manures. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, 25: 36–58. doi:10.56890/jpacd.v25i.516.
- Soliveres Codina, S. (2011). Efectos del estrés abiótico y factores bióticos en las interacciones planta-planta: Implicaciones para el funcionamiento y la restauración de los ecosistemas semiáridos. *Ecosistemas*, 20(2–3): 121–128.
- Sosa-Pivatto, M.S., Funes, G., Ferreras, A.E. y Gurvich, D.E. (2014). Seed mass, germination and seedling traits for some central Argentinian cacti. *Seed Science Research*, 24: 71–77. doi:10.1017/S0960258513000366.
- Steenbergh, W.F. y Lowe, C.H. (1969). Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus Giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology*, 50(5): 825–834. doi:10.2307/1933696.
- Strain, H.H. y Svec, W.A. (1966). Extraction, separation, estimation, and isolation of the chlorophylls. En: *The Chlorophylls*. L.P. Vernon y A.R. Seeley (eds.). 1ª ed. Academic Press, New York, USA, pp. 21–66.
- Suthar, S. (2009). Vermicomposting of vegetable-market solid waste using *Eisenia fetida*: Impact of bulking material on earthworm growth and decomposition rate. *Ecological Engineering*, 35(5): 914–920. doi:10.1016/J.ECOLENG.2008.12.019.
- Suzán-Azpiri, H. y Sosa, V.J. (2006). Comparative performance of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*) seedlings under two leguminous nurse plant species. *Journal of Arid Environments*, 65(3): 351–362. doi:10.1016/J.JARIDENV.2005.08.002.

- Taiz, L. y Zeiger, W.E. (2006). *Fisiología vegetal*. 3ª ed. Universitat Jaume, Castellón de la Plana, España.
- Takur, P. (1990). Different physiological response of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) cultivar to drought. *Acta Physiologiae Plantarum*, 12: 175–182.
- Teixeira, V., Castro Cepero, V., Ceroni Stuva, A. y Eyzaguirre Pérez, R. (2004). Diversidad y densidad de la comunidad de cactáceas en el cerro Umarmata y quebrada Orobel en el valle del río Chillón (Lima) y su relación con los factores edáficos. *Ecología Aplicada*, 3(1–2): 1–8.
- Terrazas, T. y Arias, S. (2002). Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *Botanical Review*, 68(4): 444–473.
- Therneau, T., 2022. A Package for Survival Analysis in R. R package version 3.3-1. <https://CRAN.R-project.org/package=survival>.
- Toro, M., Bazó, I. y López, M. (2008). Micorrizas arbusculares y bacterias promotoras de crecimiento vegetal, biofertilizantes nativos de sistemas agrícolas bajo manejo conservacionista. *Agronomía Tropical*, 58(3): 215–221.
- Trujillo G., M.E., Méndez N., J.R., Hossne G., A.J. y Parra D., F.J. (2010). Efecto de la humedad y compactación de un Ultisol de la sabana del estado Monagas sobre la concentración de clorofila y carotenoides, lavado de electrolitos y contenido relativo de agua en plantas de soya. *Acta Universitaria*, 20(3): 18–30. doi:10.15174/au.2010.65.
- Turner, R.M. (1990). Long-term vegetation change at a fully protected Sonoran Desert site. *Ecology*, 71(2): 464–477. doi:10.2307/1940301.
- Turner, R.M., Alcorn, S.M., Olin, G. y Booth, J.A. (1996). The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette*, 127: 95–102.
- Turner, R.M., Bowers, J.E. y Burgess, T.L. (1995). *Sonoran desert plants: An ecological atlas*. 1th ed. University of Arizona Press, Tucson, USA.
- Tyree, M.T. y Zimmermann, M.H. (2002). *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer, New York, USA.
- Valencia-Díaz, S., Flores-Palacios, A. y Castillo-Campos, G. (2012). Tamaño poblacional y características del hábitat de *Mammillaria eriacantha*, una cactácea endémica del centro de Veracruz, México. *Botanical Sciences*, 90(2): 195–202.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. (1991). Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *The Journal of Ecology*, 79(4): 961. doi:10.2307/2261091.
- Vásquez-Méndez, R., Ventura-Ramos, E.J. y Acosta-Gallegos, J.A. (2011). Habilidad de estimación de los métodos de evapotranspiración para una zona semiárida del centro de México. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 2(3): 399–415.
- Vázquez-Sánchez, M., Terrazas, T., Grego-Valencia, D. y Arias, S. (2017). Growth form and wood evolution in the tribe *Cacteae* (Cactaceae). *Willdenowia*, 47(1): 49–67. doi:10.3372/WI.47.47106.
- Vega-Villasante, F., Nolasco, H., Montaña, C. y Villasante, E. (1996). Efecto de la temperatura, acidez, iluminación, salinidad, irradiación solar e iluminación sobre la germinación de semillas de *Pachycereus pecten-aboriginum* "cardón barbón" (Cactaceae). *Revista de Biología Tropical*, 41: 51–61.
- Velasco-Velasco, J., Ferrera-Cerrato, R., Almaraz-Suárez, J.J. y Parkinson, R. (2016). Ammonia emission during composting and vermicomposting processes: practical and applied aspects. *Agroproductividad*, 9(8): 45–51.

- Wang, M., Wei, H. y Jeong, B.R. (2021). Lighting direction affects leaf morphology, stomatal characteristics, and physiology of head lettuce (*Lactuca sativa* L.). *International Journal of Molecular Sciences*, 22(6): 3157. doi:10.3390/ijms22063157.
- Webb, A.A.R. y Baker, A.J. (2002). Stomatal biology: new techniques, new challenges. *New Phytologist*, 153(3): 365–369. doi:10.1046/j.0028-646X.2001.00347.x.
- Wilkinson, H. (1979). The plant surface (mainly leaf). En: Metcalfe, C.R. y Chalk, L. (eds.). *Anatomy of Dicotyledons*. 1ª ed. Clarendon Press, Oxford, UK, pp. 97–165.
- Wilkinson, H.P. (1979). The plant surface (mainly leaf). En: *Anatomy of Dicotyledons*. 2ª ed. C.R. Metcalfe y L. Chalk (eds.). Clarendon Press, Oxford, UK, pp 97-167.
- Xiong, L. y Zhu, J. (2002). Molecular and genetic aspects of plant responses to osmotic stress. *Plant, Cell & Environment*, 25(2): 131–139. doi:10.1046/j.1365-3040.2002.00782.x.
- Yamasaki, L.R. y Dillenburg, S. (1999). Measurements of leaf relative water content in *Araucaria angustifolia*. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 11(2): 69–75.
- Yang, X., Lu, M., Wang, Y., Wang, Y., Liu, Z. y Chen, S. (2021). Response mechanism of plants to drought stress. *Horticulturae*, 7: 50. doi:10.3390/horticulturae7030050.
- Yang, X.Y., Pritchard, H.W. y Nolasco, H. (2003). Effects of temperature on seed germination in six species of Mexican Cactaceae. En: *Seed Conservation: turning science into practice*. The Royal Botanic Gardens, Kew, Kew, UK, pp. 575–588.
- Zanor, G.A., López Pérez, M.E., Martínez Yáñez, R., Ramírez Santoyo, L.F., Gutiérrez Vargas, S. y León Galván, M.F. (2018). Mejoramiento de las propiedades físicas y químicas de un suelo agrícola mezclado con lombricompostas de dos efluentes de biodigestor. *Ingeniería Investigación y Tecnología*, 19(4): 1–10. doi:10.22201/FI.25940732E.2018.19N4.036.
- Zapata Arango, P.C., Andrade Castañeda, H.J. y Nieto Abril, Z.K. (2017). Comportamiento ecofisiológico del café (*Coffea arabica* L.) cv. Castillo en sistemas agroforestales de Tibacuy, Cundinamarca. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 20(1): 61–70.
- Zerbe, J.I. (2004). Solid wood processing. Recycling. En: *Encyclopedia of Forest Sciences*. J. Burley (ed.). 1ª ed. Elsevier, Madison, WI, USA.
- Zimmer, K. (1965). Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf die Keimung von Kakteen-Kultur-Saatgut. II. Über die Keimung von *Astrophytum myriostigma* Lem. *Die Gartenbauwissenschaft*, 30: 381–387.
- Zimmer, K. (1969). Über die Keimung von Kakteensamen III. Die Bedeutung des Lichtes. *Kakteen und andere Sukkulente*, 20: 144–147.
- Zimmer, K. y Schultz, A. (1975). Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf die Keimung von Kakteensaatgut. IX. Zur Veränderung des Temperaturbereichs für die Keimung in Abhängigkeit vom Samenalter. *Gartenbauwissenschaft*, 3: 120–125.
- Zúñiga, B., Malda, G. y Suzán, H. (2005). Interacciones Planta-Nodrizas en *Lophophora difusa* (Cactaceae) en un Desierto Subtropical de México¹. *Biotropica*, 37(3): 351–356. doi:10.1111/J.1744-7429.2005.00046.X.
- Zwiener, V.P., Cardoso, F.C.G., Padial, A.A. y Marques, M.C.M. (2014). Disentangling the effects of facilitation on restoration of the Atlantic Forest. *Basic and Applied Ecology*, 15(1): 34–41. doi:10.1016/J.BAAE.2013.11.005

11. ANEXOS

Anexo A. Tipo de estomas.

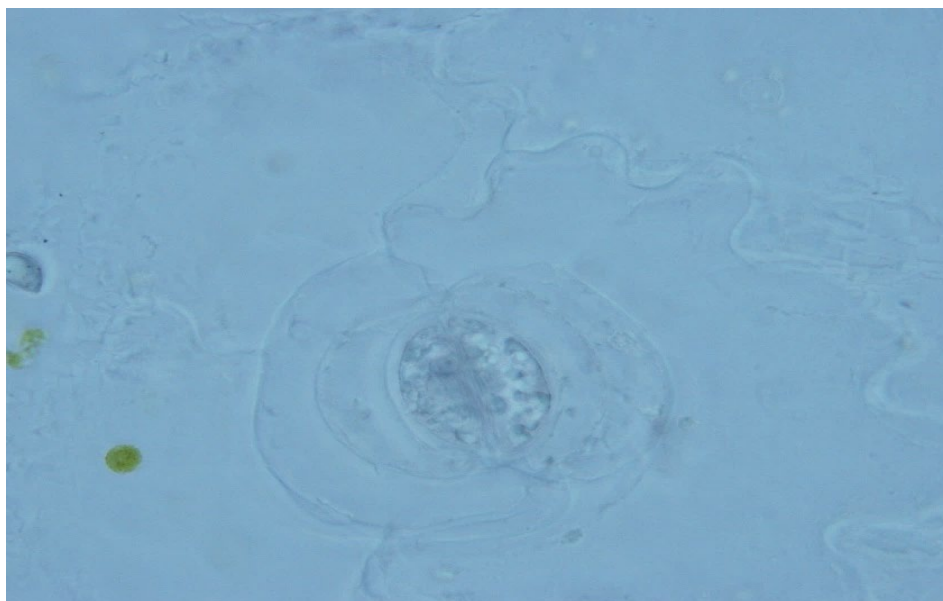


Figura 21. Estoma paralelocítico en epidermis de tallo de plántulas de *Pachycereus pringlei* para tratamientos en diferentes condiciones de sombra y luz observado en microscopio óptico a 100x.

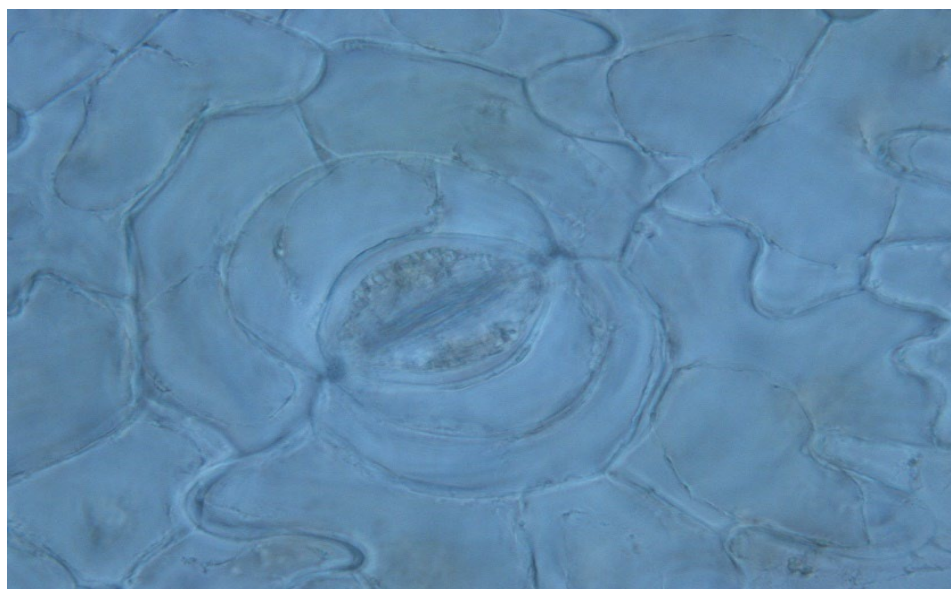


Figura 22. Estoma paralelocítico en epidermis de tallo de plántulas de *Pachycereus pringlei* para tratamientos bajo diferentes condiciones de abonos orgánicos observado bajo microscopio óptico a 100x.

Anexo B. Gráficas de regresiones lineales.

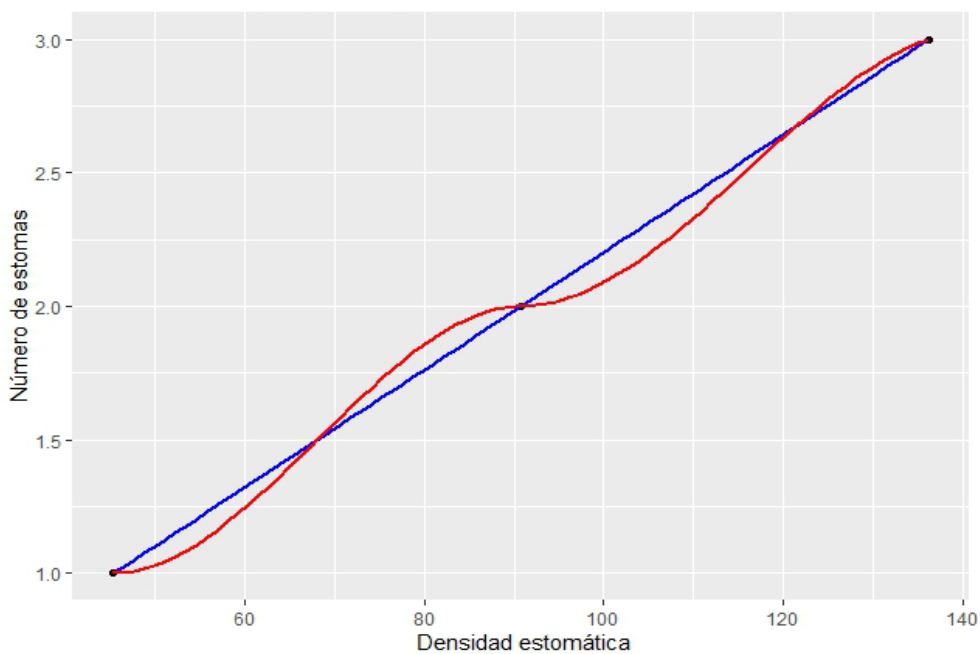


Figura 23. Gráfica de regresión lineal mostrando la relación entre el número de estomas y la densidad estomática de plántulas de *P. pringlei* en diferentes condiciones de sombra y luz. La línea de regresión se ajusta según la fórmula $Densidad\ estomática = -1.390 \times 10^{-8} + 045.39 \times Número\ de\ estomas$.

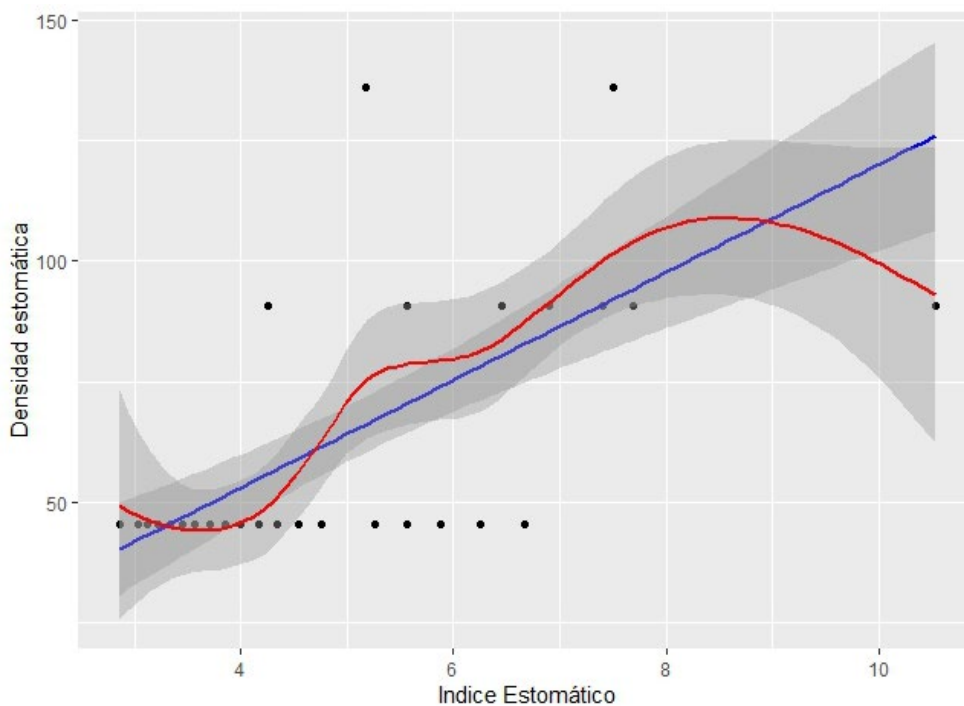


Figura 24. Gráfica de regresión lineal mostrando la relación entre la densidad e índice estomáticos en diferentes condiciones de sombra y luz. La línea de regresión se ajusta según la $Densidad\ estomática = 8.281 + 11.176 \times Índice\ estomático$.

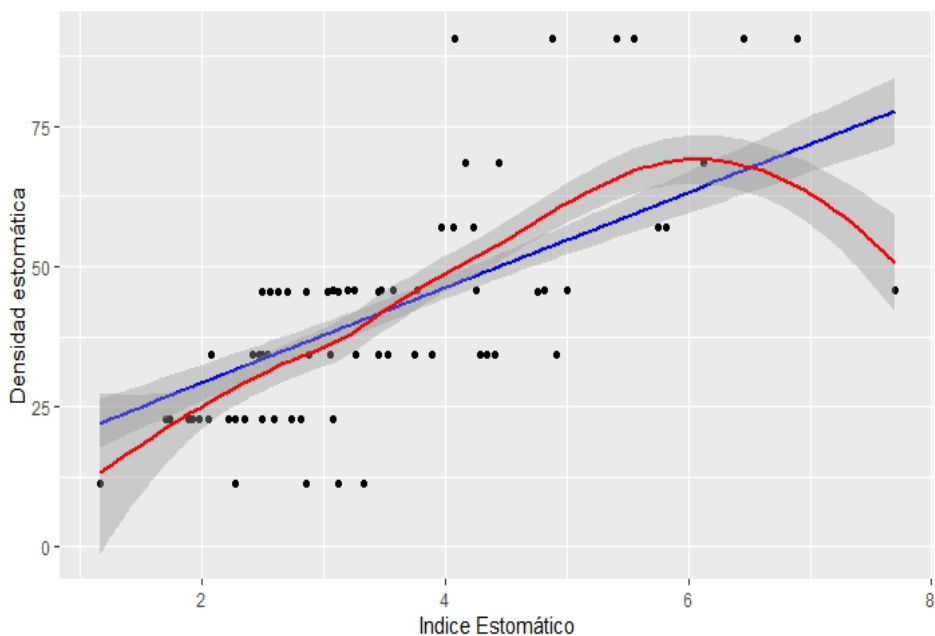


Figura 25. Gráfica de regresión lineal mostrando la relación entre la densidad e índice estomáticos en diferentes condiciones de abonos orgánicos. La línea de regresión se ajusta según la fórmula $Densidad\ estomática = 12.208 + 8.509 \times Índice\ estomático$.

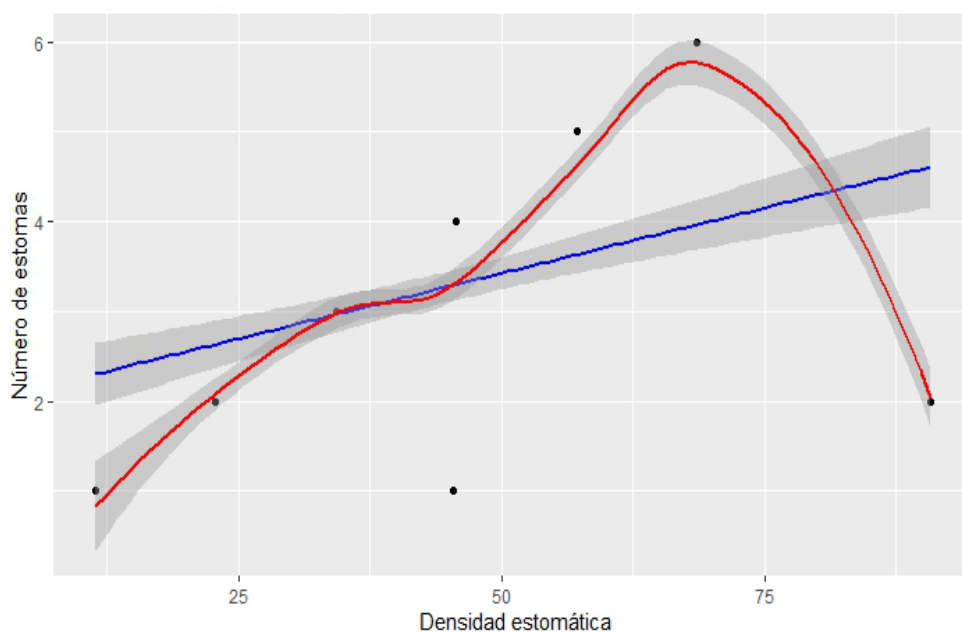


Figura 26. Gráfica de regresión lineal mostrando la relación entre el número de estomas y la densidad estomática en diferentes condiciones de abonos orgánicos. La línea de regresión se ajusta según la fórmula $Densidad\ estomática = 26.646 + 5.4967 \times Número\ de\ estomas$.

Anexo C. Gráficas de dispersión.

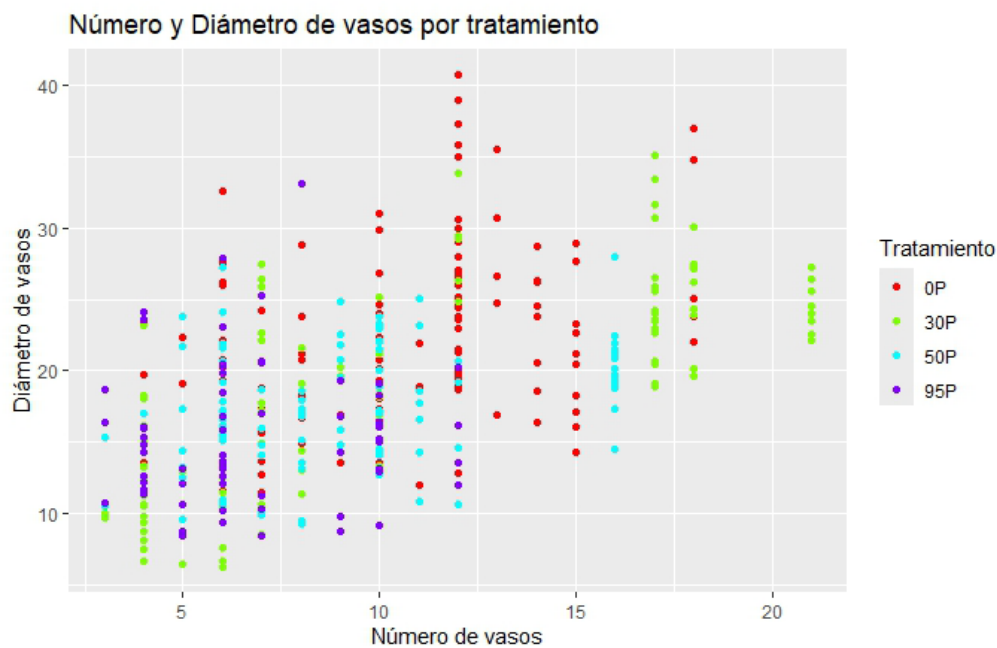


Figura 27. Gráfica de dispersión mostrando la relación entre el diámetro y número de vasos en diferentes condiciones de sombra y luz. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.

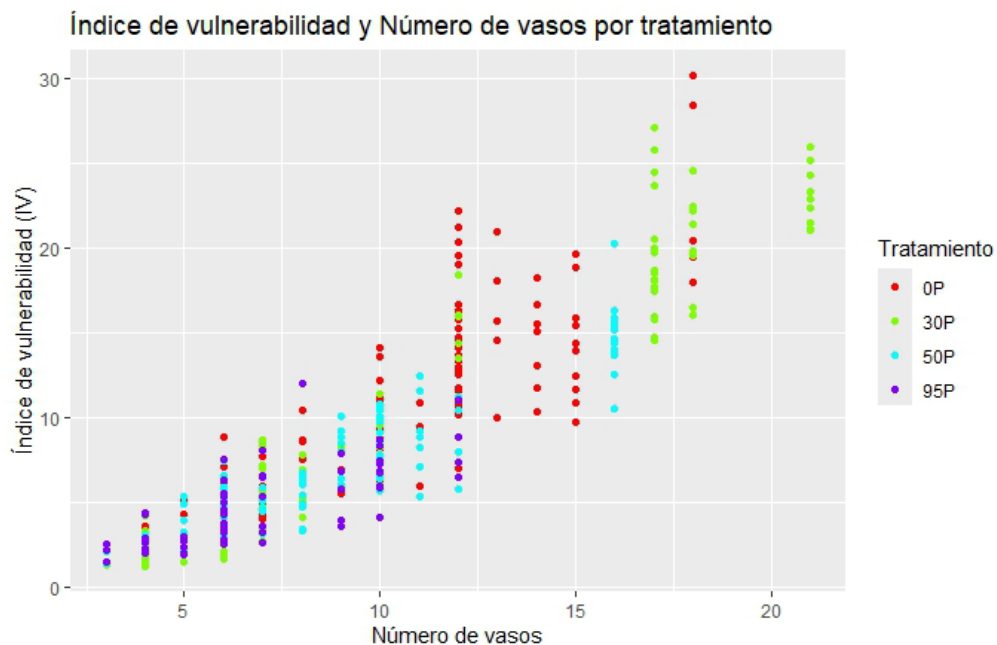


Figura 28. Gráfica de dispersión mostrando la relación entre el índice de vulnerabilidad (IV) y número de vasos en diferentes condiciones de sombra y luz. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.

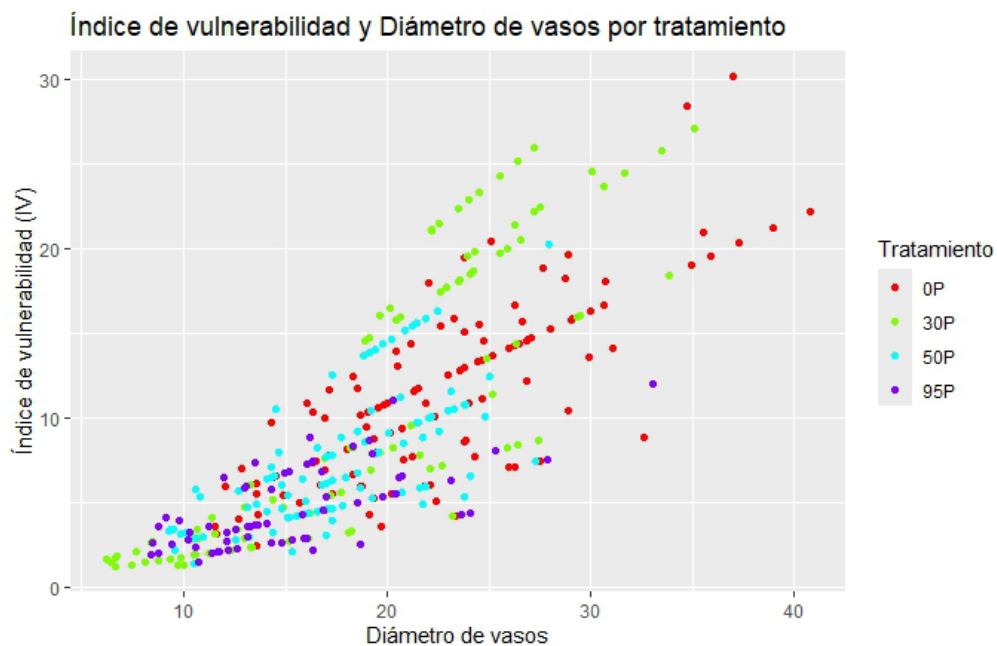


Figura 29. Gráfica de dispersión mostrando la relación entre el índice de vulnerabilidad (IV) y diámetro de vasos en diferentes condiciones de sombra y luz. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.

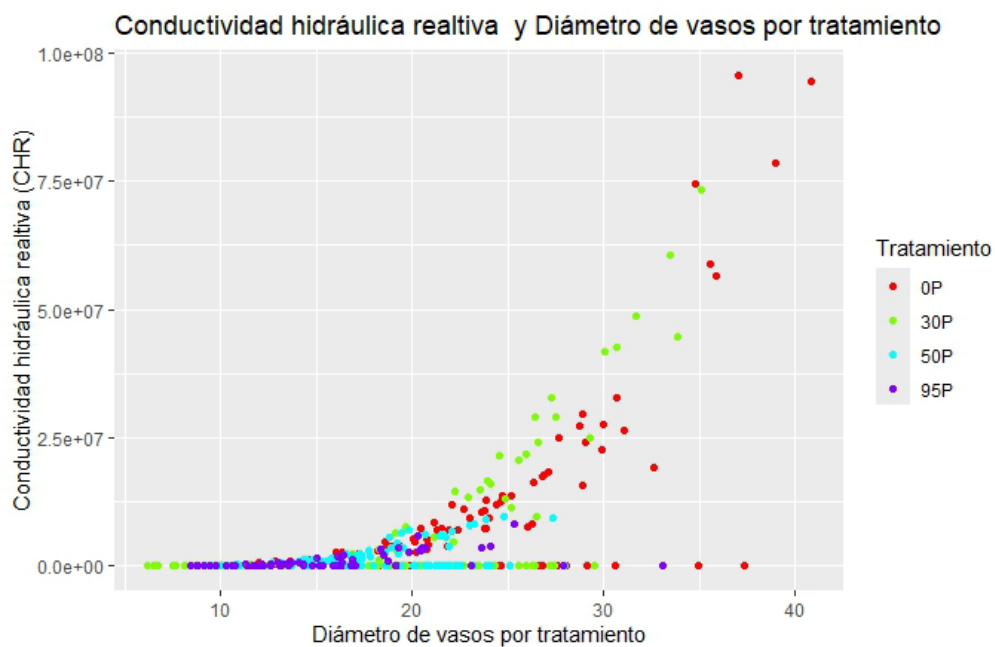


Figura 30. Gráfica de dispersión mostrando la relación entre la conductividad hidráulica relativa (CHR) y diámetro de vasos en diferentes condiciones de sombra y luz. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.

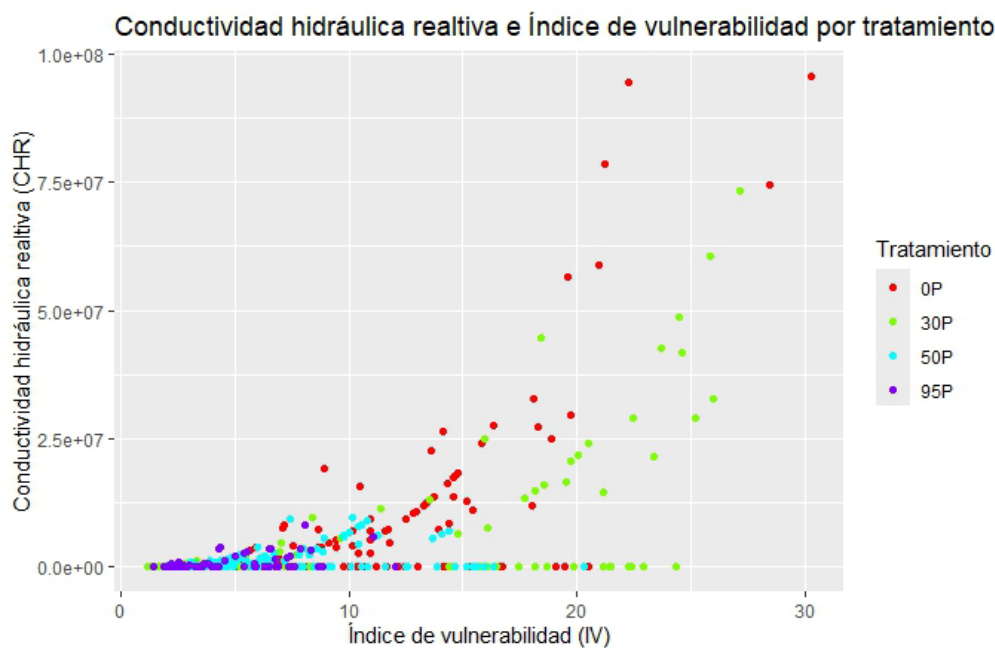


Figura 31. Gráfica de dispersión mostrando la relación entre la conductividad hidráulica relativa (CHR) e índice de vulnerabilidad (IV) en diferentes condiciones de sombra y luz. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.

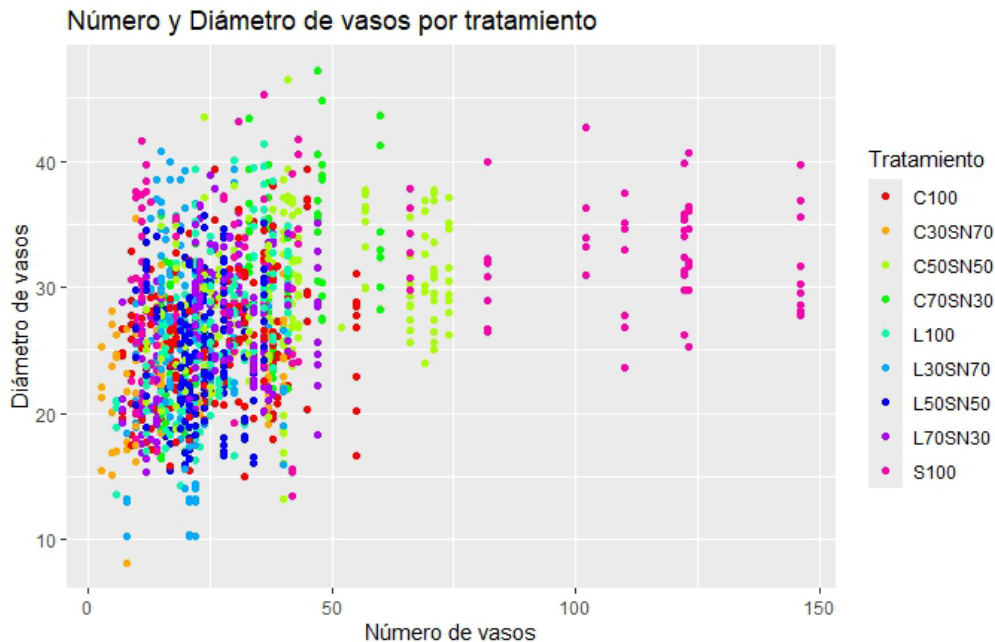


Figura 32. Gráfica de dispersión mostrando la relación entre el diámetro y número de vasos en diferentes condiciones de abono orgánico. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.

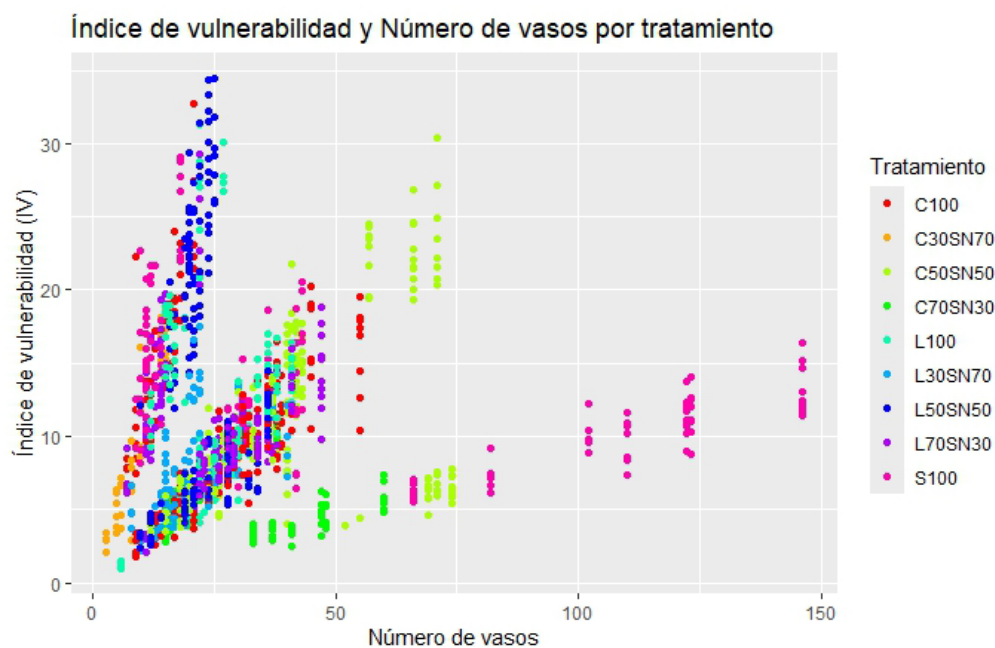


Figura 33. Gráfica de dispersión mostrando la relación entre el índice de vulnerabilidad (IV) y número de vasos en diferentes condiciones de abono orgánico. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.

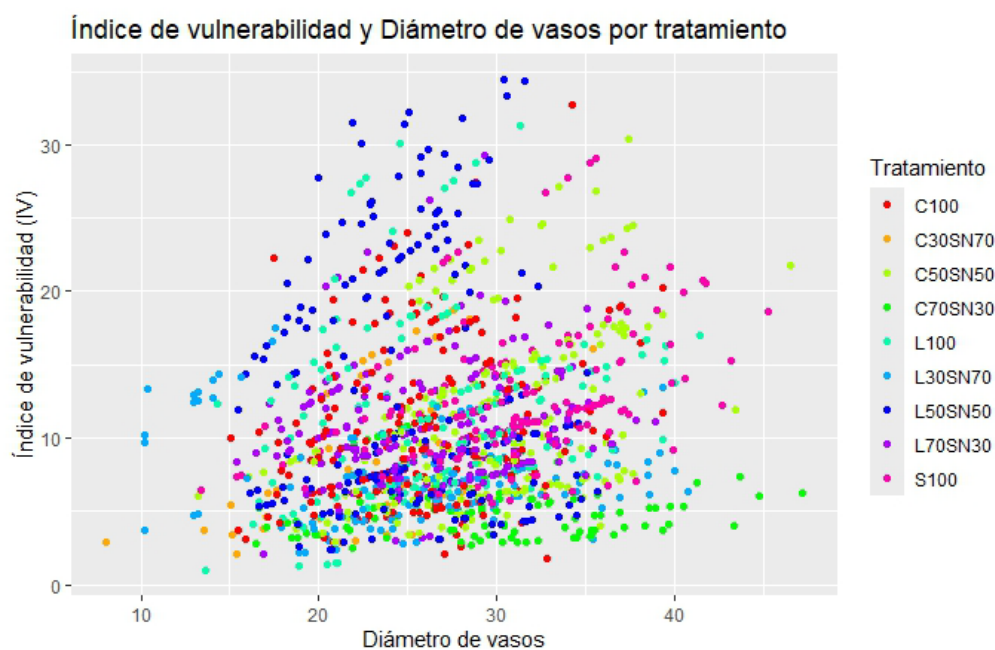


Figura 34. Gráfica de dispersión mostrando la relación entre el índice de vulnerabilidad (IV) y diámetro de vasos en diferentes condiciones de abono orgánico. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.

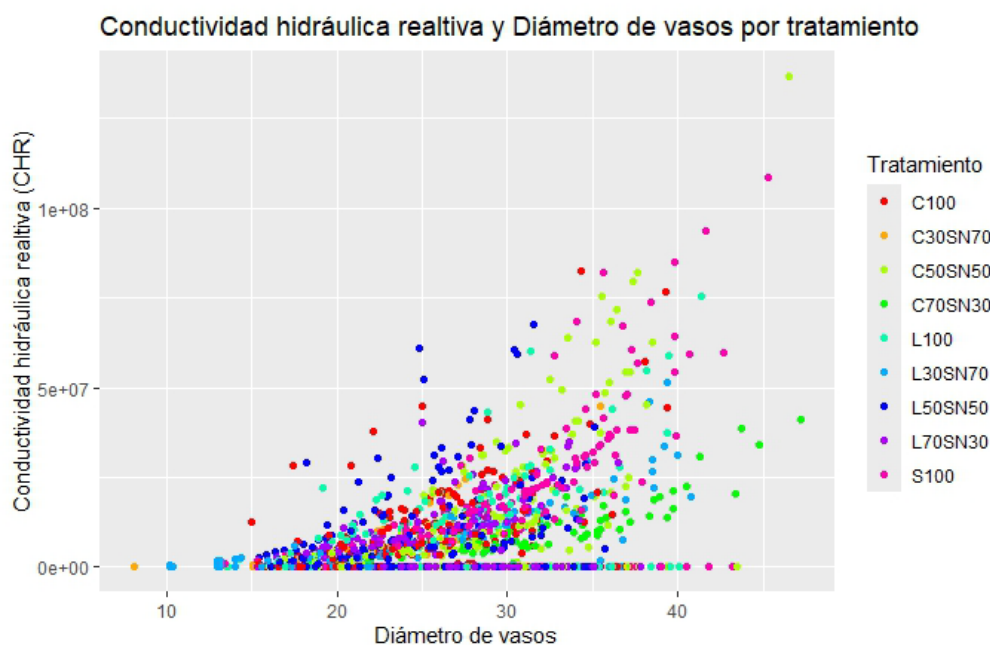


Figura 35. Gráfica de dispersión mostrando la relación entre la conductividad hidráulica relativa (CHR) y diámetro de vasos en diferentes condiciones de abonos orgánicos. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.

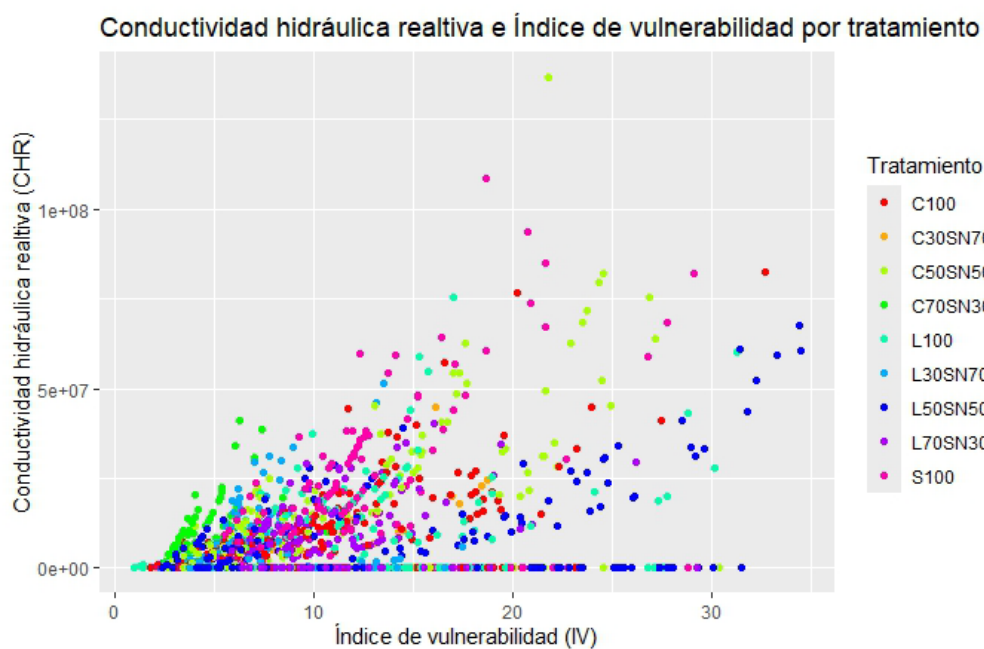


Figura 36. Gráfica de dispersión mostrando la relación entre la conductividad hidráulica relativa (CHR) e índice de vulnerabilidad (IV) en diferentes condiciones de abonos orgánicos. Cada punto representa un valor individual, categorizado por tratamiento.