

RESPUESTAS BIOQUÍMICO-FISIOLÓGICAS DE ESPECIES DE *AGAVE* A LA RESTRICCIÓN DE HUMEDAD

HUGO MAGDALENO RAMÍREZ-TOBIÁS^{1,2,4}, CECILIA B. PEÑA-VALDIVIA² Y J. ROGELIO AGUIRRE³

¹Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, San Luis Potosí, México.

²Botánica, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México, México

³Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, San Luis Potosí, México

⁴Autor para la correspondencia: hugo.ramirez@uaslp.mx

Resumen: En México se encuentra la mayor riqueza de especies de *Agave*, distribuidas en ambientes diversos. Para contribuir con el conocimiento en torno a las formas de tolerar las restricciones de humedad se evaluó el efecto de dos potenciales de agua (Ψ) en el sustrato (-0.7 y -3.5 MPa) durante 14 meses, en invernadero, sobre el crecimiento, la distribución de biomasa, el grosor foliar y el contenido de prolina en dos especies del subgénero *Littaea* (*A. lechuguilla* y *A. striata*) y seis del subgénero *Agave* (*A. americana* var. *marginata*, *A. angustifolia* subsp. *tequilana*, *A. asperima*, *A. cupreata*, *A. duranguensis* y *A. salmiana*), reconocidas por su importancia económica y ecológica. La menor disponibilidad de humedad inhibió la acumulación de biomasa en las ocho especies; no obstante, el crecimiento (número de hojas y cobertura de planta) pudo mantenerse en aquellas más adaptadas a la aridez o con límites de tolerancia ambiental más amplios como *A. angustifolia* subsp. *tequilana*, *A. duranguensis*, *A. lechuguilla* y *A. salmiana*. El Ψ limitante promovió mayor asignación de biomasa a la raíz a expensas de la de las hojas en algunas especies y la duplicación de la prolina radical en las especies del subgénero *Agave*. La modificación de la distribución de la biomasa y el incremento del contenido de prolina, como formas de tolerar la restricción de humedad, sólo se presentaron en algunas de las especies estudiadas. En contraste, el mantenimiento del grosor de la hoja (indicador de turgencia) fue una respuesta general al Ψ limitante. Las especies de *Agave* presentan respuestas fisiológicas y bioquímicas variadas, que reflejan su amplia tolerancia a condiciones ambientales adversas y explican la distribución ecológica amplia del género.

Palabras clave: crecimiento, distribución de biomasa, potencial de agua, prolina, succulencia.

Abstract: Mexico has the greatest richness of *Agave* species, distributed in diverse environments. In order to contribute to the knowledge on ways to tolerate moisture constraints, the effect of two water potential (Ψ) in the substrate (-0.7 and -3.5 MPa) on growth, biomass allocation, leaf thickness and proline content in two species of the subgenus *Littaea* (*A. lechuguilla* and *A. striata*), and six of the subgenus *Agave* (*A. americana* var. *marginata*, *A. angustifolia* subsp. *tequilana*, *A. asperima*, *A. cupreata*, *A. duranguensis* and *A. salmiana*), recognized for its economic and ecological importance, was evaluated during 14 months and under greenhouse conditions. Low moisture inhibited biomass accumulation in the eighth species; despite this, growth (number of leaves and plant coverage) kept in those more adapted to aridity or with broader environmental tolerant limits as *A. angustifolia* subsp. *tequilana*, *A. duranguensis*, *A. lechuguilla*, and *A. salmiana*. The limiting Ψ promoted greater biomass allocation to roots at expense of leaves in some species, and duplication of radical proline in species of the subgenus *Agave*. The modification of biomass allocation and the increase of proline, as forms to tolerate moisture restriction, presented only in part of the species studied. In contrast, maintaining the thickness of the sheet (indicator of turgidity) was a general reaction to limiting Ψ . *Agave* species have diverse physiological and biochemical responses, which reflect its wide tolerance to adverse environmental conditions and explains the wide ecological distribution of the genus.

Key words: biomass allocation, growth, proline, succulence, water potential.

En México se encuentra el 75% de las especies de *Agave* (García-Mendoza, 2002), de las cuales 48 destacan por ser la materia prima de bebidas destiladas como el mezcal, el tequila, el bacanora y otras. Además, al menos 74 especies y 28 taxa infraespecíficos han sido utilizados como alimento

humano y forraje, o materia prima para obtener bebidas fermentadas y fibra (Colunga-GarcíaMarín *et al.*, 2007).

Las adaptaciones de los magueyes les permiten sobrevivir con deficiencias de agua de hasta 80 o 90% de disminución de su contenido tisular de agua (Nobel, 2011). No

obstante, la carencia de agua inhibe el crecimiento, como se ha documentado en *Agave tequilana* (Pimienta-Barrios *et al.*, 2006) y en plántulas de *A. salmiana* (Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2009). Desde el punto de vista ecológico, la supervivencia en condiciones extremas es importante. Sin embargo, cuando los magueyes son cultivados o fomentados con el propósito de ser empleados como materia prima para producir mezcal, la velocidad de crecimiento es una característica importante, pues determina el tiempo en que la planta madurará y podrá ser aprovechada (Sánchez, 1989).

Los magueyes son plantas adaptadas a ambientes secos, tienen hojas suculentas, cutículas gruesas y realizan fotosíntesis tipo CAM. La suculencia y la cutícula gruesa permiten a los magueyes almacenar el agua, así mantienen potenciales de agua (Ψ) elevados en sus tejidos, como ha sido constatado en otras suculentas (Andrade y Nobel, 1997). La apertura estomática nocturna, típica de la ruta fotosintética CAM, permite la absorción de dióxido de carbono cuando la pérdida de agua es poca (Nobel, 2011). La acumulación de prolina en la raíz de plántulas de *Agave salmiana* se ha considerado como una respuesta al estrés hídrico (Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2009); resultados similares se han señalado para *Aloe barbadensis* (Delatorre-Herrera *et al.*, 2010). Se propone que la acumulación de prolina constituye un efecto protector debido a la estabilidad de su molécula, a su capacidad de proteger la integridad de las proteínas y de mejorar la actividad de diferentes enzimas (Szabados y Saviouré, 2009). Por otro lado, el déficit de humedad también promueve cambios en la distribución de biomasa entre órganos (Achten *et al.*, 2010; Erice *et al.*, 2010). Al respecto, se sugiere que un valor mayor del índice raíz/vástago, cuando hay restricción de humedad, es una respuesta favorable para la planta debido a la posibilidad de aumentar la absorción de agua a través del sistema radical y disminuir la pérdida a través del vástago.

Las especies del género se pueden encontrar en ambientes diversos, en altitudes que van desde el nivel del mar hasta los 3,400 m, en sustratos de origen ígneos y marítimos, en climas cálidos y templados, secos y húmedos (García-Mendoza, 2002). Tal variabilidad de ambientes indica un gran éxito ecológico de las especies de *Agave* y sugiere mecanismos de adaptación diversos ante las condiciones ambientales (Eguiarte y Souza, 2007). La respuesta diversa de varias especies de *Agave* a la temperatura se demostró al registrar velocidades de germinación óptimas en intervalos de temperatura más amplios en especies de distribución geográfica amplia como *A. lechuguilla* y *A. salmiana*, y reacciones óptimas del proceso de germinación asociadas con las condiciones térmicas de los sitios de procedencia de las especies (Ramírez-Tobías *et al.*, 2012). Por lo anterior, este estudio tuvo como objetivo conocer el efecto de la disponibilidad de humedad en el crecimiento y otros atributos fisiológicos y bioquímicos en plantas de *Agave*.

Materiales y métodos

Se evaluaron ocho especies de *Agave* con importancia comercial actual o histórica, que han sido empleadas como materia prima para la fabricación de mezcal, como fuente de fibra u ornato y alimento. Las especies seleccionadas provinieron de regiones climáticas distintas, y presentan formas de reproducción y posición sistemática diversa (Cuadro 1).

El estudio se realizó en un invernadero tipo túnel, en el Campus Montecillo del Colegio de Postgraduados, Texcoco, México. Durante los 14 meses de desarrollo del estudio se registraron, en el invernadero, las siguientes temperaturas promedio mensuales: máxima de 47 °C, con variación desde 41 °C en otoño, hasta 51 °C en primavera; mínima de 8 °C, con variación desde 1 °C en invierno hasta 11 °C en verano; y media de 22 °C, que varió de 17 a 25 °C.

Las plantas fueron producidas a partir de semilla. Las semillas fueron sembradas directamente en el sustrato en macetas de polietileno negro con capacidad de 12 litros. Como sustrato se empleó una mezcla de suelo agrícola y grava de tezontle en proporción 3:1. Hasta la emergencia de la segunda hoja lateral, en julio de 2008, se proporcionó el agua suficiente a todas las plantas para mantener el sustrato húmedo. A partir del siguiente mes se formaron dos grupos de plantas: a uno se le proporcionó agua cada tercer día (riego frecuente), con el que se mantuvo el potencial de agua del sustrato (Ψ) en -0.7 ± 0.07 MPa (promedio \pm el error estándar), y al otro se le proporcionó agua con frecuencia y cantidad menores (riego restringido), de manera que el Ψ promedió -3.5 ± 0.41 MPa. En los últimos 6 meses el Ψ de los tratamientos con restricción de humedad disminuyó a menos de -5 MPa. El agua se suministró con un sistema de riego localizado y semiautomatizado hasta cada maceta. El sistema de riego se programó para funcionar de acuerdo con los tratamientos señalados. Para verificar la diferencia entre ambos grupos de tratamientos se recolectaron muestras de sustrato durante el estudio. El Ψ se midió en cámaras psicométricas (Wescor C-52, Inc, Utah, EEUU) conectadas a un microvoltímetro (Wescor HR-33T, Inc, Utah, EEUU), operado en el modo de punto de rocío.

En cada maceta se permitió el crecimiento de tres plantas, excepto cuando la emergencia fue baja, y hubo sólo una o dos. Por esta razón, el número de plantas por maceta fue considerado una covariable. Las plantas se cosecharon entre el 1 y 15 de octubre de 2009. Al momento de la cosecha se registró la biomasa radical húmeda, caulinar y foliar de cada individuo. La biomasa seca de cada componente morfológico se expresó en porcentaje, después de secar muestras de cada uno en una estufa con aire forzado a 80 °C hasta peso constante. La biomasa seca total por planta fue la suma de la biomasa de cada órgano. Con la fracción de biomasa de cada órgano, expresada como porcentaje, se calculó la distribución de biomasa entre los órganos y se estimó el índice raíz:vástago como el cociente entre la biomasa de la raíz y la

Cuadro 1. Clasificación taxonómica y tendencias reproductivas y ambientales de las especies de *Agave*. Basado en: Gentry, 1982; Aguirre *et al.*, 2001; Ruiz-Corral *et al.*, 2002; García, 2004; Conabio, 2006; Illsley *et al.*, 2007. MA: Temperatura media anual. MMF: Temperatura media del mes más frío. MMC: Temperatura media del mes más caliente. s.l.e.: Sin un límite especificado. PPTN: Precipitación media anual.

Subgénero	Especie	Tendencias en reproducción	Variables climáticas			PPTN (mm)	Tipo de vegetación
			MA (°C)	MMF (°C)	MMC (°C)		
<i>Littaea</i>	<i>A. lechuguilla</i> Torrey	hijuelos y semilla	-3 a 22	-3 a 22	s.l.e.	340	matorral desértico rosetófilo
	<i>A. striata</i> Zuccarini	semilla y ramificación axilar	18 a 22	< 18	s.l.e.	287	matorral desértico rosetófilo
<i>Agave</i>	<i>A. americana</i> var. <i>marginata</i> Trelease	hijuelos y semilla	Temperaturas diversas por la dispersión humana			580	hábitats humanizados
	<i>A. asperima</i> Jacobi	hijuelos y semilla	12 a 18	-3 a 18	< 18	450	matorral submontano
	<i>A. cupreata</i> Trelease & Berger	semilla	18 a 22	> 18	s.l.e.	838	bosque de pino y encino, pastizal y palmar
	<i>A. duranguensis</i> Gentry	hijuelos y semilla	12 a 18	-3 a 18	< 18	484	matorral xerófito y bosque de pino y encino
	<i>A. angustifolia</i> subsp. <i>tequilana</i> Valenzuela-Zapata & Nabhan	hijuelos, bulbilos y semilla	> 18	< 18	> 22	950	bosque tropical caducifolio y plantaciones
	<i>A. salmiana</i> Otto ex Salm-Dick	hijuelos, semilla y bulbilos	12 a 22	-3 a 18	> 18	361	matorral crasicaule y matorral desértico micrófilo

suma de la biomasa del tallo y de las hojas. Además, se registró el número de hojas por planta y el grosor de la octava hoja en la zona central, con un pie de rey digital (Mitutoyo. Japón) con precisión de 0.01 mm. Previo a la cosecha, se registró la altura y cobertura de planta con una regla de 60 cm con precisión de 1.0 mm. La altura se midió desde el suelo hasta el extremo superior de la hoja más alta, la cobertura se calculó como el área de un círculo cuyo diámetro fue el promedio de dos mediciones realizadas en forma perpendicular desde la parte superior de la planta.

Se estimó el contenido de prolina en muestras de 4 cm de la parte apical de la raíz con el método descrito por Bates *et al.* (1973). Cada muestra se homogenizó con ácido sulfosalicílico; luego de filtrar, se hizo reaccionar con nihidrina ácida y ácido acético glacial a 100 °C. Después de detener la reacción a 5 °C, la muestra se extrajo con tolueno, y se obtuvo la absorbancia a 520 nm de la fase orgánica. La concentración de prolina en las muestras se calculó mediante una curva de calibración del aminoácido, con concentración máxima de 1,000 nmoles mL⁻¹.

El estudio se realizó en un diseño experimental completamente aleatorio. Se estudiaron los factores: especie de *Agave* con ocho niveles (ver Cuadro 1) y condición humedad del sustrato con dos niveles (riego frecuente y riego restringido, con valores de potencial de agua medio durante el experimento de -0.7 y -3.5 MPa, respectivamente). El análisis de normalidad de los datos se hizo con base en el análisis gráfico de residuales y la prueba Shapiro-Wilk; las variables fueron transformadas cuando el supuesto de normalidad no se cumplió. Una maceta fue considerada la unidad

experimental y el número de plantas por maceta como covariable. Se evaluaron cinco repeticiones. Así, se realizó un análisis de covarianza y, cuando el efecto de la covariable resultó significativo, las comparaciones de medias dentro de cada especie se realizaron considerando el valor ajustado por la covariable con la prueba LSMEANS del programa estadístico SAS. Cuando el efecto de la covariable no fue significativo se realizó el análisis de varianza y la prueba de comparación de medias de Dunnett ($\alpha = 0.05$), al considerarse la media de cada especie obtenida en -0.7 MPa como el testigo. Los análisis se ejecutaron con el programa SAS (SAS Institute, 2002).

Resultados

La biomasa individual, el número de hojas por planta y la cobertura de planta se redujeron significativamente, en promedio para todas las especies, por efecto del Ψ restrictivo del sustrato, de 75 ± 20.1 a 29 ± 7.2 g de materia seca por planta, de 17 ± 2.4 a 13 ± 1.0 hojas por planta, y de 0.09 ± 0.03 a 0.06 ± 0.03 m² por planta. Empero, la altura de la planta en todas las especies no cambió significativamente con la restricción de humedad, como tampoco cambiaron el número de hojas ni la cobertura en algunas especies. Así, el número de hojas por planta de *Agave angustifolia* subsp. *tequilana* y de *A. salmiana* y su cobertura, y la de *A. lechuguilla* y *A. duranguensis* no cambiaron ($P > 0.05$) a pesar del Ψ bajo (Cuadro 2).

La restricción de humedad tendió a duplicar el valor del índice raíz/vástago en *Agave angustifolia* subsp. *tequilana*,

Cuadro 2. Variables de crecimiento y distribución de biomasa de plantas de ocho especies de *Agave* desarrolladas en invernadero con riego frecuente (RF, Ψ medio de -0.7 MPa) y riego restringido (RR, Ψ medio de -3.5 MPa), durante 14 meses.

Especie	¹ Biomasa seca (g pl ⁻¹)		¹ Número de hojas por planta		¹ Cobertura (m ² pl ⁻¹)		Altura de planta (cm)		Índice raíz:vástago	
	RF	RR	RF	RR	RF	RR	RF	RR	RF	RR
<i>A. lechuguilla</i>	16 ± 2.0	11 ± 1.8*	17 ± 1.2	14 ± 1.5*	0.017 ± 0.029	0.013 ± 0.005	15 ± 3.3	15 ± 4.9	0.12 ± 0.003	0.28 ± 0.002*
<i>A. striata</i>	5 ± 1.2	2 ± 1.3*	32 ± 3.3	22 ± 4.7*	0.023 ± 0.003	0.008 ± 0.005*	13 ± 3.1	8 ± 3.8	0.14 ± 0.004	0.24 ± 0.004*
<i>A. americana</i> var. <i>marginata</i>	132 ± 11.8	48 ± 9.3*	14 ± 10.3	91.9 ± 9.6*	0.181 ± 0.003	0.078 ± 0.008*	33 ± 5.2	27 ± 4.9	0.37 ± 0.045	0.31 ± 0.060
<i>A. asperima</i>	74 ± 6.5	30 ± 8.1*	15 ± 2.2	10 ± 2.1*	0.069 ± 0.003	0.030 ± 0.008*	24 ± 3.8	19 ± 5.3	0.23 ± 0.045	0.46 ± 0.018*
<i>A. cupreata</i>	82 ± 8.4	32 ± 9.8*	19 ± 1.7	15 ± 1.5*	0.082 ± 0.006	0.040 ± 0.009*	24 ± 5.4	17 ± 3.5	0.24 ± 0.005	0.18 ± 0.009*
<i>A. duranguensis</i>	171 ± 12.0	27 ± 10.2*	23 ± 4.2	12 ± 4.4*	0.185 ± 0.012	0.115 ± 0.079	33 ± 4.8	35 ± 5.4	0.25 ± 0.028	0.23 ± 0.017
<i>A. angustifolia</i> subsp. <i>tequilana</i>	87 ± 16.8	66 ± 13.9	14 ± 5.3	13 ± 3.4	0.222 ± 0.018	0.208 ± 0.016	34 ± 3.9	39 ± 5.9	0.19 ± 0.019	0.29 ± 0.027*
<i>A. salmiana</i>	35 ± 7.4	18 ± 5.3*	10 ± 1.5	9 ± 2.1	0.043 ± 0.008	0.0320 ± 0.007	20 ± 4.2	18 ± 3.9	0.28 ± 0.029	0.35 ± 0.049
Media	75.3	29.3	17.3	12.6	0.093	0.060	22.5	20.9	0.23	0.29
Fuente de variación	Resultado del análisis de varianza									
Condición de humedad	< 0.0001		< 0.0001		< 0.0001		0.128		< 0.01	
Especie	< 0.0001		< 0.0001		< 0.0001		< 0.0001		< 0.01	
Especie x Condición de humedad	< 0.0001		0.0360		0.0866		0.0510		< 0.01	
Covariable	< 0.0001		0.0485		0.0437		0.3854		N/A	

¹Valores ajustados al número de plantas por maceta, la cual se consideró como covariable. *Diferencia estadística ($P < 0.05$) dentro de cada especie, de la media de RR respecto de la de RF, según la prueba de F (LSMEANS/Slice de SAS). El valor que sigue después del signo ± es el error estándar.

A. asperima, *A. lechuguilla* y *A. striata*. En *A. americana* var. *marginata*, *A. duranguensis* y *A. salmiana* el índice raíz/vástago no cambió significativamente debido al Ψ menor en el sustrato. En contraste, el índice raíz/vástago de *A. cupreata* fue 41% mayor cuando creció con disponibilidad elevada de humedad (Ψ de -0.7 MPa) que cuando creció con -3.5 MPa (Cuadro 2).

Los efectos de la condición de humedad del sustrato y de la especie fueron altamente significativos sobre los porcentajes de biomasa de la raíz y las hojas, y la interacción de ambos factores también fue significativa. Por su parte, el porcentaje de biomasa del tallo fue dependiente de la especie pero no cambió con el Ψ bajo (Figura 1). Los porcentajes de biomasa de la raíz de *Agave angustifolia* subsp. *tequilana*, *A. asperima*, *A. lechuguilla* y *A. striata* fueron 16, 19, 11 y 12, respectivamente, cuando crecieron con riego frecuente; y aumentaron significativamente a 22, 31, 18 y 19, respectivamente, cuando se les restringió el riego. En contraste, los porcentajes de biomasa de las hojas de estas mismas especies disminuyeron también significativamente de 79, 77, 86 y 84 cuando se desarrollaron con riego frecuente; a 73,

65, 79 y 78 cuando estuvieron con riego restringido. Los porcentajes de biomasa seca acumulada en la raíz y en las hojas de *A. americana* var. *marginata*, *A. duranguensis* y de *A. salmiana* se mantuvieron igual en ambas condiciones de humedad del sustrato, con valores promedio de 25 y 71, 20 y 77, y 24 y 73, respectivamente. En *A. cupreata* los resultados fueron contrastantes respecto al resto de especies, ya que el porcentaje de biomasa radical fue mayor ($P < 0.05$) con riego frecuente que con riego restringido, con 19 y 14, respectivamente; y el porcentaje de biomasa de las hojas fue mayor ($P < 0.05$) con riego reducido que con riego frecuente (82 y 78, respectivamente; Figura 1).

El grosor foliar, medido en la parte central de la octava hoja, fue afectado de manera altamente significativa por la especie y la condición de humedad, pero la interacción de los dos factores careció de significación. Sin embargo, sólo en *Agave salmiana* el grosor (6.99 mm) fue menor ($P < 0.05$) cuando creció con un Ψ medio de -3.5 MPa, que con el Ψ medio de -0.7 MPa (8.11 mm). A la vez, *A. salmiana* presentó el grosor foliar mayor ($P < 0.05$) en el grupo de las ocho especies. Sin considerar a *A. salmiana*, el grosor

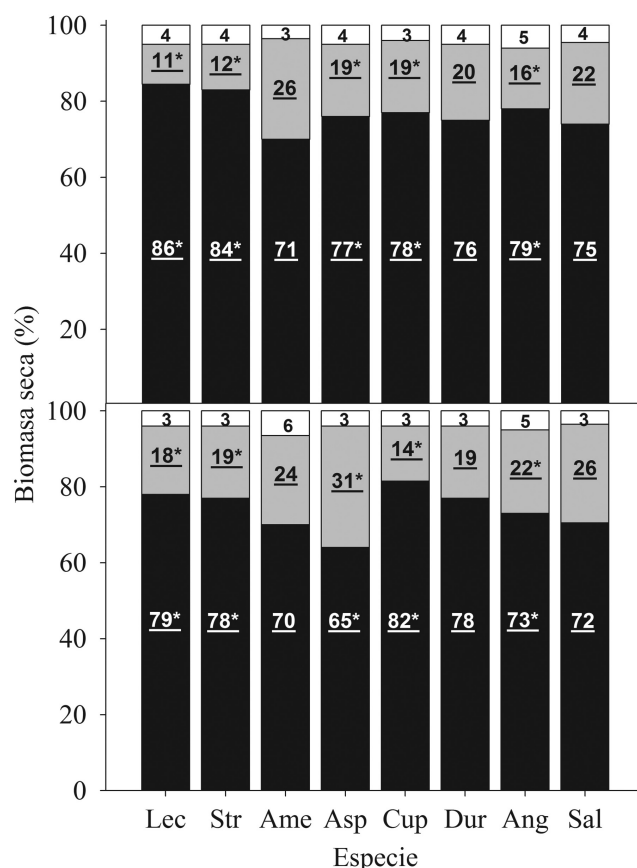


Figura 1. Variación relativa de la biomasa de hojas (■), raíz (■) y tallo (□) en plantas de 14 meses de edad de ocho especies de *Agave* con riego frecuente (-0.7 MPa, gráfico superior) y riego restringido (-3.5 MPa, gráfico inferior), en condiciones de invernadero. Lec: *A. lechuguilla*, Str: *A. striata*, Ame: *A. americana* var. *marginata*, Asp: *A. asperima*, Cup: *A. cupreata*, Dur: *A. duranguensis*, Ang: *A. angustifolia* subsp. *tequilana* y Sal: *A. salmiana*. En las barras se señala el porcentaje de biomasa de cada órgano respecto al total individual. El * indica diferencia estadística debida a nivel de humedad de acuerdo con la prueba de Dunnett ($\alpha < 0.05$).

promedio de la octava hoja varió desde 3.1 y 4.3 mm en *A. striata* y *A. cupreata*, hasta 6.2 y 6.5 mm en *A. duranguensis* y *A. lechuguilla*; en el caso de *A. americana* var. *marginata*, *A. angustifolia* subsp. *tequilana* y *A. asperima* y el grosor medio de las hojas fue 5.2 mm, cercano al promedio de todas las especies (Figura 2).

El contenido promedio de prolina radical de las plantas desarrolladas con riego frecuente (-0.7 MPa) fue 0.52 $\mu\text{moles } 100 \text{ mg}^{-1}$ de tejido seco, sin diferencias entre las especies, excepto en *Agave americana* var. *marginata*, que presentó contenido significativamente menor (0.31 $\mu\text{moles } 100 \text{ mg}^{-1}$). En contraste, con la restricción de humedad la prolina incrementó significativamente, hasta un promedio de 1 $\mu\text{mol } 100 \text{ mg}^{-1}$. El contenido de prolina en la raíz de *A. lechuguilla* y *A. striata* se mantuvo sin cambios significativos debido a la disponibilidad de humedad (Figura 3).

Discusión

Cabe destacar que el Ψ del sustrato, y por lo tanto la disponibilidad de humedad de las plantas mantenidas con riego restringido, alcanzó valores entre -5 y -6 MPa en los últimos cinco meses del estudio (más de la tercera parte del tiempo total de crecimiento evaluado). Los Ψ menores coincidieron con los meses de verano, cuando las temperaturas son más altas durante el año. Así, tolerancia o sensibilidad de las plantas a esas condiciones revela adaptaciones importantes que favorecen su supervivencia.

La inhibición significativa del crecimiento de las plantas con menor disponibilidad de agua puede deberse a la disminución de fotoasimilados aprovechables. El decrecimiento de 325 a 2 mmol m^{-2} de CO_2 asimilado durante 24 h fue observado en *Agave fourcroydes* (Nobel, 1985). También, en *A. angustifolia* subsp. *tequilana* la acumulación ácida nocturna se redujo hasta 10% luego de 30 días de suspender el suministro de agua (Ψ de -1.6 MPa) a plantas de *A. salmiana* menores a un año de edad disminuyó el intervalo nocturno de asimilación de CO_2 a sólo 4 h, en contraste con el de 10 h en plantas con riego (Ψ de -0.39 MPa) (Ruiz *et al.*, 2007). Así, aunque las plantas suculentas están adaptadas a ambientes áridos y pueden mantener algunas funciones fisiológicas, como la asimilación de CO_2 , al utilizar el agua almacenada en sus tejidos (Pimienta-Barrios *et al.*, 2001, 2006; Nobel, 2006), la disponibilidad baja de agua, en términos absolutos y durante periodos largos, sí

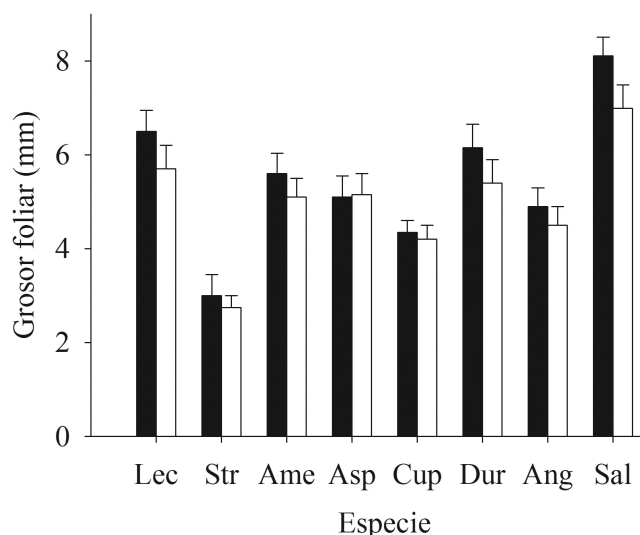


Figura 2. Efecto del riego frecuente (■ -0.7 MPa) y el riego restringido (□ -3.5 MPa) en el grosor de la octava hoja de ocho especies de *Agave* crecidas en macetas en condiciones de invernadero durante 14 meses. Lec: *A. lechuguilla*, Str: *A. striata*, Ame: *A. americana* var. *marginata*, Asp: *A. asperima*, Cup: *A. cupreata*, Dur: *A. duranguensis*, Ang: *A. angustifolia* subsp. *tequilana* y Sal: *A. salmiana*. Las barras verticales indican el error estándar, $n = 5$.

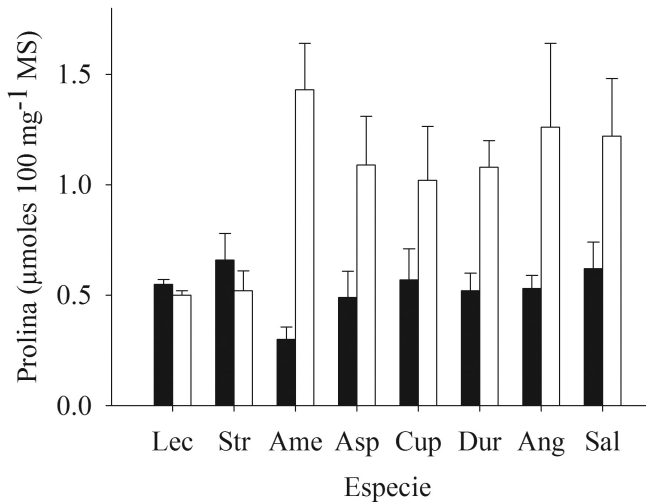


Figura 3. Efecto del riego frecuente (■ -0.7 MPa) y el riego restringido (□ -3.5 MPa) en el contenido de prolina en la materia seca de ápices radicales, en plantas de 14 meses de ocho especies de *Agave* crecidas en invernadero. Lec: *A. lechuguilla*, Str: *A. striata*, Ame: *A. americana* var. *marginata*, Asp: *A. asperima*, Cup: *A. cupreata*, Dur: *A. duranguensis*, Ang: *A. angustifolia* subsp. *tequilana* y Sal: *A. salmiana*. Las barras verticales indican el error estándar; n = 5.

disminuye su crecimiento, pues al abatirse finalmente la reserva de agua la presión de turgencia disminuye (Taiz y Zeiger, 2006).

Los resultados del número de hojas y cobertura mostraron que *Agave angustifolia* subsp. *tequilana*, *A. lechuguilla*, *A. duranguensis* y *A. salmiana*, fueron menos afectadas por la restricción de humedad que las otras especies (Cuadro 2). Con excepción de *A. duranguensis*, estas mismas especies redujeron en menor cantidad su biomasa total por la restricción del riego, al acumular un 78, 70 y 52 % de biomasa, respectivamente, cuando crecieron con menos humedad respecto del máximo en buenas condiciones. La estabilidad del crecimiento de *A. angustifolia* subsp. *tequilana*, *A. lechuguilla* y *A. salmiana* pudo deberse a su capacidad de ajustar sus procesos fisiológicos con independencia de la humedad disponible. La respuesta positiva de *A. lechuguilla* y *A. salmiana* ha sido demostrada en otras condiciones ambientales, como es el caso de los niveles de germinación mayores a 90% en intervalos de temperatura más amplios que en otras especies del género, que van de los 15 a los 33 °C y de los 18 a los 27 °C (Ramírez-Tobías et al., 2012), y en potenciales de agua de -1.0 MPa (Ramírez-Tobías, 2010). Además, se ha documentado que *A. angustifolia*, *A. lechuguilla* y *A. salmiana* son poliploides, lo que podría elevar su capacidad de reaccionar favorablemente a las variaciones ambientales (Palomino et al., 2007).

La asignación mayor de biomasa a la raíz en detrimento de la porción aérea de la planta en *Agave angustifolia* subsp. *tequilana*, *A. asperima*, *A. lechuguilla* y *A. striata* indica la

diferencia en la distribución de biomasa entre los órganos como respuesta al nivel de humedad del sustrato (Cuadro 2; Figura 1). La modificación de la asignación de biomasa sucedió entre la raíz y las hojas, pues el porcentaje de biomasa del tallo fue similar en ambas condiciones de disponibilidad de humedad (Figura 5). Este aumento, provocado por la restricción del riego, coincidió con lo encontrado en algunas plantas suculentas (Nobel, 1988) y en diversas especies, como *Jatropha curcas* (Achten et al., 2010), *Medicago sativa* (Erice et al., 2010) y otras, pero contrasta con lo encontrado por Nobel et al. (1989) en *A. lechuguilla*. La respuesta observada en *A. angustifolia* subsp. *tequilana*, *A. asperima*, *A. lechuguilla* y *A. striata* parece una adaptación a la aridez, ya que el incremento del índice raíz/vástago es considerado como evidencia de resistencia de las plantas al déficit de humedad, pues se favorece el crecimiento del órgano que absorbe agua y se inhibe el de la parte que la transpira (Taiz y Zeiger, 2006).

En contraste con lo anterior, las proporciones de biomasa de la raíz y el vástago de *Agave americana* var. *marginata*, *A. duranguensis* y *A. salmiana* permanecieron sin cambios en ambas condiciones de humedad (Cuadro 2; Figura 1). Esta persistencia de la proporción de biomasa entre los órganos también discrepó con la tendencia de incremento de asignación de recursos a la raíz, mostrada por varias especies (Achten et al., 2010; Erice et al., 2010), y por ello considerada como una respuesta común al déficit de humedad entre las plantas (Taiz y Zeiger, 2006). Con estos resultados se demuestra la respuesta heterogénea entre las especies de *Agave* para asignar recursos a los órganos de la planta en dependencia de la humedad disponible.

La carencia de un patrón en la asignación de biomasa entre órganos mostrada por las especies estudiadas, como respuesta a la restricción de humedad, hace parecer improbable que el aumento de la proporción de biomasa radical sea una forma con la que las especies de *Agave* contrarresten las restricciones de humedad. De las ocho especies, cuatro aumentaron la biomasa radical, tres no mostraron cambios y una disminuyó la biomasa de la raíz como respuesta a la restricción de humedad en el sustrato. Reich (2002) indicó que las evidencias de una modificación en la asignación de recursos entre órganos, debida a la variación de un gradiente ambiental, como la disponibilidad de humedad, no es suficiente para hacer afirmaciones conclusivas, como sí lo son las relacionadas con otros factores como la disponibilidad de nutrientes o de luz. Al parecer, el déficit de humedad, más que incrementar la proporción de la biomasa radical, provoca cambios en la tasa de crecimiento, lo que propicia una interpretación errónea debida a la evaluación puntual en plantas de la misma edad, pero con desarrollo diferente (McConnaughay y Coleman, 1999).

Las plantas suculentas, como las de *Agave*, presentan una reserva importante de agua en las hojas. Debido a eso, la respuesta ante la indisponibilidad de humedad en el suelo

mediante el aumento de raíces para incrementar su absorción parece innecesaria, en tanto que conservar el agua almacenada en sus hojas, raíces y tallos es una respuesta más eficiente. La conservación del agua en estas especies ocurre como resultado de su morfología especializada y la presencia de una cutícula foliar impermeable (Bobich y North, 2009). También, la conservación del agua durante los periodos secos sucede por la contracción de las raíces, obstrucción y cavitación (formación de burbujas) en los tejidos conductores, y la abscisión de raíces absorbentes (Huang y Nobel, 1992; Lüttge, 2010). Lo anterior también permite sugerir que cuanto mayor es la reserva de agua, en condiciones de déficit de humedad, el incremento de asignación de recursos al crecimiento radical es más improbable, lo que podría explicar que especies como *A. duranguensis* y *A. salmiana* hayan sobresalido en este estudio por su succulencia elevada y por no asignar más biomasa a la raíz al ser sometidas a déficit hídrico.

El grosor mayor de las hojas de *Agave duranguensis*, *A. lechuguilla* y *A. salmiana* contrastó con el de *A. angustifolia* subsp. *tequilana* y *A. cupreata* (Figura 2). El grosor de las hojas de las plantas succulentas, como las de *Agave*, se relaciona directamente con el contenido de agua (Vendramini *et al.*, 2002). Así, cuanto más gruesas sean las hojas, la capacidad de almacenamiento de agua es mayor, por lo que es probable que las especies con hojas más gruesas presenten mejor adaptación a ambientes secos. Al respecto, *A. lechuguilla* y *A. salmiana* son especies procedentes de climas con precipitación media anual entre 300 y 400 mm, mientras que *A. angustifolia* subsp. *tequilana* y *A. cupreata* habitan sitios donde la precipitación media anual es alrededor de 900 mm (Gentry, 1982). Esta asociación entre la capacidad de almacenamiento de agua y la precipitación, sugerida para *A. angustifolia* subsp. *tequilana*, *A. cupreata*, *A. lechuguilla* y *A. salmiana*, coincide con la encontrada en *Nopalea cochenillifera* y *Opuntia robusta* subsp. *larreyi* crecidas con disponibilidad de agua ilimitada en hidropónia (Ramírez-Tobías *et al.*, 2007). De acuerdo con Ramírez-Tobías *et al.* (2007), *O. robusta* subsp. *larreyi*, adaptada a ambientes con precipitación media anual similar a la de las regiones donde se localiza *A. salmiana*, presentó cladodios más gruesos con contenido de humedad significativamente mayor que los de *N. cochenillifera*, especie adaptada a climas con precipitación media anual similar a la de las regiones donde se localizan *A. angustifolia* subsp. *tequilana* y *A. cupreata*. A la vez, el grosor menor de la hoja observado únicamente en *A. salmiana* con restricción de humedad, en comparación con la condición de disponibilidad mayor, puede tomarse como evidencia de la plasticidad de esta especie, pues en ambas condiciones el grosor de su hoja fue significativamente el mayor de las especies estudiadas (Figura 2). La estabilidad del grosor de la hoja en la mayoría de las especies, independientemente de la condición de humedad, indica que el agua de la condición de humedad restringida fue empleada

primordialmente para mantener la succulencia. Al respecto, Schulte (2009) señaló que una de las características más sobresaliente de las plantas MAC es su capacidad para absorber y almacenar rápidamente el agua disponible.

El aumento de la concentración de prolina en el tejido apical radical debido a la reducción de agua ha sido observado en especies cultivadas, como *Phaseolus vulgaris*, *Zea mays* (Sánchez-Urdaneta *et al.*, 2003, 2005) y *Oryza sativa* (Hien *et al.*, 2003), pero también en plántulas de *Agave salmiana* (Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2009). Es probable que el aumento de prolina registrado en algunas especies de *Agave* indique también una función de regulación osmótica (Hare y Cress, 1997), la cual se manifestó en mayor crecimiento de la raíz respecto al vástago en *A. angustifolia* subsp. *tequilana* y *A. asperima* (Figura 1). Sin embargo, en *A. lechuguilla* y *A. striata* el incremento en la proporción de biomasa radical no se asoció con el contenido de prolina; y el aumento de prolina en *A. americana* var. *marginata*, *A. duranguensis* y *A. salmiana* no se asoció con un incremento de la proporción de biomasa radical. Así, parece más probable que el aumento de prolina constituya una respuesta protectora, pues la acumulación de este aminoácido favorece la homeostasis celular en condiciones de estrés ocasionado por tensiones ambientales (Szabados y Saviouré, 2009). Además, es posible que la capacidad de las especies del subgénero *Agave* de sintetizar prolina sea una adaptación que no poseen las del subgénero *Littaea*, pues estas últimas se consideran ancestrales en la evolución del género *Agave* (Gentry, 1982).

Los resultados de esta investigación confirman una tendencia de mayor tolerancia al potencial de agua bajo de las especies de climas más secos, con algunas excepciones. *Agave lechuguilla*, *A. salmiana* y *A. angustifolia* subsp. *tequilana* fueron las especies más tolerantes y *A. asperima* y *A. cupreata* las más sensibles. Las primeras tres sólo fueron afectadas negativamente en tres de siete variables en respuesta a la restricción de humedad, mientras que *A. asperima* y *A. cupreata* lo hicieron en cinco. *Agave lechuguilla* y *A. salmiana* están adaptadas a ambientes con precipitación anual baja, de alrededor de 350 mm. En contraste, *A. asperima* y *A. cupreata* están adaptadas a climas con lluvia anual de 450 y 950 mm (Cuadro 1).

Las temperaturas del invernadero también pudieron haber afectado el crecimiento y fisiología de las plantas en estudio; de ser así, la tolerancia de *A. angustifolia* subsp. *tequilana* y la sensibilidad de *A. asperima* y de *A. cupreata* en las condiciones del estudio se complementan; pues, las temperaturas de donde procede *A. angustifolia* subsp. *tequilana* coinciden con las registradas en el invernadero durante el estudio (Cuadro 1). En contraste, las temperaturas media mensual y máxima mensual a las que *A. asperima* está adaptada son menores que las del invernadero, y la temperatura mínima mensual propia para *A. cupreata* es mayor a la registrada durante el estudio; es decir, las temperaturas

altas pudieron haber afectado a *A. asperima* y las bajas a *A. cupreata*. Además, parece que *A. asperima* fue más afectada que *A. angustifolia* subsp. *tequilana*, pese a que ésta última esté adaptada a un clima más lluvioso (Cuadro 1). La tendencia de *A. asperima* a un óptimo fisiológico en temperaturas frescas y la de *A. cupreata* en temperaturas cálidas fue documentada en su germinación (Ramírez-Tobías *et al.*, 2012). Cabe resaltar, que *A. angustifolia* es la especie de *Agave* con distribución geográfica más amplia, lo que está relacionado con su tolerancia a ambientes diversos, y que se evidenció en esta investigación.

Conclusiones

La reducción del crecimiento debida a la disponibilidad restringida de humedad es heterogénea entre las especies del género *Agave*; fue menor en las especies de ambientes con climas más áridos (*A. duranguensis*, *A. lechuguilla* y *A. salmiana*) o con distribución geográfica amplia (*A. angustifolia* subsp. *tequilana*). La respuesta fisiológica entre las especies de *Agave*, que repercute en el crecimiento de las plantas, muestra una gama de niveles ante la disminución del Ψ del sustrato, pues la estabilidad o el aumento del contenido de prolina en la raíz, la estabilidad o disminución del crecimiento de los órganos fueron notablemente desiguales entre las especies. Ya que la restricción de humedad (-3.6 MPa en promedio, con descenso hasta cerca de -6 MPa) aumentó la prolina radicular únicamente de las especies del subgénero *Agave*, y no en el subgénero *Littaea*, además de favorecer el mayor crecimiento de la raíz que de las hojas en cuatro de las ocho especies sin un patrón determinado, y todo lo anterior contrastó con el mantenimiento generalizado de la turgencia. Independientemente de los ajustes o “plasticidad” de los procesos fisiológicos de las especies de *Agave*, las plantas jóvenes del género *Agave* son capaces de sobrevivir hasta 14 meses enfrentando condiciones extremas de falta de humedad con restricciones crecientes de humedad en el suelo (hasta de -6 MPa).

Literatura citada

- Aguirre R.J.R., Charcas S.H. y Flores F.J.L. 2001. *El Maguey Mezcalero Potosino*. Consejo Potosino de Ciencia y Tecnología, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí.
- Andrade J.L. y Nobel P.S. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica* **29**:261-270.
- Achten W.M.J., Maes W.H., Reubens B., Mathijs E., Singh V.P., Verchot L. y Muys B. 2010. Biomass production and allocation in *Jatropha curcas* L. seedlings under different levels of drought stress. *Biomass and Bioenergy* **34**:667-676.
- Bates L.S., Waldren R.P. y Teare I.D. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil* **39**:205-207.
- Bobich E.G. y North G.B. 2009. Structural implications of succulence: Architecture, anatomy, and mechanics of photosynthetic stem succulents, pachycauls, and leaf succulents. En: De la Barrera E. y Smith W.K. Eds. *Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology, A Tribute to Park S. Nobel*, pp. 3-38, Universidad Nacional Autónoma de México, Centro de Enseñanza para Extranjeros, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, México, D.F.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2006. *Mezcales y Diversidad*. 2a. edición. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. (Mapa).
- Colunga-GarcíaMarín P., Zizumbo-Villareal D. y Martínez T.J. 2007. Tradiciones en el aprovechamiento de los agaves mexicanos: una aportación a la protección legal y conservación de su diversidad biológica y cultural. En: Colunga-GarcíaMarín P., Larqué S.A., Eguiarte L.E. y Zizumbo-Villareal D. Eds. *En lo Ancestral hay Futuro: del Tequila, los Mezcales y otros Agaves*, pp. 229-248, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida.
- Delatorre-Herrera J., Delfino I., Salinas C., Silva H. y Cardemil L. 2010. Irrigation restriction effects on water use efficiency and osmotic adjustment in Aloe Vera plants (*Aloe barbadensis* Miller). *Agricultural Water Management* **97**:1564-1570.
- Eguiarte L.E. y Souza V. 2007. Historia natural del Agave y sus parientes: Evolución y Ecología. En: Colunga-GarcíaMarín P., Larqué S.A., Eguiarte L.E. y Zizumbo-Villareal D. Eds. *En lo Ancestral hay Futuro: del Tequila, los Mezcales y otros Agaves*, pp. 3-22, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida.
- Erice G, Louahia S., Irigoyen J.J., Sánchez-Díaz M. y Avíce J.C. 2010. Biomass partitioning, morphology and water status of four alfalfa genotypes submitted to progressive drought and subsequent recovery. *Journal of Plant Physiology* **167**:114-120.
- García E. 2004. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. 5a ed. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- García-Mendoza A. 2002. Distribution of *Agave* (Agavaceae) in Mexico. *Cactus and Succulent Journal* **74**:177-187.
- Gentry H.S. 1982. *Agaves of Continental North America*. The University of Arizona Press, Tucson.
- Hare P.D. y Cress W.A. 1997. Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regulation* **21**:79-102.
- Hien D.T., Jacobs M., Angenon G., Hermans C., Thu T.T., Son L.V. y Roosens N.H. 2003. Proline accumulation and Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase gene properties in three rice cultivars differing in salinity and drought tolerance. *Plant Science* **165**:1059-1068.
- Huang B. y Nobel P.S. 1992. Hydraulic conductivity and anatomy for lateral roots of *Agave deserti* during root growth and drought-induced abscission. *Journal of Experimental Botany* **43**:1441-1449.
- Illsley C., Vega E., Pisanty I., Tlacotempa A., García P., Morales P., Rivera G., García J., Jiménez V., Castro F. y Calzada M. 2007. Maguey papalote: hacia el manejo campesino sustentable de un recurso colectivo en el trópico seco de Guerrero, México. En: Colunga-GarcíaMarín P., Larqué S.A., Eguiarte L.E. y Zizumbo-Villareal D. Eds. *En lo Ancestral hay Futuro: del Tequila, los Mezcales y otros Agaves*, pp. 319-338, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida.

- Lüttge U. 2010. Ability of crassulacean acid metabolism plants to overcome interacting stresses in tropical environments. *AoB PLANTS* plq005, doi:10.1093/aobpla/plq005 (consultado Julio 2010)
- McConnaughay K.D.M. y Coleman J.S. 1999. Biomass allocation in plants: Ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology* **80**:2581-2593.
- Nobel P.S. 1985. PAR, water and temperature limitations on the productivity of cultivated *Agave fourcroydes* (henequen). *Journal of Applied Ecology* **22**:157-173.
- Nobel P.S. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Nobel P.S. 2006. Parenchyma-chlorenchyma water movement during drought for the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus*. *Annals of Botany* **97**:469-474.
- Nobel P.S. 2011. *Sabiduría del desierto, agaves y cactus: CO₂, agua, cambio climático*. 2a ed. Biblioteca Básica de Agricultura, Texcoco.
- Nobel P.S. y Valenzuela A.G. 1987. Environmental responses and productivity of the CAM plant, *Agave tequilana*. *Agricultural and Forest Meteorology* **39**:319-334.
- Nobel P.S., Quero E. y Linares H. 1989. Root versus shoot biomass: responses to water, nitrogen, and phosphorous applications for *Agave lechuguilla*. *Botanical Gazette* **150**:411-416.
- Palomino G., Martínez J. y Méndez I. 2007. Variación inter e intra-específica en especies de *Agave* por citometría de flujo y análisis de sus cromosomas. En: Colunga-GarcíaMarín P., Larqué S.A., Eguiarte L.E. y Zizumbo-Villareal D. Eds. *En lo Ancestral hay Futuro: del Tequila, los Mezcales y otros Agaves*, pp. 41-66, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida.
- Peña-Valdivia C.B. y Sánchez-Urdaneta A.B. 2009. Effects of substrate water potential in root growth of *Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck seedlings. *Biological Research* **42**:239-248.
- Pimienta-Barrios E., Robles-Murguía C. y Nobel P.S. 2001. Net CO₂ uptake for *Agave tequilana* in a warm and a temperate environment. *Biotropica* **33**:312-318.
- Pimienta-Barrios E., Zañudo-Hernández J. y García-Galindo J. 2006. Fotosíntesis estacional en plantas jóvenes de *Agave tequilana*. *Agrociencia* **40**:699-709.
- Ramírez-Tobías H.M. 2010. Características bioquímico-fisiológicas de la germinación y desarrollo de plantas jóvenes de maguey (*Agave*) y su relación con la especie, temperatura y potencial de agua del sustrato. Tesis doctoral, Posgrado en Botánica, Colegio de Postgraduados. Montecillo. 110 pp.
- Ramírez-Tobías H.M., Reyes-Agüero J.A., Pinos-Rodríguez J.M. y Aguirre-Rivera J.R. 2007. Efecto de la especie y madurez sobre el contenido de nutrientes de cladodios de nopal. *Agrociencia* **41**:619-626.
- Ramírez-Tobías H.M., Peña-Valdivia C.B., Aguirre R.J.R., Reyes-Agüero J.A., Sánchez-Urdaneta A.B. y Valle G.S. 2012. Seed germination temperatures of eight Mexican *Agave* species with economic importance. *Plant Species Biology* **27**:124-137.
- Reich P.B. 2002. Root-shoot relations: Optimality in acclimation and adaptation or the "Emperor's new clothes"? En: Waisel Y., Eshel A. y Kafafi U. Eds. *Plant Roots, The Hidden Half*, 3a ed, pp. 314-338, Marcel Dekker, Nueva York.
- Ruiz G., Peña-Valdivia C., Trejo L. y Sánchez A. 2007. Reacción fisiológica del maguey (*Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck) a la sequía intermitente. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)*. **24** (Supl. 1):318-325.
- Ruiz-Corral J.A., Pimienta-Barrios E. y Zañudo-Hernández J. 2002. Regiones térmicas óptimas y marginales para el cultivo de *Agave tequilana* en el estado de Jalisco. *Agrociencia* **36**:41-53.
- Sánchez L.A. 1989. *Oaxaca, Tierra de Maguey y Mezcal*. Instituto Tecnológico de Oaxaca, Oaxaca.
- Sánchez-Urdaneta A.B., Peña-Valdivia C.B., Trejo C., Aguirre R.J.R. y Cárdenas S.E. 2005. Root growth and proline content of drought sensitive and tolerant maize (*Zea mays* L.) under different water potentials. *Cereal Research Communications* **33**:697-704.
- Sánchez-Urdaneta A.B., Peña-Valdivia C.B., Trejo C., Aguirre R.J.R., Cárdenas E. y Galicia J.A.B. 2003. Permeabilidad de las membranas radicales de plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado bajo déficit de humedad. *Interciencia* **28**:597-603.
- SAS Institute Inc. 2002. SAS/STAT software, version 9. SAS Institute, Inc., Cary.
- Schulte P.J. 2009. Water transport processes in desert succulent plants. In: De la Barrera E. y Smith W.K. Eds. *Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology: A tribute to Park S. Nobel*, pp. 39-55, Universidad Nacional Autónoma de México, Centro de Enseñanza para Extranjeros, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Campus Morelia, México, D.F.
- Szabados L. y Savouré A. 2009. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science* **15**:89-97.
- Taiz L. y Zeiger E. 2006. *Plant Physiology*. 4th ed. Sinauer Associates. Sunderland.
- Vendramini F., Díaz S., Gurvich D.E., Wilson P.J., Thompson K. y Hodgson J.G. 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist* **154**:147-157.

Recibido: 26 de diciembre de 2012

Aceptado: 27 de marzo de 2013