



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

CAMPUS IZTACALA

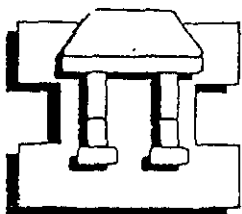
"EVALUACION DE LA ACTIVIDAD MAC DE
Myrtillocactus geometrizans (Martius) Console
EN RELACION AL CRECIMIENTO DEL FRUTO"

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O

P R E S E N T A:
JOSEFINA MELO NAVARRO
PAULO LOPEZ HIDALGO

DIR. BIOL. MANUEL MANDUJANO PIÑA



IZTACALA LOS REYES IZTACALA

FEBRERO DE 1999

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

5-1874



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas

Tesis Digitales

Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©

PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS:

A NUESTRAS MADRES POR SU TIERNO Y
DESINTERESADO APOYO, POR QUE NUNCA
LES FALTO LA FÉ.

A CARLOS Y PEPE POR HACER MÁS
FELICES A NUESTRAS MADRES.

A NUESTROS HERMANOS.

A NUESTROS MAESTROS POR QUE NOS
MOTIVARON A TERMINAR LO QUE HABIAMOS
EMPEZADO.

DEDICADA
A
NUESTROS HIJOS

MELISSA

PAULO

Y

JOSUÉ

INDICE

PAGINAS

	RESUMEN.	
I.	INTRODUCCIÓN.	2
II	OBJETIVOS.	4
2.1	OBJETIVO GENERAL.	4
2.2	OBJETIVOS PARTICULARES.	4
III.	ANTECEDENTES.	5
3.1	METABOLISMO ÁCIDO DE LAS CRASULACEAS.	5
3.1.1	CICLO DEL FLUJO DE CARBÓN DURANTE EL DÍA Y LA NOCHE. LAS CUATRO FASES DEL METABOLISMO ÁCIDO DE LAS CRASULACEAS.	7
3.1.2	ADAPTACIONES MORFOLÓGICAS.	10
3.2	FACTORES AMBIENTALES.	12
3.2.1	TEMPERATURA	12
3.2.2	RADIACIÓN FOTOSINTÉTICAMENTE ACTIVA.	13
3.3	DISTRIBUCIÓN.	14
3.4	CRECIMIENTO DE LOS FRUTOS DE LAS CACTÁCEAS.	15
3.5	DESCRIPCIÓN DE ZONAS ÁRIDAS.	18

IV.	METODOLOGIA	19
4 1	UBICACIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO	19
4.2	PLANTA DE ESTUDIO.	19
4.3	VARIABLES DE RESPUESTA.	24
4.3.1	ACIDEZ TITULABLE.	24
4.3.2	TEMPERATURA CORPORAL.	24
4 3.3	HUMEDAD RELATIVA.	24
4.3.4	TEMPERATURA MÁXIMA Y MÍNIMA	25
4.3.5	RADIACIÓN FOTOSINTETICAMENTE ACTIVA.	25
4 3 6	CRECIMIENTO DEL FRUTO.	25
V.	DISCUSIÓN Y RESULTADOS	26
VI.	CONCLUSIONES	49
VII	RECOMENDACIONES.	50
VIII	BIBLIOGRAFÍA.	51
IX	APENDICE.	56

INDICE DE FIGURAS

Fig. 1 - Resumen de fijación de CO ₂ en plantas MAC.	6
Fig. 2 - Representación de las cuatro fases de MAC descritas por Osmond.	8
Fig. 3 - Patrones de flujo de carbón durante las diversas fases de MAC	9
Fig. 4 - <i>M. geometrizans</i> con fruto en la zona de estudio.	21
Fig. 5.- Frutos de <i>M. geometrizans</i> .	22
Fig. 6 - Plano de ubicación de la zona de estudio.	23
Fig. 7.- Flores y frutos de <i>M. geometrizans</i>	50

INDICE DE CUADROS DEL APÉNDICE

Cuadro 1.- ANOVA de acidez titulable durante el año	54
Cuadro 2.- Análisis de Correlación	58
Cuadro 3.- ANOVA de temperatura corporal vs temperatura ambiente.	59

INDICE DE GRÁFICAS

Gráfica 1.- Precipitación pluvial mensual promedio de 1994 y 1995	26
Gráfica 2.- Registro de precipitación pluvial promedio de 10 años.	27
Gráfica 3 - Porcentaje de humedad relativa en horas críticas	28
Gráfica 4.- Temperatura ambiental en los días de muestreo.	29
Gráfica 5.- Promedio de temperatura máxima mínima durante 11 años.	30
Gráfica 6a - Temperatura corporal promedio vs temperatura ambiental prom.	31
Gráfica 6b.- Temperatura corporal vs temperatura ambiental de julio.	31
Gráfica 7a.- Temp corporal vs parte joven y madura.	32
Gráfica 7b.- Temp corporal vs orientación norte y sur.	33
Gráfica 8 a.- Iluminancia.	34
Gráfica 8 b.- Iluminancia norte y sur.	35
Gráfica 9.- Promedio mensual de temperatura por diez años	36
Gráfica 10 a - Acidez titulable joven y maduro.	37
Gráfica 10 b - Acidez titulable norte y sur	38
Gráfica 11a - Gráfica general que muestra las concentraciones de acidez	39
Gráfica 11b.- Comparación de acidez titulable vs iluminancia.	40
Gráfica 12 - Acidez titulable promedio vs precipitación pluvial.	41
Gráfica 13 a.- Curva de crecimiento por semana.	42
Gráfica 13 b - Curva de crecimiento por días	43
Gráfica 14.- Asincronía reproductiva.	44
Gráfica 15 - Total de frutos de <u>M. geometrizans</u> .	45
Gráfica 16.- Relación promedio de frutos registrado por semana. por orientación.	46

RESUMEN:

El garambullo (*Myrtillocactus geometrizans*) es una cactácea que se encuentra en las zonas semiáridas de gran parte del territorio mexicano, incluyendo la zona de Tehuacán, Puebla, lugar donde se realizó el presente estudio. Es una planta arborescente, ramificada, hasta de 4 m. de altura, con frutos numerosos y pequeños, de sabor agradable que se utilizan como fruta fresca, como pasas o para preparar helados, mermeladas y tartas; por lo que el presente trabajo aporta información del efecto que el ambiente tiene sobre la fisiología fotosintética de esta planta. Evaluando el consumo diurno de ácido málico durante un ciclo anual se analizó la relación con la radiación, la precipitación pluvial, la temperatura, el desarrollo del fruto, la orientación de las ramas y con la parte joven y madura del tallo. Además se registro el crecimiento del fruto para determinar su curva de crecimiento. Encontrándose que la luz influye directamente sobre la acumulación de ácido málico durante la noche, la precipitación pluvial es inversamente proporcional a la acidez titulable y las temperaturas altas durante el día favorece el metabolismo ácido de las crasuláceas (MAC), la orientación de los tallos es determinante para la captación de la radiación, recibiendo mayor radiación las ramas con orientación sur y por lo tanto, es mayor la acumulación de ácidos orgánicos en esas ramas. El inicio de la floración coincide con el mes de mayor acumulación de acidez titulable, la acidez no presenta diferencias entre las partes joven y madura del tallo; por último, los frutos presentan una curva de crecimiento sigmoideal simple, además se observa asincronía reproductiva como una estrategia ecológica ventajosa.

1 INTRODUCCIÓN

La vida sobre la Tierra depende literalmente de la energía derivada del sol. La fotosíntesis es el único proceso de importancia biológica que puede utilizar ésta energía solar. Este proceso ocurre principalmente en el mesófilo, para las plantas superiores. Las células del mesófilo tienen un gran número de cloroplastos, los cuales contienen los pigmentos verdes especializados en la absorción de la luz: las clorofilas. En la fotosíntesis, la energía solar es utilizada por las plantas para la oxidación del agua, con una subsecuente liberación de oxígeno, y la reducción de CO_2 en compuestos orgánicos, principalmente azúcares (Taiz y Zeiger, 1991).

Todos los eucariontes fotosintéticos, desde el alga más primitiva hasta la angiosperma más avanzada, reducen el CO_2 a carbohidratos por el mismo mecanismo básico, el ciclo de Calvin. Muchas especies vegetales, principalmente las que crecen en climas templados, como el girasol, el trigo, el tomate, la espinaca, etc. dependen únicamente de este y se denominan plantas C_3 (Medina, 1984)

Otra vía metabólica asociada con la fijación fotosintética de CO_2 , son las plantas C_4 , y se presentan en plantas de climas tropicales y subtropicales, entre las que se encuentran el maíz, la caña de azúcar y el amaranto que poseen una ruta auxiliar para asimilar el CO_2 , donde el producto primario de la carboxilación es un compuesto de cuatro carbonos, de esta característica se desprende la nomenclatura de fotosíntesis C_4 (op. cit.); y también existen las plantas que presentan el Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (MAC), observado principalmente en especies suculentas y cactáceas que crecen en ambientes desérticos, y cuya característica es la acumulación de ácido málico en su vacuola (Taiz y Zeiger, 1991)

Las plantas caracterizadas como C_3 abren sus estomas durante el día e inicialmente fijan el CO_2 en compuestos C_3 (3-fosfoglicerato) en sus cloroplastos. Aproximadamente el 90% de las angiospermas usan el ciclo C_3 . Las plantas C_4 también abren sus estomas y capturan el CO_2 durante el día, pero sus productos fotosintéticos iniciales son ácidos orgánicos de cuatro carbonos tales como ácido oxalacético y ácido málico, este mecanismo lo presentan únicamente el 1% de las angiospermas usan el ciclo C_4 , pero estas incluyen plantas de importancia comercial como el maíz, varias especies de sorgo y caña de azúcar. Estas plantas tienen porcentajes más altos de captación de CO_2 que las plantas C_3 y tienden a ser favorecidas en ambientes con altas temperaturas, alta radiación fotosintéticamente activa (RFA) y un limitado suministro de agua, estos hábitats están frecuentemente ocupados por monocotiledóneas tropicales. A diferencia de las plantas con fotosíntesis C_3 y C_4 , las plantas MAC pueden abrir sus estomas y capturar CO_2 primario durante la noche, ellas usan una vía bioquímica similar a la de las plantas C_4 por que inicialmente fijan el CO_2 formando un compuesto de cuatro carbonos. Durante el día, las plantas MAC tienden a cerrar sus estomas y usan el ciclo de Calvin para la fijación de CO_2 , este no lo toman de la atmósfera pero se encuentra en el interior de la planta. En particular, el CO_2 fijado durante la noche por las plantas MAC es almacenado en forma de ácido málico y descarboxilado durante el día. Las plantas MAC están presentes en aproximadamente el 10% de las especies de Angiospermas y unas 30 familias incluyendo las *Agavaceae* y la *Cactaceae*, y

plantas vasculares primitivas, como helechos, en Isoetes y en la Clase *Lycopodiatae* presentan este metabolismo. Las especies de angiospermas que usan la vía MAC tienden a estar presentes en regiones áridas y semiáridas donde el estrés hídrico producido por extensas sequías edáficas es algo común. Otras plantas MAC (por ejemplo, muchas epifitas) lo presentan en microhabitats con sequía fisiológica (Nobel, 1988).

Es importante destacar que las zonas áridas y semiáridas ocupan la mayor parte del territorio mexicano y se caracteriza por una evaporación potencial de la superficie del suelo que excede a la precipitación y ésta generalmente es inferior a 500 mm por año (Gómez - Pompa 1985) identificando a las cactáceas como las plantas dominantes en estas zonas, las cuales son para los indígenas fuente de alimento, bebida, medicina y de materia prima para la construcción de viviendas. Los tallos de numerosas cactáceas han sido empleados desde tiempos remotos como alimento del hombre. En la actualidad es muy común el uso de los tallos de especies pertenecientes principalmente a los géneros *Opuntia* "nopalitos", *Nopalea*, *Acanthocereus*, *Melocactus*, *Echinocactus*, *Ferocactus* y *Mammillaria*, y de algunos otros en menor grado, los que se utilizan ya bien como verdura o bien como confites. Los frutos de la mayoría de las especies de esta familia, con excepción de los pertenecientes a la subfamilia *Pereskioideae*, son comestibles (Bravo, 1978). Debido a la escasez de agua la población humana es muy baja en estas regiones, con menos de 20 habitantes por Km² (Gómez - Pompa, 1985) de ahí que se despierte el interés por realizar estudios sobre recursos vegetales de esta zona para que puedan ser mejor utilizados por sus pobladores.

El garambullo (*M. geometrizans*) es una de estas cactáceas que se encuentran distribuidas ampliamente en zonas semidesérticas del país desde Tamaulipas hasta Oaxaca, abundando en los mezquitales de los estados del centro de México, especialmente en Querétaro, Hidalgo, Guanajuato, San Luis Potosí, llegando hasta el sur de Tamaulipas y hasta Guerrero y Oaxaca; por el oeste se extienden hasta Durango, Zacatecas, Jalisco y Michoacán. Los frutos son muy apreciados por su agradable sabor y son objeto de activo comercio, usándose también para preparar refrescos, mermeladas y en forma de pasas (Bravo, 1978).

También se encuentran en Tehuacán, Puebla aunque en menor abundancia que en los estados antes mencionados, no obstante crece en una zona donde los frutos de las cactáceas tienen una gran importancia económica, como las Jiotillas y las Pitayas, al grado que se organizan ferias de la "tuna" en el mes de mayo.

El conocimiento de la fisiología y manejo de este recurso para el beneficio de las comunidades que habitan el valle de Tehuacán, justifica plenamente este trabajo. Por lo que se establecieron los siguientes objetivos

II. OBJETIVOS.

2.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar del metabolismo ácido de las crasuláceas (MAC) en garambullo (*Myrtillocactus geometrizans* (Martius) Console) y su relación con el crecimiento del fruto, en la localidad de Venta Salada, municipio de Coxcatlán, Pue. durante un ciclo anual.

2.2 OBJETIVOS PARTICULARES:

- a) Evaluar la relación entre las fluctuaciones de acidez titulable en la planta, con el desarrollo y crecimiento del fruto de *M. geometrizans* (Martius) Console, en un ciclo anual.
- b) Caracterizar el efecto de la Radiación, Precipitación pluvial, y Temperatura Máxima y Mínima sobre el MAC en *M. geometrizans* (Martius) Console.
- c) Determinar la acidez titulable en *M. geometrizans*, con orientación Norte-Sur en parte joven y madura de la planta.
- d) Relacionar el crecimiento del fruto en *M. geometrizans* con respecto a su orientación.
- e) Obtener el patrón de crecimiento del fruto de *M. geometrizans*.

III ANTECEDENTES.

3.1 METABOLISMO ÁCIDO DE LAS CRASULACEAS (MAC).

El metabolismo MAC no está restringido a la familia *Crasulaceae*, si no que se encuentra en muchas familias de angiospermas. Las plantas MAC están especialmente adaptadas a medios ambientes áridos, las cactáceas son un ejemplo. Los mecanismos de las plantas MAC las habilitan para optimizar el uso del agua. Típicamente, una planta MAC pierde 50-100 g. de agua por cada gramo de CO_2 captado, comparado con valores de 250-300 y 400-500 g. de agua en plantas C_4 y C_3 , respectivamente. Esto en ambientes desérticos, le da a plantas MAC una ventaja competitiva. Parte de esta eficiencia se obtiene al abrir sus estomas durante la noche y cerrarlos durante el día, por lo que esto reduce la pérdida de agua; la asimilación nocturna de CO_2 es efectuada por carboxilación de fosfoenolpiruvato a oxaloacetato, el cual es entonces reducido a malato. El fosfoenolpiruvato es originado de el rompimiento de almidón y otros azúcares por la vía glicolítica. Los ácidos C_4 acumulados como ácido málico en las grandes vacuolas que son típicas, pero no obligatorias, son características distintivas anatómicas de las células fotosintéticas de las plantas MAC. La acumulación de sustancias como ácido málico, es equivalente a la cantidad de CO_2 asimilado en la noche, esto ha sido bien reconocido como una acidificación nocturna del tejido fotosintético (Bonner and Bonner, 1948 citado por Taiz y Zeiger, 1991). Con el comienzo del día, los estomas se cierran, evitando la pérdida de agua y la fijación de CO_2 . Las células de los tejidos fotosintéticos comienzan una desacidificación cuando las reservas vacuolares de ácido málico se han consumido. La descarboxilación es realizada por la acción de NADP enzima málica sobre el malato o de fosfoenolpiruvato carboxiquinasa sobre el oxalacetato. Debido a que los estomas están cerrados, la liberación interna de CO_2 no puede escapar de los tejidos fotosintéticos y en cambio es reducido a carbohidrato por la operación del ciclo C_3 de la reducción fotosintética del carbón. La elevada concentración interna de CO_2 efectivamente suprime la oxigenación fotorespiratoria de la Ribulosa bífosfato y favorece la carboxilación. El ácido de tres carbonos remanente después de la descarboxilación es provisto para ser convertido primero en triosa fosfato y después en almidón o sacarosa, de este modo se recuperan los materiales originales con los que se inició (Taiz y Zeiger, 1991). Se puede observar en la Fig. 1 un resumen de la fijación de CO_2 en plantas MAC.

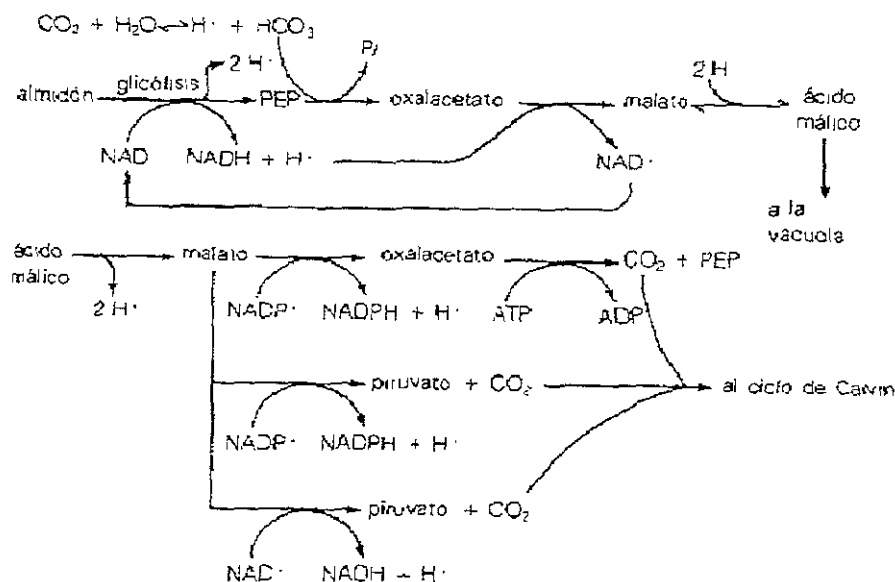


FIGURA 1. RESUMEN DE LA FIJACION DE CO_2 EN PLANTAS MAC

Tomado de Salisbury y Ross, 1992

Una de las adaptaciones ecofisiológicas para ambientes áridos o con estrés hídrico es el metabolismo MAC. Este es el único proceso fisiológico y bioquímico estudiado a fondo que está específicamente relacionado con el balance de agua (Kluge y Ting, 1978, citado por Ting, 1989). Durante la fotosíntesis en MAC, los estomas están abiertos en la noche y cerrados durante el día. Sin embargo, todo el CO_2 captado del exterior y toda el agua perdida ocurren durante la noche. Como consecuencia, las plantas MAC pierden mucho menos agua que la mayoría de las plantas porque los estomas están abiertos en la noche cuando la demanda evaporativa es más baja que lo que sería durante el día. Se han planteado los siguientes criterios para determinar si las plantas son de tipo MAC:

- (1) Suculencia, pero no necesariamente en el sentido horticultural: Parece ser un requerimiento grandes células del clorénquima suculento con grandes vacuolas con almacenamiento central, acompañadas por un reducido espacio aéreo intercelular. Las vacuolas y la suculencia están relacionadas con el almacenamiento de ácidos orgánicos y no necesariamente al almacenamiento de agua.
- (2) Los estomas se abren en la noche y se cierran durante el día, y así la mayor absorción de CO_2 y pérdida de agua ocurren en la noche.

- (3) Una masiva fluctuación diurna de acidez titulable se atribuye al ácido málico, que es el 90% de los ácidos orgánicos, con una recíproca fluctuación de almidón.
- (4) Una alta actividad de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa y de las enzimas de descarboxilación como son la enzima del malato y fosfoenolpiruvato carboxiquinasa (Ting, 1989).

Un aspecto interesante de algunas plantas MAC es su habilidad de cambiar la forma de fijación de CO_2 dentro del mismo individuo, dependiendo de la disponibilidad de agua y la edad de los tejidos fotosintéticos. Diferentes formas de expresión de las MAC han sido descritas. La primera ha sido descrita como "MAC idling" y fue descrita en *Opuntia basilaris* por Szarek et al (1973). Estas plantas durante periodos de sequía cierran sus estomas completamente y detienen la fijación nocturna de CO_2 , pero continúa presentando fluctuaciones en las concentraciones de ácido orgánico como un resultado de la reasimilación de CO_2 generado por la respiración. Algunas plantas suculentas pueden presentar fluctuaciones en las concentraciones de ácidos orgánicos aunque la fijación de CO_2 se lleve a cabo durante el día. El incremento nocturno de ácido aparece como resultado de la reasimilación del CO_2 producido por la respiración. Otra variante llamada "MAC cycling" parece ser intermedia, en términos evolutivos, entre las plantas con metabolismo C_3 estricto y las "MAC estrictas". Rayder y Ting (1981) encontraron que las plantas adultas de *Pereskia aculeata* se comportaba como C_3 cuando crecía bajo una adecuada humedad, pero tendía a acumular ácidos orgánicos en la noche cuando crecía bajo condiciones de estrés de humedad. Monson (1989) sugirió esta especie como un ejemplo de MAC facultativa (Altesor et al 1992). El término MAC facultativa puede ser usado de preferencia, para describir el potencial para poder alcanzar una expansión en su equipamiento bioquímico de MAC en respuesta a los cambios en el ambiente en un periodo corto, comparado con el ciclo de vida de los tejidos fotosintéticos (Barber y Baker, 1985).

3.1.1 CICLO DEL FLUJO DE CARBÓN DURANTE EL DÍA Y LA NOCHE LAS CUATRO FASES DE MAC.

Para estudiar el ciclo de flujo de carbono durante el día y la noche es conveniente discutirlo en términos de las cuatro fases de intercambio de gas reconocidas por Osmond (1978), como se muestra en la Fig. 2 y 3.

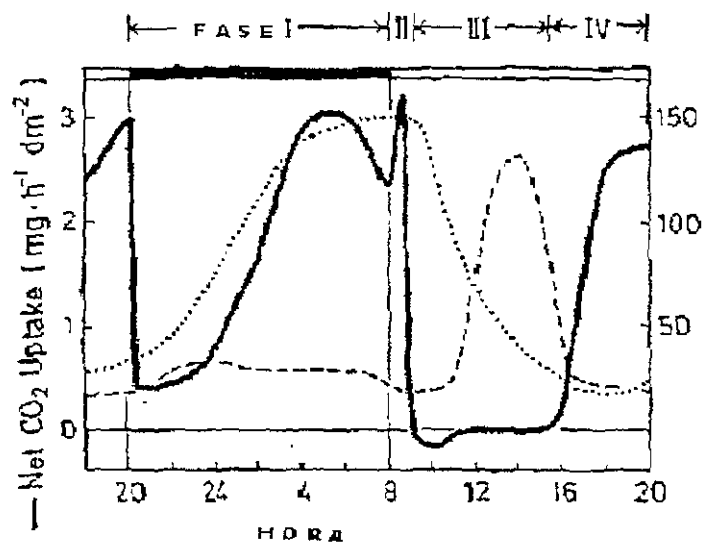


Figura 2 Representación de las cuatro fases de MAC descritas por Osmond. Las cuatro fases están indicadas arriba de las curvas. Consumo de CO₂ —: ritmo de ácido málico .., resistencia estomática-----, tomado de Ting y Gibbs, 1982.

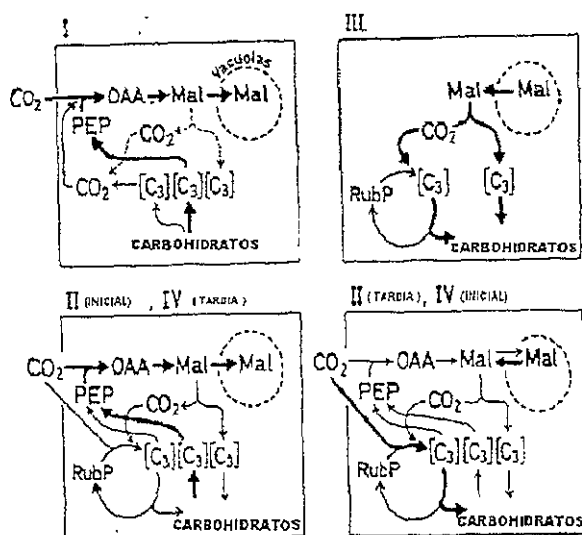


FIG 3 PATRONES DE FLUJO DE CARBON DURANTE LAS DIVERSAS FASES DE MAC. Tomado de Ting y Gibbs, 1982.

El periodo nocturno constituye la fase I, cuando el CO_2 es capturado de la atmósfera y asimilado por la enzima PEP carboxilasa, con el sustrato de tres carbonos el fosfoenol piruvato (PEP) inicia el almacenamiento de carbohidratos por glicolisis. La fijación nocturna de CO_2 da como resultado la síntesis de ácido málico (y también de ácido cítrico como en algunas plantas MAC: Lüttge, 1988, citado por Tobin, 1992), el cual se acumula en una gran vacuola central de las células del clorénquima.

Al iniciar el periodo de luz, un incremento transitorio en el comportamiento estomático y en la captura del CO_2 puede presentarse en la fase II. Durante este tiempo, tanto la PEP carboxilasa y la RubisCO están activas para la carboxilación. El volumen de ácido málico concentrado en los tejidos permanece constante por un corto tiempo después de iniciar el fotoperiodo, pero empieza a declinar después de que el CO_2 capturado alcanza su máxima tasa.

Como los estomas permanecen cerrados, el flujo de ácido málico de la vacuola alcanza su máxima tasa en la fase III. El malato es descarboxilado en el citoplasma por una enzima málica o por el PEP

carboxiquinasa, dependiendo de la planta en cuestión. Con los estomas cerrados las concentraciones de CO_2 pueden alcanzar valores sobre 4% (v/v) en los espacios intracelulares. La actividad de RubisCO de carboxilación para fijación de CO_2 es maximizada y su actividad oxigenasa fotorespiratoria es suprimida. Es característica la disminución del contenido de ácido málico por descarboxilación, aquí la fotosíntesis depende enteramente del carbón disponible de la descarboxilación del ácido málico que se encontraba almacenado dentro de la vacuola, donde el CO_2 producto de la descarboxilación entra al ciclo de Calvin (Ting y Gibbs, 1982).

Bajo condiciones ambientales adecuadas, por ejemplo un adecuado suministro de agua, intensidad luminosa suficiente, los estomas pueden abrirse nuevamente hacia el final del periodo de luz en la fase IV, cuando la acumulación nocturna de ácido málico se ha descarboxilado y la concentración intercelular de CO_2 ha declinado. La fijación de CO_2 externo se presenta vía Rubisco, y la sensibilidad de O_2 de intercambio de CO_2 tesufican de una actividad fotorespiratoria en ésta fase (Osmond y Björkman, 1975). Sin embargo, PEP carboxilasa es también activa catalíticamente en ésta fase, como indican datos de espectrometría de masas en patrones clasificados (Ritz et al., 1986, Osmond et al., 1988), aunque la acumulación vacuolar de malato no inicia hasta el periodo nocturno (Tobin, 1992)

La fase IV representa el momento antes del final del periodo de luz, cuando, en presencia de un potencial hídrico en el tallo con tendencia a ser positivo, los estomas pueden estar abiertos y el CO_2 externo capturado. Esta fase empieza después de que el ácido málico nocturno almacenado ha sido consumido. La existencia de la fase IV depende de un adecuado periodo de luz y de condiciones ambientales las cuales permitan un rápido consumo de ácido málico, como pueden ser la radiación fotosintéticamente activa (RFA) y temperatura (Ting y Gibbs, 1982).

El flujo metabólico cambiante de carbono en estas cuatro fases de MAC es asociado con el complejo orden de controles cinéticos en la actividad enzimática. Esto se aplica tanto a las enzimas clave de las vías de carboxilación y descarboxilación, así como del transporte del metabolito mediador entre los compartimientos intracelulares. Bajo el entendimiento, aún incompleto de estos mecanismos de control, pero recientemente determinadas las características metabólicas de las plantas CAM que se distinguen de las plantas convencionales C_3 (Tobin, 1992).

3.1.2 ADAPTACIONES MORFOLOGICAS

La razón por la cual las plantas MAC están particularmente aptas para condiciones de periodos de estrés hídrico, incluye modificaciones y atributos relacionados con la bioquímica y fisiología de MAC y de las formas de vida de las suculentas. Algunas de las modificaciones morfológicas más representativas son

- a) ausencia de periderma por grandes períodos de tiempo;
- b) gran desarrollo de la cutícula para incrementar la resistencia a la pérdida de agua.
- c) presencia de estomas en toda la superficie, pero en muy baja densidad;
- d) presencia de un delgado clorénquima inmediatamente por debajo de la epidermis;
- e) presencia de grandes vacuolas en el clorénquima con numerosos y grandes cloroplastos;
- f) ausencia de fibras del floema primario.
- g) agrandamiento de la médula en los tallos para almacenamiento de agua y almidón (Gibson, 1982).

Como otras plantas, las raíces de las cactáceas fijan la planta al suelo y absorben agua y nutrientes del sustrato. Las raíces de la mayoría de las cactáceas tienden a ser poco profundas. Por esto, la mayoría de las raíces de las cactáceas se encuentran de 3-15 cm bajo la superficie del suelo. Las raíces están cubiertas por una epidermis generalmente de una capa de células gruesas. Las raíces finas proyectadas de las células epidérmicas incrementan el área disponible de absorción para agua y nutrientes. También se presentan asociaciones micorrízicas que incrementan la eficiencia de la superficie de la raíz. Una muy interesante respuesta ambiental de las cactáceas es la inducción de "raíces de lluvia" cuando el potencial hídrico del suelo en la zona de la raíz tiende a ser positivo por precipitación o por riego artificial (Nobel, 1988).

Una función primaria de los brotes de plantas es la fotosíntesis, en esto las cactáceas no son la excepción. Aún el clorénquima de las cactáceas excepto las que tienen hojas, son con más razón distintas de las plantas que no son suculentas en que usualmente tienen de diez a veinte capas de células que contienen clorofila, en contraste con la mayoría de las plantas que presenta de tres a cinco capas. Otra característica distintiva del clorénquima es la presencia de agregados de cristales de oxalato de calcio, llevando a altos niveles de calcio en los tallos de manera anormal en la mayoría de las cactáceas. El clorénquima en la parte externa presenta la epidermis, la cual es generalmente una capa unicelular y está cubierta por una cutícula impermeable que es usualmente de 2-10 μm de grueso. Directamente bajo la epidermis está un tejido de una a unas cuantas capas de células, terminando en la hipodermis, la hipodermis es gruesa pero flexible, proveiendo al tallo de las cactáceas con una "piel" que puede expandirse o contraerse con el almacenamiento o pérdida de agua. La epidermis se caracteriza por presentar escasez de estomas al grado de que en cinco especies de *Opuntia* su frecuencia estomatosa es de 30 a 62 estomas por mm^2 . Las hojas varían considerablemente en cactáceas, unas largas como en *Pereskia* de la familia *Pereskioideae* a relativamente pequeñas y *Quiabentia* en la *Opuntioideae* o están esencialmente ausentes en la mayoría de las especies de la Subfamilia *Cactoideae* (Nobel, 1988). Los tallos de los cactus tienden a ser más bien cilíndricos, como en las biznaga *Ferocactus acanthodes* y el garambullo *M. geometrizans*; o pueden tener una serie de segmentos de tallo, como las pencas de nopal *Opuntia ficus indica*. Otra característica única y prominente de los cactus es

la areola, porción del tallo de forma regular donde se puede dividir las células para producir espinas y otras estructuras(Nobel, op cit).

3.2 FACTORES AMBIENTALES

La mayoría de las plantas MAC se encuentran en dos tipos de ambientes los semidesérticos y los hábitats epífitos de los trópicos húmedos. Ambos tipos de hábitats son caracterizados por una regular sucesión de períodos de sequía y períodos de lluvias intermitentes y los otros factores mencionados a continuación (Barber y Baker, 1985).

3.2.1 TEMPERATURA

Los factores ambientales influyen mucho sobre las especies MAC. Tanto las temperaturas del día como de la noche influyen grandemente en la asimilación del carbón. Los días calientes y las noches frías favorecen la fijación nocturna del CO_2 y la descarboxilación del ácido málico durante el día. (Ting, et al., 1967 citado en Barber y Baker, 1985). Por otra parte Osmond (1978) menciona también, que las altas intensidades de temperatura y de luz incrementan la proporción de desacidificación y pueden por lo tanto incrementar la cantidad de CO_2 asimilado en la fase 4 y 1, la cual a su vez incrementa el abastecimiento de carbohidrato disponible para la síntesis de ácido en el siguiente período oscuro. En muchas especies, la temperatura de día por arriba de 25°C resulta en un flujo de CO_2 a lo largo del día evidentemente por que el cierre de los estomas es ineficiente para retener el CO_2 liberado del ácido málico. Sobre este mismo aspecto Nobel y Hartsock (1978) refieren que variando la temperatura diurna sobre la hoja de 20 a 37°C y una temperatura nocturna constante de 15°C causó relativamente pocos cambios en el incremento nocturno de acidez titulable. Pero se ha reportado que existe una gran dependencia del incremento de ácido málico nocturno sobre la temperatura diurna, esto se observó en *Kalanchoe blossfeldiana*. En forma similar en hojas de *Ananas comosus* durante el día decreció marcadamente la acidez titulable cuando la temperatura se redujo por debajo de los 25°C (Nobel y Hartsock, 1978).

3.2.2 RADIACIÓN FOTOSINTÉTICAMENTE ACTIVA.

La luz está compuesta de fotones, algunos de los cuales los pueden absorber los pigmentos fotosintéticos de los cloroplastos (la clorofila). Por tal motivo, a la cantidad de luz incidente sobre una superficie por unidad de tiempo se le denomina *flujo de fotones fotosintéticos* o *Intensidad de Flujo Fotónico* (PPF). La PPF se aplica únicamente a los fotones con longitud de onda en la región visible del espectro, región donde la clorofila absorbe fotones para realizar la fotosíntesis. Aunque la medida más aceptada en la actualidad es la PPF.

Durante la noche el CO_2 es captado de la atmósfera y almacenado como ácido málico, al día siguiente, el CO_2 es liberado a través de la desacidificación que aparece después de prolongados periodos de obscuridad, es claro que, bajo un régimen de luz diurna normal, la luz juega parte importante en el proceso de liberación de CO_2 del ácido málico (Borrow and Cockburn, 1982). Por otro lado Nobel y Hartsock (1983) mencionan además que estudios de campo sobre cactáceas han mostrado que el CO_2 neto captado o la acumulación de ácido en la noche está 90 % saturado cuando la Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) total del día, incidente sobre los tallos es de 20 a 40 mol m^{-2} día.

Las plantas MAC son claramente distintas de las plantas C_3 y C_4 , en que la mayoría del CO_2 captado por estas se presenta durante la noche cuando no hay luz y por lo tanto no hay fotosíntesis. Para las plantas C_3 y C_4 , un valor instantáneo de RFA en el campo durante el día puede ser relacionado con la tasa de CO_2 captado en el mismo momento. Esto contrasta con las plantas MAC, porque los niveles instantáneos de RFA no pueden ser relacionados con la captación neta de CO_2 en un momento particular de la noche. Para las plantas MAC, la RFA total diaria es más relevante que el total de CO_2 captado de noche. La RFA y la morfología de agaves y cactáceas está interrelacionada. El arreglo de las superficies fotosintéticas limitan la intercepción de la RFA y por lo tanto la captación de CO_2 y la productividad. Por otro lado, los niveles de RFA influyen en la orientación del tallo y en la producción de nuevos tallos. Si se incrementan los niveles de RFA durante el día se acelera la ruptura del ácido málico y la incorporación fotosintética de la liberación interna del CO_2 (Barber y Baker, 1985), también se incrementa la captación nocturna de CO_2 y su acidificación (Nobel, 1985).

Osmond (1978) cita que las altas temperaturas y la intensidad luminosa incrementan la tasa de desacidificación y pueden también estimular la asimilación nocturna de CO_2 , lo cual en su momento, aumenta la disponibilidad de carbohidratos. La orientación de la superficie de la planta afecta críticamente la intercepción de la RFA y por tanto influencia la fotosíntesis. Tal orientación, con respecto al destello directo de RFA es fijado durante el desarrollo de los tallos abultados de algunas plantas MAC como las cactáceas. Si los tallos son rígidos y opacos, los diferentes lados son expuestos completamente a ambientes de radiación distintos; por lo tanto hacen diferentes contribuciones de la ganancia neta del carbón en la planta. Además el RFA total es a menudo limitado por la captación del CO_2 para plantas MAC, aun en los desiertos con

ambientes de alta radiación. Bajo condiciones donde la luz se está controlando, la RFA total incidente sobre una penca (o tallo), puede ser usada para predecir su productividad. Durante una noche con temperaturas bajas a moderadas y un tejido con un potencial de agua suficiente para apreciar la apertura estomática en una planta MAC, la cantidad de ácido nocturno acumulado puede ser relacionado cuantitativamente del total de RFA recibido durante el día (Nobel, 1982).

Nobel (1980) (citado por Woodhouse et al. 1980), ha observado que los tallos geométricos y la orientación de ciertas cactáceas puede ser interpretado como adaptaciones para incrementar la intercepción de RFA. Nobel (1985) menciona que debido a que las hojas son opacas, la orientación de cada superficie puede considerarse en orden para predecir su productividad. La orientación de la hoja afecta críticamente los efectos de absorción de RFA y también de su fotosíntesis (Monsi y Saerí, 1953, citado por Woodhouse et. al., 1980).

Un aspecto importante de la morfología de las cactáceas que puede ser examinado desde el punto de vista de las respuestas de la PPF es la superficie con costillas que presentan la mayoría de las cactáceas, característica que presentan las plantas de estudio. Aparentemente las costillas son una ventaja para las cactáceas en la medida en que proveen mayor superficie de intercepción de PPF por un diámetro dado. Sin embargo, la principal influencia de las costillas puede ser la facilidad de los tallos para incrementar su volumen como acordeón en respuesta a los cambios en el almacenamiento de agua, o de incrementar el diámetro de la planta para dar más masa por unidad de altura y, por medio de esto, incrementar la RFA captada (Nobel, 1982)

3.3 DISTRIBUCION DE LAS PLANTAS MAC

El MAC se presenta en 15,000 a 20,000 especies, perteneciente a 25 familias tanto de dicotiledonias como de monocotiledonias. Siendo la familia con mayor número de especies MAC la *Orchidaceae* seguida de la *Cactaceae*, *Crasulaceae*, *Aizoaceae*, *Bromeliaceae*, *Asclepiadaceae* y *Euforbiaceae*, entre otras (Winter et al., 1983. Citado en Barber y Baker, 1985)

Ahora hay muchas familias de plantas con flor que sabemos tienen especies MAC. En algunas familias este metabolismo parece ser casi exclusivo como en las *Cactaceae*, *Agavaceae* y *Crasulaceae*. Así también sabemos, todas las suculentas del sur de África, Liliaceae y Euforbiaceae son MAC. En algunas familias, está restringido a uno o solo unos cuantos géneros. Por ejemplo, muchas especies suculentas del género *Senecio* (o *Kleinia*) de los *Asteraceae* son MAC. En las *Vitaceae*, algunos *Cissus* también presentan esta vía metabólica. En las *Geraniaceae*, algunas especies de *Pelargonium* son MAC. Hay unas pocas especies suculentas de *Oxalis* y dos generos conocidos en las *Cucurbitaceae* son MAC. Además muchas de las

Potulacaceae y *Aizoaceae* son. Unas pocas especies suculentas en las *Asclepiadaceae* se sabe que son MAC, incluyendo las especies epífitas. Las especies suculentas de *Plectranthus* en la *Labiatae* son MAC y la pequeña familia endémica de Madagascar la *Didiereaceae*, parece ser MAC.

Las Hemiepífitas del género *Clusia* en las *Clusiaceae* es el único árbol verdadero dicotiledonio conocido con fluctuaciones de acidez. Sin embargo las plantas sin flores, *Welwitschia* tiene aspectos de este metabolismo, así como *Isoetes* y dos géneros de helechos, *Drymoglossum* y *Pyrrosia*. Indudablemente unas pocas familias más de plantas con flor con un metabolismo MAC, pueden ser descubiertas, pero probablemente gran parte de ellas ahora son conocidas (Ting, 1989).

La mayoría de las especies MAC se encuentran en los desiertos y regiones áridas o cerca de los trópicos (Kluge y Ting, 1978, citado por Ting, 1989).

Son muy comunes en los desiertos de Sudáfrica, la región Mediterránea y los desiertos de Norte y Sudamérica, ninguna se presenta en los desiertos fríos de Asia. Recientemente se ha conocido que muchas de las plantas suculentas epífitas de los trópicos son MAC también. Los epífitos tienden a crecer en ambientes deficientes de agua por lo tanto MAC no es inesperado (Sinclair, 1984, citado por Ting, 1989).

3.4 CRECIMIENTO DE LOS FRUTOS DE LAS CACTACEAS

El crecimiento del fruto es una función del incremento del volumen (o peso). Aunque la mayoría de los frutos se aproximan a una esfera, algunos se desvían de esta forma. El diámetro es, generalmente, una mala medida del crecimiento del fruto, ya que no está linealmente relacionado con el volumen o peso del mismo. (Por ejemplo, 1 cm de incremento sobre 2 cm de diámetro de fruto representan un incremento en volumen de 10 cm³, mientras que el mismo aumento del diámetro de fruto cuando éste tiene 8 cm representa un incremento en volumen de más de 110 cm³). No obstante, puede ser una medida de utilidad cuando el diámetro de un fruto está suficientemente relacionado con un estado de desarrollo. Para obtener una medida exacta del crecimiento estacional de un fruto, el mejor procedimiento es etiquetar un determinado número de frutos en la planta y medir periódicamente su diámetro o circunferencia que, posteriormente, se transformara en el volumen correspondiente (Westwood, 1982).

Con muy pocas excepciones (el kiwi, por ejemplo), el crecimiento de los frutos, desde la antesis hasta que alcanza la madurez, describe una curva de tipo sigmoide o, doble sigmoide (Grange, 1993). Una curva sigmoide es aquella que presenta inicialmente un crecimiento lento pero después se incrementa linealmente, en cambio la doble sigmoide se caracteriza por dos periodos de crecimiento rápido separados por un periodo de crecimiento lento (Kuti, 1992).

En general, la pulpa de los frutos de las cactáceas, integrada por los funículos de las semillas que al madurar se llenan de líquidos azucarados, constituyen un alimento fresco y dulce, muy gustado en el país. Su importancia alimenticia radica en su alto contenido de azúcares y de cantidades considerables de vitamina B, C y E. Las numerosas especies de cactáceas que producen frutos utilizados por el hombre como alimento pertenecen principalmente a los géneros *Pereskopsis*, *Opuntia*, *Hylocereus*, *Escontria*, *Heliabravoa*, *Pachycereus*, *Stenocereus*, *Carnegiea*, *Machaerocereus*, *Neobuxbaumia*, *Myrtillocactus*, *Polaskia*, *Echinocereus*, *Ferocactus* y *Mammillaria*, pero de mayor importancia económica por ser los más utilizados son los de *Opuntia*, *Hylocereus* y *Stenocereus*; frutos conocidos comúnmente como tunas y pitayas (Bravo y Sánchez, 1991).

Después del cuajado, que sigue a la polinización y a la fecundación, el fruto es todavía muy pequeño existiendo muchos factores que pueden afectar a la velocidad de crecimiento y a su tamaño final. Este crecimiento puede ser medido por el aumento de volumen, peso seco o peso fresco. Es importante describir el tipo de curva de crecimiento estacional, así como algunos de los factores que influyen, en el mismo. El conocimiento del crecimiento del fruto y de los factores que lo afectan es un requisito necesario para poder entender el efecto previsible de técnicas como la fertilización, la poda, la aplicación de reguladores de crecimiento y el aclareo de los frutos así como para predecir el tamaño final del fruto (op cit).

Huerta (1998) cita que los frutos de las cactáceas son de gran importancia económica, y resalta algunos puntos relevantes del desarrollo de los mismos:

- a) Floración. La iniciación floral depende de la acción de factores internos y externos que varían con la especie, como pueden ser, hormonas producida por la planta y transportada a las yemas, y/o la relación de nutrientes.
- b) Polinización, fecundación y cuajado de los frutos. Una vez realizada la polinización, el tubo polínico atraviesa el estilo, penetra por el micropilo y tiene lugar la fecundación de la oosfera. El estímulo hormonal del joven embrión en desarrollo impide la abscisión del fruto y da lugar a un engrosamiento del ovario y de los tejidos adyacentes dentro del fruto en desarrollo. El cuajado viene acompañado por el marchitamiento de los pétalos y, en muchas plantas, el desprendimiento de las anteras y el cáliz. No cuajan todas las flores en la mayoría de las plantas, aunque cada flor sea polinizada y la planta se encuentre en buen estado sanitario.
- c) Crecimiento. Después del cuajado, el fruto es todavía muy pequeño existiendo muchos factores que pueden afectar a la velocidad de crecimiento posterior y a su tamaño final. Este crecimiento puede ser medido por el aumento de volumen, peso seco o peso fresco. El crecimiento de las células comienza en un determinado momento del periodo de la división celular y continúa a un ritmo rápido. Los espacios de aire intercelulares están ausentes o son muy pequeños en el momento de la floración y aumentan al máximo al mismo tiempo que crecen las células, permaneciendo relativamente constantes durante el resto de la estación.

Los estudios efectuados en frutos de cactáceas son muy escasos, de los cuales la mayoría están enfocados al género *Opuntia*, seguidos por los estudios a los géneros *Stenocereus* y *Escontria*.

Rodríguez (1981) se enfocó en la producción de frutos de cuatro especies del género *Opuntia*: *O. cochicera*, *O. robusta*, *O. streptacantha* y *O. leucontrichia*, donde comenta que la producción de yemas varía entre la especie, por que son afectadas por factores físicos, como las heladas, también hay aborción de yemas debido a que la planta no puede mantener y llegar a floración por la competencia de agua y nutrientes

Becerra, Barrios y Díaz (1976) comentan que en *O. amyclaea*, debido a la forma aplanada de los cladodios, la captación de luz depende en gran parte de la orientación de los mismos, así ellos relacionaron esta variable sobre producción de calidad de los frutos. Obteniendo que los cladodios con orientación norte-sur se ven favorecidos en la fructificación debido a mayor captación de luz solar, lo cual ayuda a la diferenciación floral de las yemas, además de que los frutos en esta orientación tienen un mayor contenido de sólidos solubles. Por lo que concluyen que cladodios con orientación norte-sur tienen mayor eficiencia fotosintética que los orientados este-oeste produciendo una mayor cantidad de carbohidratos y auxinas, produciendo así más frutos, aumentando el peso de los cladodios y emitiendo más raíces

Otros trabajos realizados por Nerd (1991); Kuti (1992) e Ingles (1995), mencionan que la fertilización y el riego a las plantas de *Opuntia spp* da como resultado un mayor número de frutos por planta

Lomeli y Pimienta (1993), así como Pimienta, Robles y Domínguez (1995) mencionan para *Stenocereus queretaroensis*, que la caída de las flores y frutos ocurren en diferentes estaciones durante la diferenciación de la flor, lo que está dado por los daños de bajas temperaturas, daños por larvas de escarabajos y por la competencia de los recursos maternos entre estadíos de desarrollo. Estos mismos autores señalan que el periodo de fructificación de la pitaya es corto, siendo de entre 60 y 70 días.

En relación con el cultivo de la especie *Escontria chiotilla* se encontró que Nieto (1980, citado por Huerta 1998) menciona que en esta especie no existe cultivo como tal, debido a que crece en forma abundante en el monte, llegando a ser dominante en algunas comunidades vegetales llamándosles "jiotillales", sin embargo, comenta que la planta se reproduce vegetativamente al desprenderse un brazo y la producción de frutos comienza a los 5 o 6 años después y a partir de ese momento su producción anual es constante

Kuti (1992), realizó estudios de curvas de crecimiento del fruto en cuatro especies de tuna, del género *Opuntia*, reportando que se pueden encontrar en el mismo género, tanto curvas sigmoidales simples como doble sigmoidal, con periodos de fructificación de hasta 150 días.

Huerta (1998), realizó estudios sobre pitayo y jiotilla reportando curvas de crecimiento de frutos doble sigmoidal para ambas especies.

3.5 DESCRIPCIÓN DE ZONAS ÁRIDAS

El criterio para determinar una zona árida o no árida es convencional y varía de acuerdo al criterio de cada autor. Beltrán (1974) menciona que hay tres criterios fundamentales para definir a las zonas áridas, que son: el clima, que toma en cuenta la cantidad de precipitación pluvial y sus relaciones con la temperatura; la hidrología, que considera la disponibilidad de agua, relacionándose con la orografía y el tipo de suelo; y la ecología, que se usa como criterio para delimitar de las zonas las características de su vegetación. Nobel (1988) define zonas áridas como las regiones con menos de 250 mm de precipitación anual y semiáridas generalmente se refiere a regiones con 250 a 450 mm de precipitación anual.

También se define como una zona árida aquella en que la evaporación anual es mucho mayor que la cantidad anual de precipitación (Walter, 1977). Además éste autor considera como áridos todos aquellos lugares que presenten un clima "B" de su clasificación, o bien, en el caso de no haber datos meteorológicos (Beltrán, op. cit.).

Además, según Walter (op. cit.), considera que una zona calurosa es un desierto cuando la precipitación anual es menor de los 200 mm y la evaporación potencial es mayor de los 2000 mm, siendo de importancia secundaria la precipitación pluvial, y de importancia decisiva, la cantidad de agua disponible en el suelo para la vegetación de ésta zona. Por otra parte Glantz (1977) menciona que las condiciones desérticas en áreas áridas y semiáridas con una precipitación se deben a la influencia humana y a los cambios climatológicos.

Entre las plantas más notables que caracterizan el paisaje de las zonas áridas de México se distingue, junto con los magueyes, los mezquites y las yucas, un fascinante grupo vegetal, la familia *Cactaceae*. Las cactáceas, son autóctonas del Continente Americano en donde se encuentran distribuidas especialmente en las regiones áridas y semiáridas. México, por sus peculiares condiciones de latitud, topografía y climas, es el país que alberga, posiblemente, la mayor cantidad de especies en el mundo. Para conocerlas es indispensable recorrer los numerosos lugares donde crecen, pudiéndose citar en general cuatro regiones, que son: región de Hidalgo-Querétaro, región de Chihuahua, región de Tehuacán-Cuicatlán, y región de la depresión del Balsas (Bravo, 1978).

IV. METODOLOGIA

4.1 UBICACIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO.

Este trabajo se llevó a cabo con una población de organismos de garambullo ubicada en la localidad de La Venta Salada, municipio de Coxcatlán, Tehuacán, Edo. de Puebla (fig. 6). El valle de Tehuacán, está situado en la porción sureste del estado de Puebla y se extiende en la parte norte del estado de Oaxaca hasta Cuicatlán. El valle está limitado hacia el noreste por la Sierra Madre Oriental, hacia el noroeste por el Cerro de Tlacotepec y hacia el suroeste por la Sierra de Zapotitlán y la Sierra Mixteca. Los ríos que recorren estos valles sólo llevan agua durante la época de lluvia, siendo hasta la zona de Coxcatlán, en donde recibe al río Comulco, que ya lleva agua constantemente, agua un poco salada, por lo cual allí recibe el nombre de Río Salado. En general el terreno corresponde al Terciario Inferior, durante el cual se desarrolló un ciclo de sedimentación pluvio-lacustre, interrumpido por la actividad volcánica del Pleistoceno y del Plioceno. Las rocas sedimentarias corresponden a calizas y evaporitas del Cretácico Inferior y Medio (Meyrán, 1980).

Coxcatlán, Puebla, está limitado al Norte con el municipio de Ajalpan; al Sur con el distrito de Teotitlán, Oaxaca; y al Oeste con San Sebastián Zinacatepec. La cabecera del municipio se encuentra a los 18° 16' 20" latitud Norte y a los 97° 9' longitud Oeste en relación al meridiano de Greenwich y a 1° 58' 29" al Este del meridiano de México, el municipio se encuentra integrado por dos juntas auxiliares, Tilipan y Calipam, y once rancherías, Pala, Xacalco, Tequexpalco, Potrero, Tepeyoloc, Tecoltepec, Ocotlamanic, Chichultepec, San Rafael (Pueblo Nuevo) y Venta Salada (Aguilar, 1982).

4.2 PLANTA DE ESTUDIO.

Este trabajo se llevo a cabo con plantas de *Myrtillocactus geometrizans* (fig. 4) que tiene como nombre común "garambullo" o "padre nuestro", son plantas arborescentes, llegando a medir más de 4 m de alto. Tronco bien definido, corto; ramificación abundante formando una copa bastante amplia, como de 5 m. Ramas numerosas que a su vez se ramifican, algo encorvadas, de 6 a 10 cm de diámetro, de color verde azulado. Costillas 5 o 6, redondeadas, de 2 a 3 cm de alto. Areolas distantes entre sí 1.5 a 3 cm, lanosas, prolíferas, a veces creciendo en forma ramificada. Espinas radiales y centrales muy diferentes. Espinas radiales generalmente 5, a veces 8 o 9, cortas, de 2 a 10 mm de largo y en ocasiones hasta de 3 cm, rojizas cuando jóvenes, algo aplanadas o hinchadas en la base. Espina central, muy grande, en forma de daga, aplanada lateralmente, de 1 a 7 cm de largo y de 6 mm de ancho, negra. Flores en la parte superior de las areolas, pequeñas, de 2.5 a 3.5 cm de ancho, color blanco verdoso, varias en la areola; segmentos del perianto oblongos, de 1.5 cm de longitud, se extienden ampliamente; estambres numerosos, exsertos cuando la flor

está bien abierta; lóbulos del estigma 3 a 5. Fruto pequeño de 1 a 2 cm de diámetro, globoso hasta elipsoide, moreno purpúreo, sin espinas, comestible (Bravo, 1978).

Las flores de las cactáceas son en general comestibles pero poco usadas en la alimentación humana; Sin embargo, los pétalos y aún toda la flor de algunas especies de *Opuntia*, *Myrtillocactus*, *Echinocereus* y *Ferocactus* son empleados por los campesinos como un alimento de subsistencia en épocas de escasez, tal como lo hicieron algunas tribus indígenas de la época prehispánica. Normalmente se les prepara como verdura y en ciertos casos como confitura. Las flores de *Myrtillocactus geometrizans*, en forma cristalizada se expenden en los mercados locales del altiplano, soliendo ser llamadas "claveles de garambullo". Los frutos de la mayoría de las especies de cactáceas, con excepciones de los que pertenecen a la subfamilia *Pereskioideae*, son comestibles. Los frutos de garambullo (fig. 5) se utilizan como fruta fresca o de otra manera industrializados (Bravo, 1978).

El garambullo se encuentra distribuido desde Tamaulipas hasta Oaxaca, abunda en los mezquales de los Estados del centro México, especialmente en Querétaro, Hidalgo, Guanajuato, San Luis Potosí, llegando hasta el sur de Tamaulipas y hasta Guerrero y Oaxaca; por el Oeste se extiende hasta Durango, Zacatecas, Jalisco y Michoacán. Los frutos son muy apreciados por su agradable sabor y son objeto de activo comercio, usándose también para preparar refrescos, mermeladas y en forma de pasas (Bravo, 1978). En la zona de Tehuacán, Pue. no es muy abundante (Meyrán, 1980).

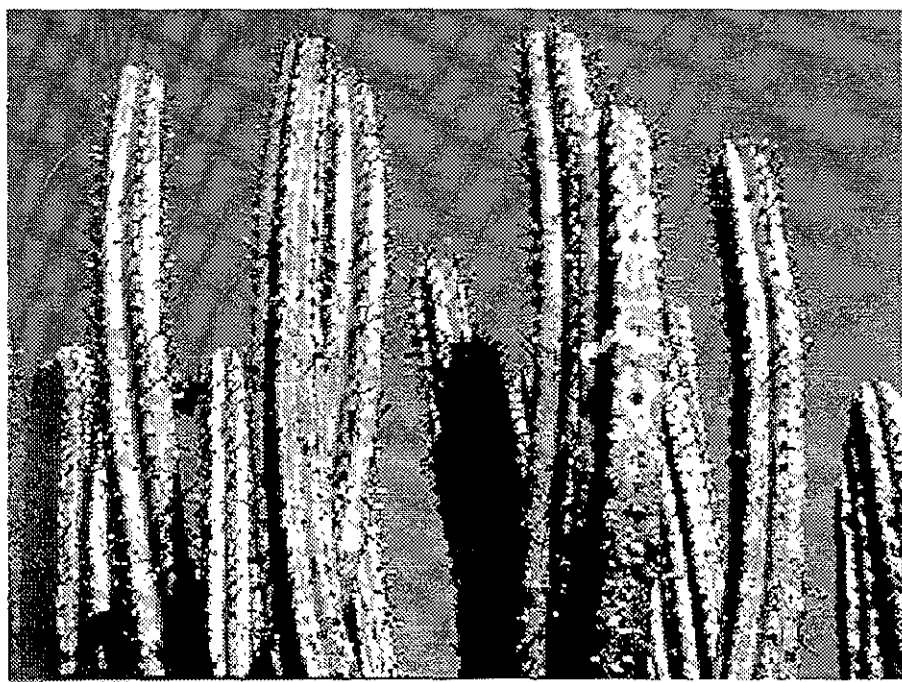


Fig. 4 Planta de garambullo (*Myllocactus geometrizans*) con fruto en la zona de estudio

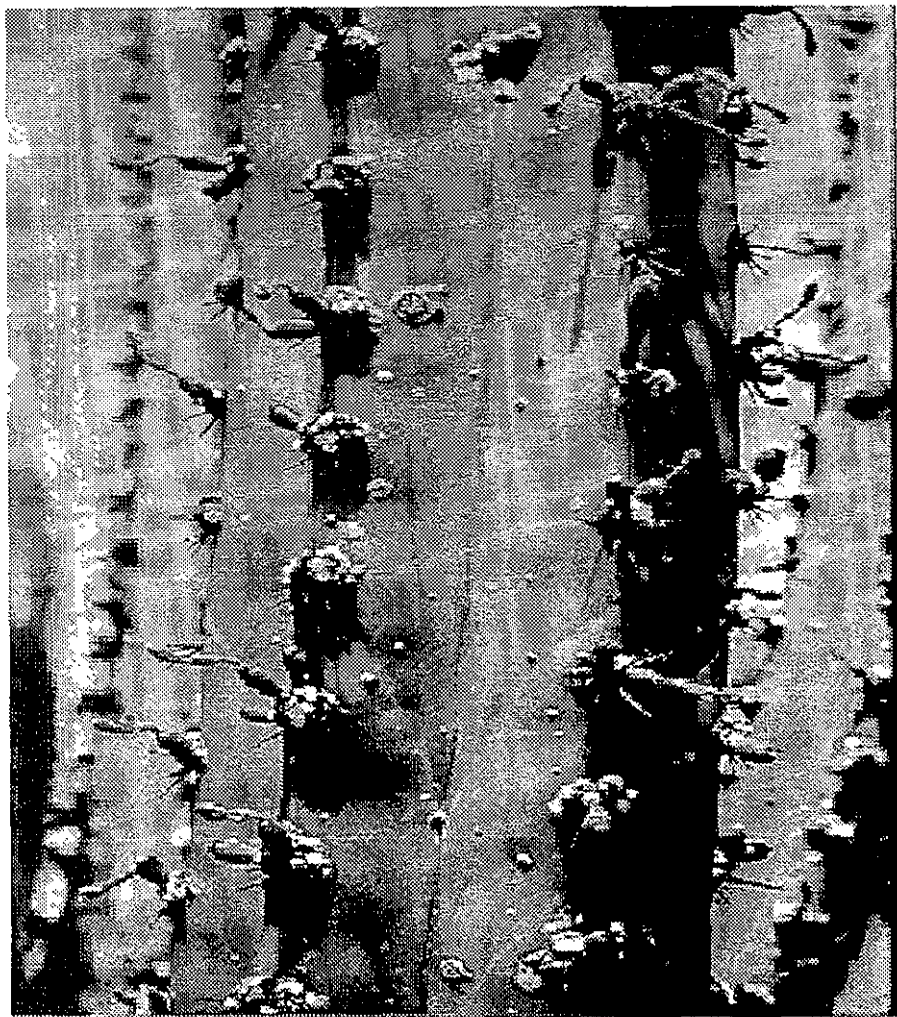


Fig 5. Frutos de *M. geometrizans*

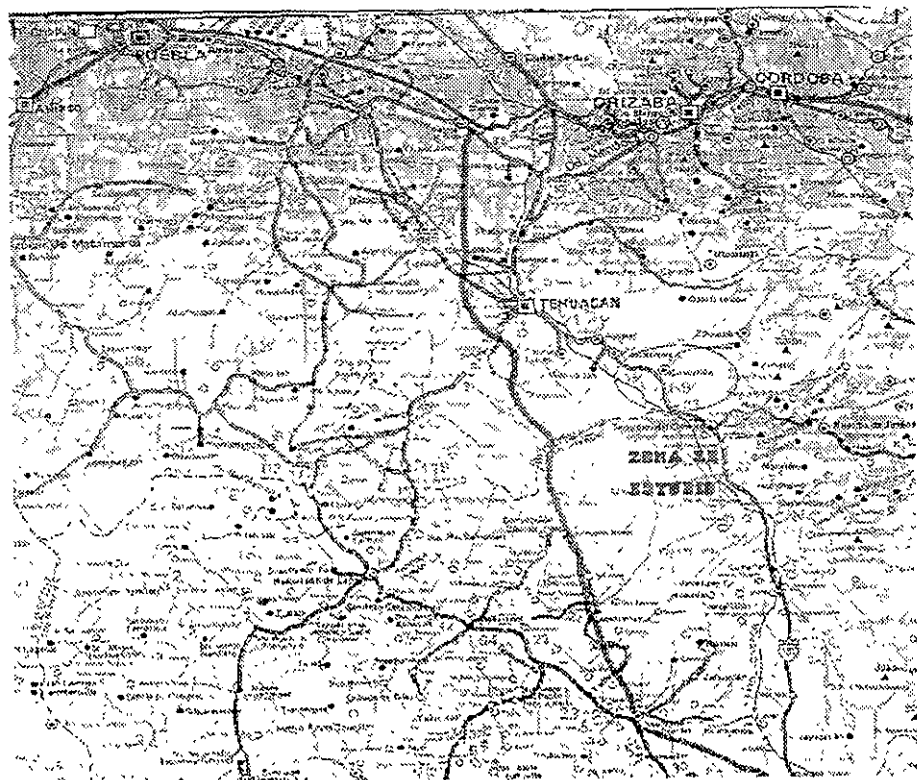


Fig 6 Plano de ubicacion de la zona de estudio. Escala 1:100,000. (1993).

4.3 VARIABLES DE RESPUESTA

Para el presente estudio, se seleccionaron tres plantas adultas de garmbullo, aproximadamente de 3.5 mts de altura, sanas, con más de 10 ramas cada una, distribuidas dentro de la misma área topográfica.

4.3.1 ACIDEZ TITULABLE: La técnica que se utilizó es una modificación de la Mathur (1978) en la cual se tomó un gramo de tejido de la planta con un horador, esta cantidad de tejido se maceró con agua destilada previamente hervida y posteriormente se filtró en cuatro capas de gasa, el filtrado se aforó a 25 ml con agua destilada, éste es titulado con una solución de Hidróxido de Sodio (NaOH) 0.004 Normal hasta un pH de 8.3 con un potenciómetro. PH Meter, LUTRON, Modelo PH-201, Rango 0-14 pH. De baterías. además un pH Electrodo, LUTRON, Modelo PE-03, Rango 0-14 para facilitar la lectura y de esta manera cada mililitro de Hidróxido de Sodio es correspondiente a 10 microequivalentes (μeq) de ácidos orgánicos por cada gramo de peso fresco de la planta. Estas mediciones se realizaron cada 3 horas por triplicado, en ciclos diurnos de 12 hrs. iniciando a las 7:00 horas, cada dos meses durante un año (1994 - 1995). aunque en realidad se realizaron 7 muestreos, esto es octubre (1994), diciembre (1994), febrero (1995), abril (1995), mayo (1995), julio (1995) y septiembre (1995).

Al obtener la muestra de tejido para titular la acidez de la planta se utilizó la parte más externa del tallo, considerando el hecho de que los ácidos orgánicos se almacenan en las vacuolas de las células del clorénquima (Nobel y Hartsock, 1983; Osmond, 1978).

Se consideró la parte joven de la planta cerca del ápice de los tallos y la parte madura, cerca de la inserción a la ramificación con el tallo principal Woodhouse, et al (1980). comenta que la altura de los tallos con regimenes similares de luz, tienen los mismos efectos sobre la acidez nocturna. También indica que la única excepción en los cambios de la acidez se encuentra en los tallos viejos, que están aparentemente seniles. Cabe mencionar que se muestrearon únicamente tallos sanos con partes jóvenes creciendo y produciendo frutos, por lo que no podemos considerar que las partes maduras de esos mismos tallos se consideren seniles.

Para obtener las muestras se seleccionaron 2 ramas de cada planta, una con orientación norte y otra con orientación sur únicamente.

4.3.2 TEMPERATURA CORPORAL: La temperatura corporal de los tallos se tomo con un termómetro colocando el sensor dentro de la horadación, cada tres horas, inmediatamente después de obtener la muestra con el sacabocados en cada una de las especies en estudio, esto se repitió cada dos meses cuando se realizaron los muestreos

4.3.3 HUMEDAD RELATIVA (HR %). La HR % se registro cada tres horas en cada muestreo por medio de un higrómetro, y se repitió en los meses de muestreo, colocándolo en el mismo lugar para cada ocasión.

4.3.4 TEMPERATURA MÁXIMA Y MÍNIMA Antes de iniciar cada muestreo, es decir cada tres horas, se registró la temperatura ambiental, con un MIN-MAX digital thermometer MICRONTA de baterías, para °C, únicamente cada dos meses en los días que se realizaron las salidas de campo.

Los registros de temperatura máxima y mínima de la zona de estudio, de los últimos 10 años registrados y la precipitación pluvial promedio mensual fueron proporcionados por el Ingenio de Calpan, Pue.

4.3.5 Luz: por medio de un luxómetro se registró la radiación (iluminancia en lux) incidente sobre las áreas de los tallos en cada hora de toma de muestras.

4.3.6 CRECIMIENTO DEL FRUTO: A cada una de las tres plantas seleccionadas de garambullo, se le dio seguimiento al crecimiento de sus frutos, midiendo semanalmente el diámetro polar y ecuatorial con un vernier, a fin de determinar su curva de crecimiento. El procedimiento fue el de marcar el número de frutos producidos en tres costillas con una longitud de 30 cm. del ápice hacia abajo, en una rama para cada orientación (N, S, E, O). Los diámetros obtenidos de los frutos se transformaron en volumen con la siguiente fórmula:

$$\text{Volumen} = 0.5236 d^3 \text{ (Westwood, 1982)}$$

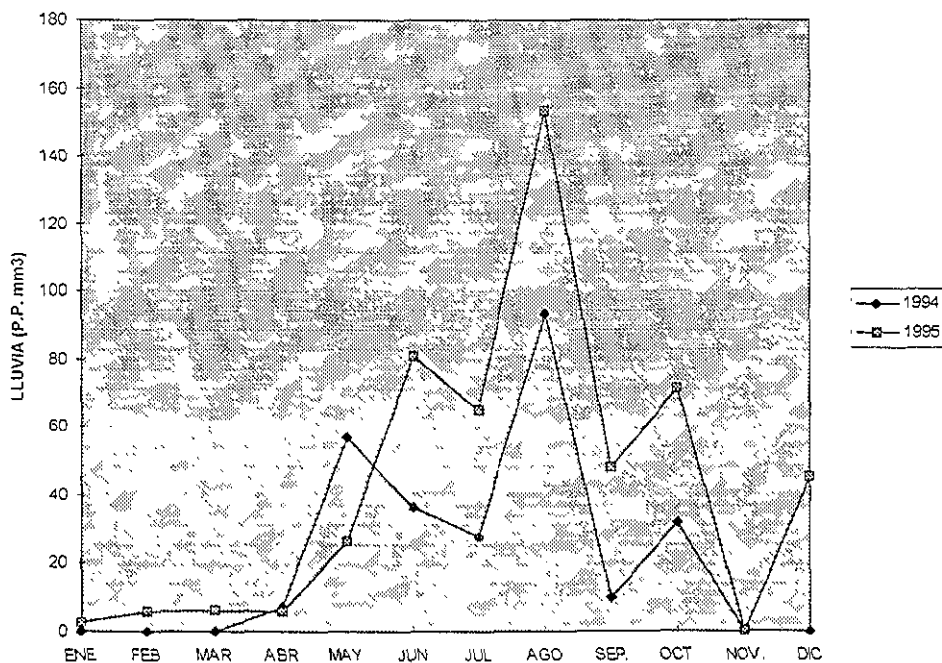
Aunque se puede obtener medidas más exactas de volumen de frutos de otras formas, esta es una técnica no destructiva (Westwood, 1982).

Las mediciones del diámetro polar y ecuatorial de los frutos en desarrollo se hicieron semanalmente hasta la maduración de los frutos.

Se llevó a cabo análisis estadísticos mediante la prueba de ANOVA, prueba de Tukey y análisis de correlación. También se realizaron las gráficas indicando el error estándar, ya que era lo más apropiado por el tamaño de la muestra.

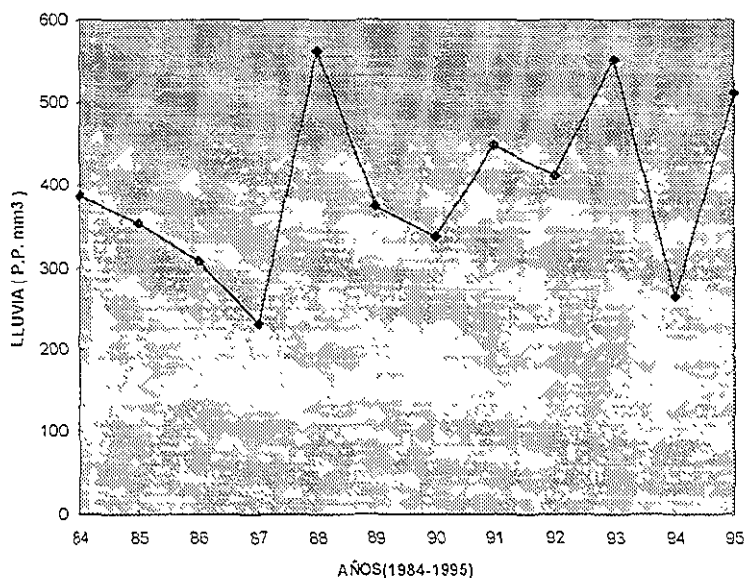
V RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados que se encontraron en el presente trabajo, para 1994 y 1995 muestran que el área puede ser tipificada como semiárida debido a los valores de precipitación que se registraron durante los ciclos anuales, donde se puede observar que el mes más lluvioso es agosto con 93.5 mm en 1994 y 153.7 mm en 1995, véase gráfica 1. Esta misma gráfica muestra claramente el inicio de la época de lluvias a finales de mayo para finalizar en octubre. Por otro lado, en relación al tipo de vegetación el área es considerada xerofítica (Villaseñor, 1990).



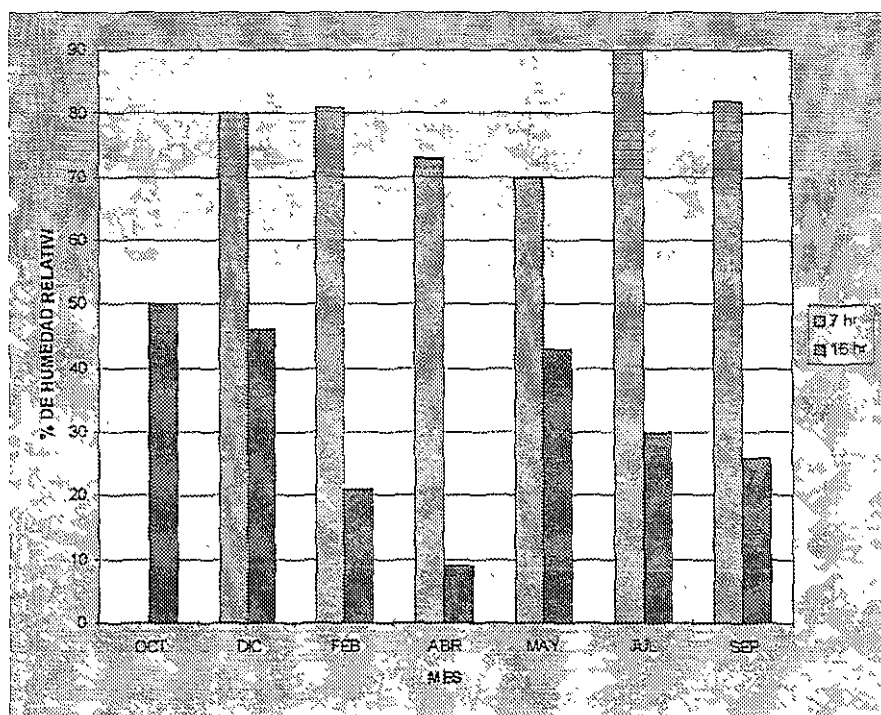
Gráfica 1 precipitación pluvial mensual promedio (mm) de 1994 y 1995 Vale la pena resaltar que en los dos años el mes que registra más precipitación promedio mensual es el mes de agosto.

Por lo tanto la localidad de Coxcatlán, Puebla, se puede caracterizar como semiárida, debido a que presenta una precipitación pluvial por abajo de 450 mm anuales de acuerdo al criterio de Nobel (1988), como se puede observar en la gráfica 2 donde se encuentran valores entre 223 a 572 mm anuales promedio durante diez años. Esto es apoyado fuertemente al comparar la precipitación media anual de 10 años de la misma zona de estudio (gráfica 2).

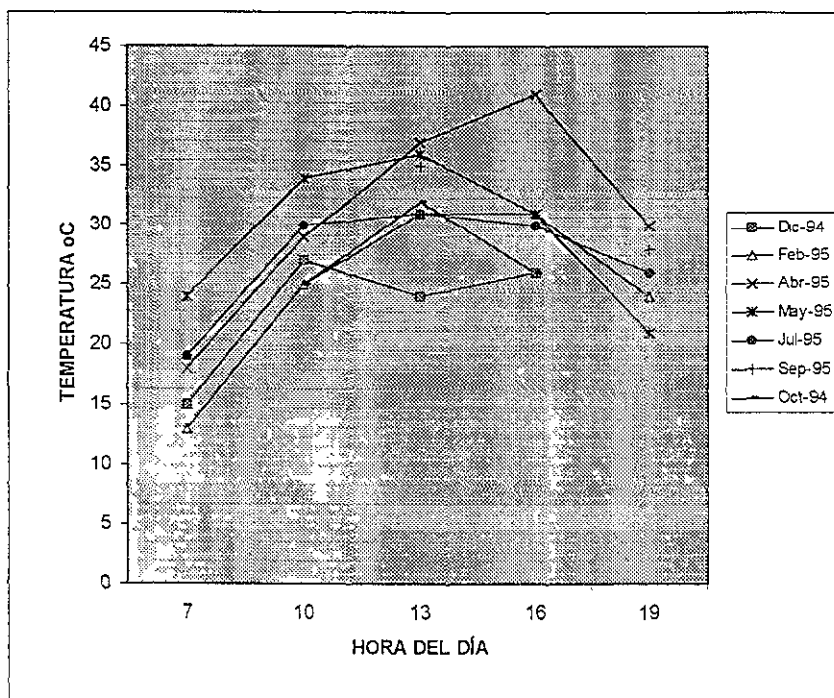


Gráfica 2 Registros de precipitación pluvial (mm) promedio en la zona de estudio durante 10 años (1984 a 1995)

Los resultados encontrados indican que la humedad relativa en esta zona presenta fluctuaciones a las 7 00 hrs. que van desde el 90% en el mes de julio, época de lluvias, hasta el 70% en el mes de mayo, finales de la sequía y los valores registrados de humedad relativa a las 16:00 hrs. fueron de 30% para el mes de julio, época de lluvias y del 9 % para el mes de abril, época de sequía (gráfica 3) se observa de una manera más clara los cambios de humedad relativa que sufre la planta de las 7 a las 16 hrs.

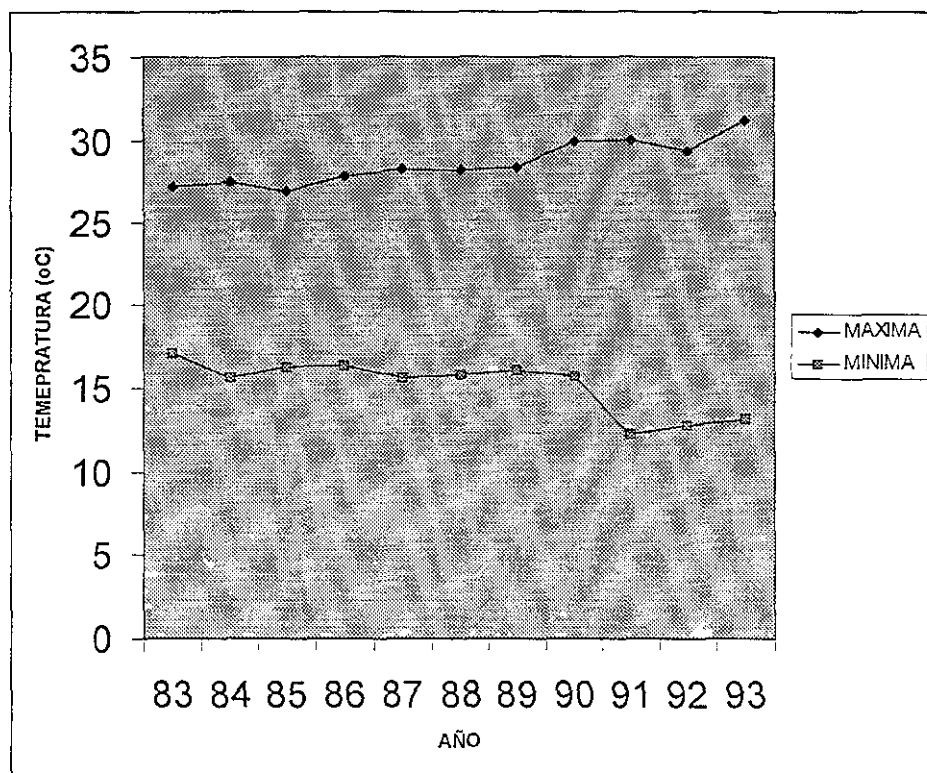


Gráfica 3 Porcentaje de humedad relativa en horas críticas (7 y 16 hrs) la tendencia que tenemos es que la época de sequía (dic a abr) muestra mayor fluctuación de la H. R. mientras que en la época de lluvia (may a oct) las fluctuaciones son menos pronunciadas.



Gráfica 4 Temperatura ambiental (°C) en los días de muestreo

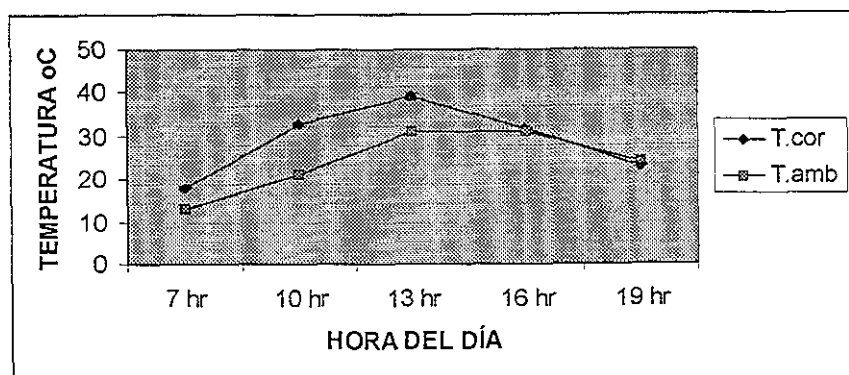
En lo que se refiere a las temperaturas ambientales un comportamiento similar se puede observar para ellas en el cuadro del apéndice, con registros de 13°C a las 7:00 en el mes de febrero y hasta 41°C registrados a las 16.00 hrs. en el mes de abril (época de sequía), además de presentar la temperatura ambiental promedio más alta, seguida por el mes de mayo. Gráficamente se observa esto en la gráfica 4, además de que se observaron cambios menos extremos durante el día en el mes de julio, época de lluvia, factor que no favorece al metabolismo MAC. Otro dato importante que se aprecia son las temperaturas máximas y mínimas de 11 años (gráfica 5), donde se aprecia el incremento de la temperatura máxima y el decremento de la temperatura mínima en este lapso de tiempo, lo que acentúa las condiciones extremas para un comportamiento MAC.



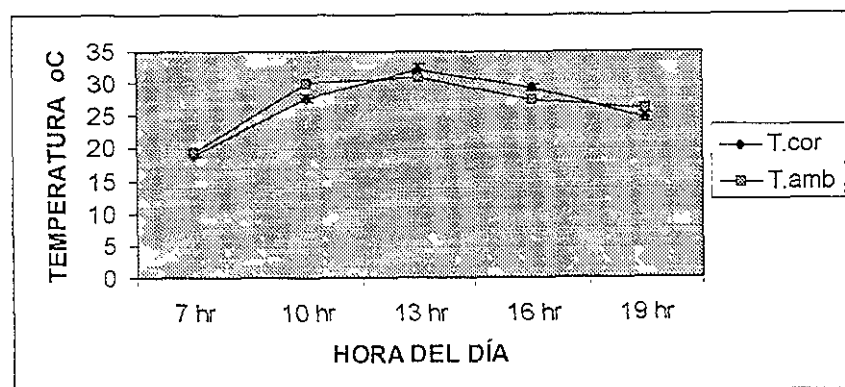
Gráfica 5 Promedio de temperatura máxima y mínima durante once años (de 1983 a 1993) en Coxcatlán, Pue.

se observa una tendencia a valores extremos en temperatura máxima y mínima.

Los valores de estos parámetros ambientales han sido establecidos por los ecofisiólogos como Ting, Nobel, Medina y Osmond entre otros, como condiciones para que se manifieste el metabolismo ácido de las crasuláceas (MAC) el cual se presenta como una estrategia eficiente a baja precipitación, temperaturas de 30°C o más durante el día y menos de 15°C durante la noche, son condiciones que cubre perfectamente la localidad de Coxcatlán, Pue.



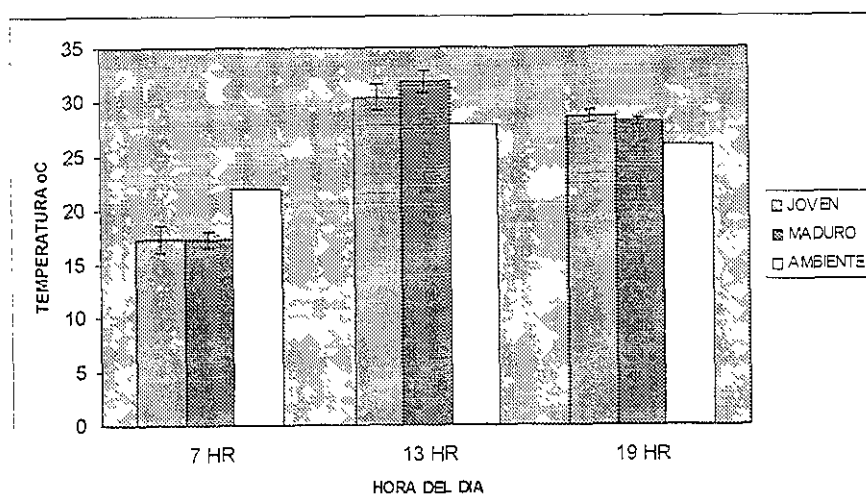
Gráfica 6 a. Temperatura corporal promedio vs temperatura ambiental promedio del mes de febrero.



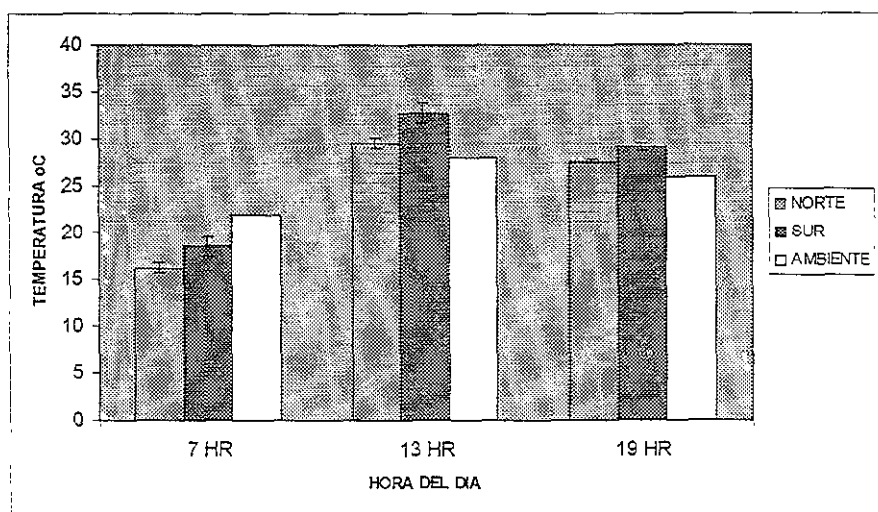
Gráfica 6 b. Temperatura corporal promedio vs temperatura ambiental promedio del mes de julio.

Para analizar las temperaturas corporal y ambiental se seleccionaron los meses de febrero y julio por considerarse meses extremos en cuanto a la radiación recibida por la planta (gráfica 8 a), ya que es uno de los factores que influyen sobre la temperatura corporal. Al comparar la temperatura corporal promedio, contra la temperatura ambiental, descritas en la gráfica 6 a (mes de febrero), el análisis de tendencias gráfica muestra diferencia significativa entre ellas para las 7 hrs (T. Corp 18 °C - T. Amb 13 °C), 10 hrs (T. Corp. 32.89 °C - T. Amb. 21.2 °C) y 13 hrs (T. Corp. 39 °C - T. Amb 31 °C), con diferencias hasta de 11 °C. Esto se debe a que en los meses de sequía los estomas permanecen cerrados durante el día, los tejidos se sobrecalientan por falta de transpiración (Nobel.1998), respondiendo a un comportamiento MAC. Además, la

radiación del sol durante febrero es la más alta del año (gráfica 8 a), En cambio durante los meses de lluvia la temperatura corporal y ambiental se presentan sin diferencia (gráfica 6 b) con excepción de las 10 hrs (T. Amb. 30 °C - T. Corp. 27.75 °C) y 16 hrs (T. Amb. 27.4 °C - T. Corp. 29.39 °C) con diferencia menor a 3 oC entre ellas donde la disponibilidad de agua es mayor, los estomas se abren durante el día, efectuándose transpiración y como consecuencia la planta se mantiene fresca. Al graficar las temperaturas corporales de las partes jóvenes y maduras del mes de diciembre (gráfica 7 a) no se observa diferencia significativa entre ellas a ninguna hora por las barras de error que se traslapan, pero se detecta que la temperatura corporal de la planta de diciembre, en orientación sur (gráfica 7 b) se mantiene por arriba de la temperatura ambiental, e incluso por arriba de la orientación norte, donde se observa por las barras de error que existe diferencia significativa entre las orientaciones, por el calentamiento que sufre la planta debido a la radiación, el ANOVA (apéndice) nos muestra que si existe diferencia significativa entre ramas con orientación sur a las 13 y 19 hrs. Lo que indica que la orientación de los tallos si intervienen en la recepción de PPF (Nobel, 1998).



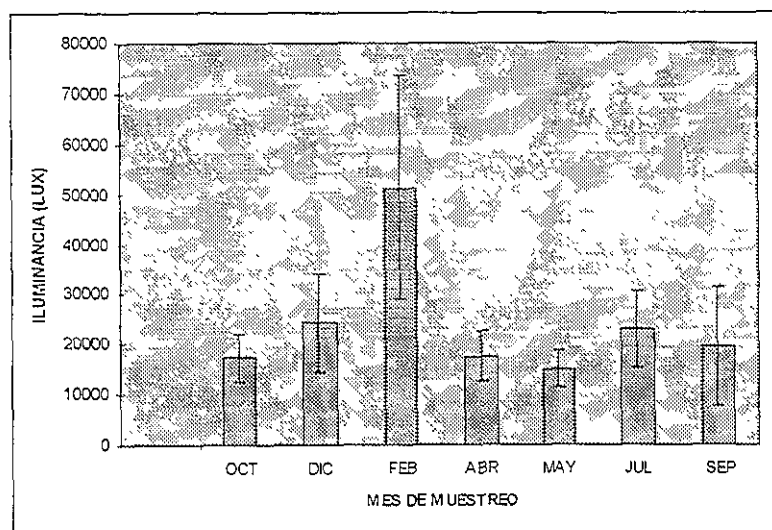
Gráfica 7 a. temperatura corporal de *M. geometrizans* comparando la parte joven y madura contra la temperatura ambiental, donde se observa que no hay diferencia significativa entre la parte joven y madura, además de que la temperatura corporal se mantiene por arriba de la temperatura ambiental en las horas luz.



Gráfica 7 b Temperatura corporal de garabullo comparando la orientación norte y sur, contra la temperatura ambiental, donde se observa diferencia significativa entre la orientación norte-sur. Además la temperatura corporal se mantiene por arriba de la temperatura ambiental en las horas luz.

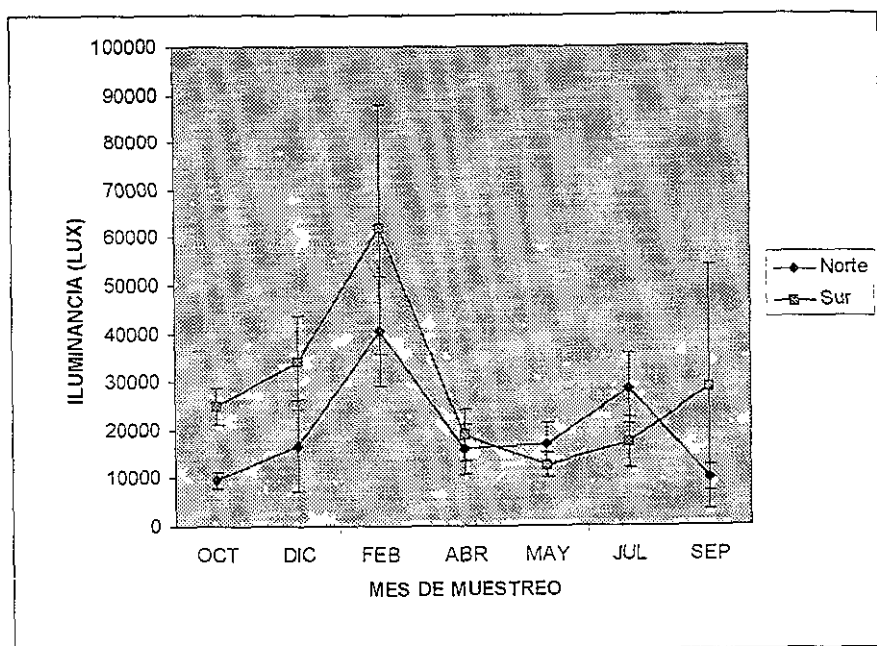
La Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) es un factor limitante de la acumulación nocturna de acidez para los tejidos fotosintéticos (Nobel, 1982). Se sabe que la RFA sobre el tejido fotosintético varía constantemente en el campo debido a la trayectoria del sol (Nobel y Hartsock, 1983), además otros factores físicos y ambientales afectan la RFA como son la nubosidad, la humedad relativa, la sombra de otras plantas y la sombra de las ramas de la misma planta de acuerdo a la posición del sol, también es importante considerar la latitud y la estación del año (Nobel, 1982). Esto hace que en trabajos ecofisiológicos se dificulte mucho la utilización de ésta como una constante, no así como sucede en los trabajos de laboratorio.

Se midió iluminancia durante todos los muestreos por falta de equipo apropiado y no RFA, pero para fines de este trabajo se hablará de radiación a sabiendas que se estará refiriendo a iluminancia. Además se midió la radiación el mismo día que evaluamos acidez, esto podría afectar las mediciones por lo que comentan Nobel y Hartsock (1983), que las proporciones de CO_2 nocturno capturado y la acumulación nocturna de ácidos orgánicos son influenciadas por la radiación del día, así que la acidez titulada fue influenciada por la radiación del día anterior al muestreo, sin embargo podemos establecer que las condiciones ambientales en los días de muestreo son similares a los días que lo antecedieron (gráfica 11 b). Woodhouse et al (1980), menciona que el incremento nocturno de acidez depende del flujo instantáneo de fotones fotosintéticos (PPF) captada durante el día. El PPF actualmente es la forma standard de presentar la respuesta a la luz fotosintética en las plantas C_3 o C_4 con la toma instantánea neta de CO_2 . Debido a que los estomas de las plantas MAC tienden a abrirse por la noche, gran parte de la toma neta de CO_2 ocurre en la oscuridad, por lo tanto no se puede aplicar esta relación. En su lugar, la disponibilidad de PPF puede relacionarse con la toma neta diaria de CO_2 de las plantas MAC. La integración del PPF durante el día tiene algunas limitaciones en relación con la predicción de la habilidad de la toma de CO_2 , dos días con el mismo PPF (integrado) uno con nubes intermitentes y otro con un PPF constante pueden no conducir exactamente a la misma toma neta de CO_2 en los cactus (Nobel, 1998).



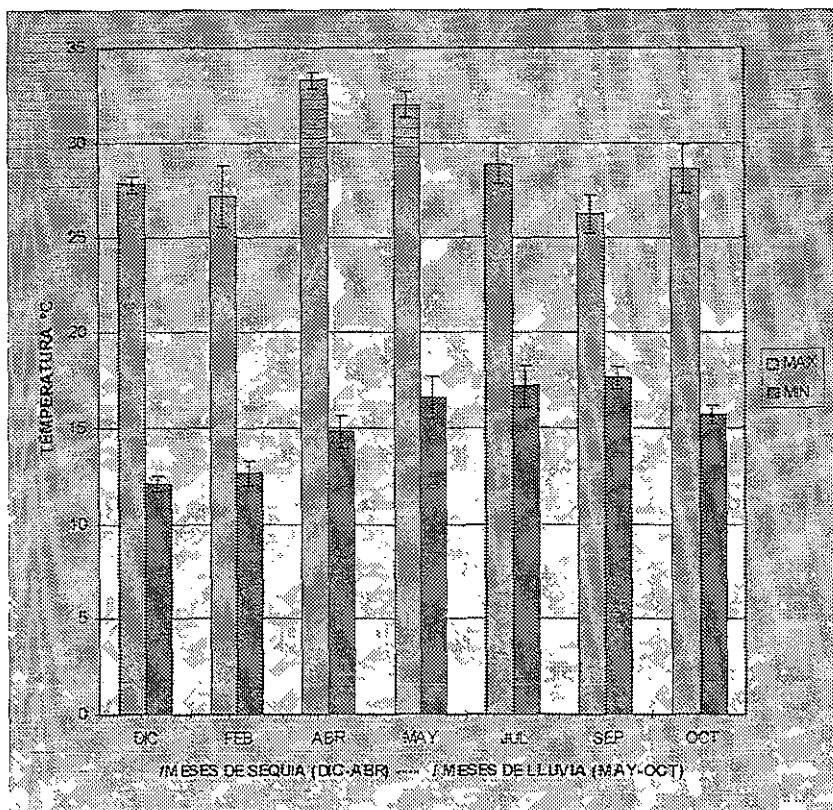
Gráfica 8 a. Iluminancia. Donde se observa la radiación promedio del día registrada por cada mes de muestreo.

En la gráfica 8 a se observa que febrero es el mes que mayor radiación registra, seguido por diciembre. esto tiene una relación con acidez titulable que se registra en estos meses (gráfica 11 a). además la sequía y las temperaturas ambientales son favorables para un comportamiento MAC



Gráfica 8 b Iluminancia promedio de la orientación norte y sur.

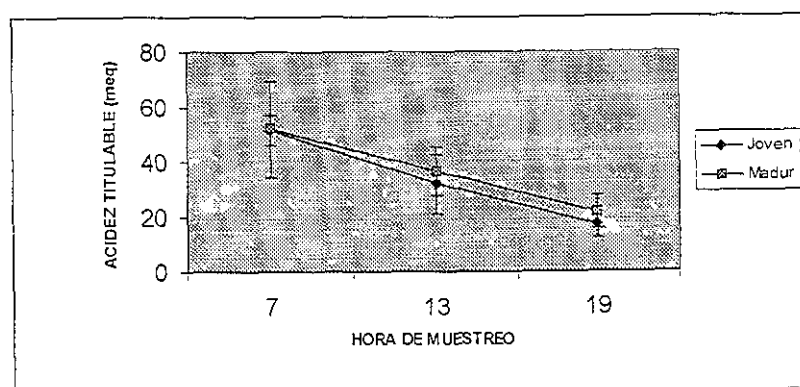
Por medio de analisis de tendencia gráfica se observa que existe diferencia entre la iluminancia incidente sobre las ramas solo en el mes de octubre, siendo mayor la iluminancia en las ramas con orientación sur (gráfica 8 b). en los demás meses la tendencia es a que siga siendo mayor la radiación sobre la cara sur con excepción de mayo y julio



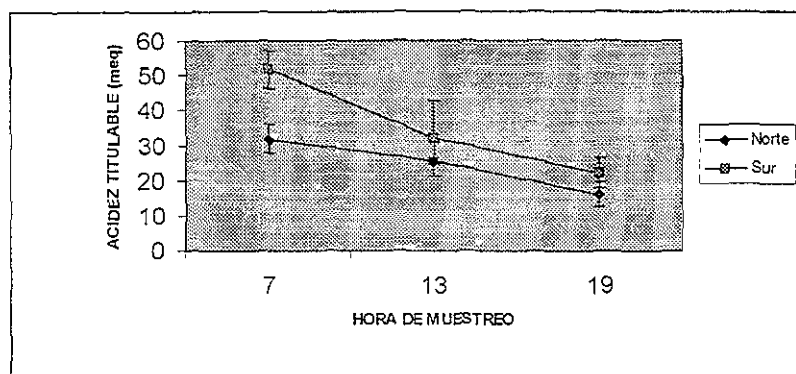
Gráfica 9. Promedios mensuales de temperatura (1984-1993)

En la gráfica 9 se puede observar que durante los meses de diciembre a mayo las diferencias entre las temperaturas diurnas y nocturnas son mayores de 10 °C en cambio en los meses de julio a octubre la diferencia entre las temperaturas diurna y nocturna llega a ser menores o igual a 10 °C, con relación a estos resultados Haag-Kerwer (1992) reportan que es necesaria una diferencia de temperaturas entre el día y la noche de más de 10 °C para que se presente un patrón típico MAC con cuatro fases de intercambio de gases como lo describió Osmond (1978), sin embargo, algunas plantas MAC estrictas, aparentemente muestran un patrón C_3 en el intercambio de gases cuando las temperaturas del día fueron relativamente bajas y las diferencias día - noche menores o iguales a 10 °C. Esta referencia permite apuntar que los datos obtenidos de acidez titulable (gráfica 11 a) para la planta en estudio, durante los meses de julio a septiembre, presentan concentraciones menores de ácidos orgánicos comparado con los meses de sequía. En cambio en los meses de octubre a mayo vemos diferencias mayores de 10° C entre temperaturas nocturnas bajas y temperaturas

diurnas altas, que incrementan la acumulación nocturna de ácido málico (Haag- Kerwer, 1992). Por lo que podemos sugerir que durante los meses de lluvia, las plantas se encuentran bien irrigadas, permitiendo que la fase IV inicie horas antes en la época de lluvias. Debido a la presencia de luz, esta fase es más prolongada durante el día, con la subsecuente captura de CO_2 que entra directamente al ciclo de Calvin, presentándose a su vez transpiración para una más eficiente termorregulación ocasionando un mayor consumo de agua, que se compensa con el hecho de que es relativamente abundante en el suelo debido a las lluvias (Altesor, et al, 1992).



Gráfica 10 a Acidez titulable de 7 a 19 hrs en parte joven y madura del mes de febrero en orientación sur de garambullo.



Gráfica 10 b. Acidez titulable de 7 a 19 hrs en orientación norte – sur en el mes de febrero en la parte madura de garambullo.

Para mostrar el comportamiento MAC en cuanto al consumo de acidez titulable se seleccionó el mes de febrero para representarlo en el presente estudio, por ser uno de los meses con las mejores condiciones ambientales para MAC. Pero vale la pena aclarar que se realizó la determinación de consumo de ácidos orgánicos cada dos meses.

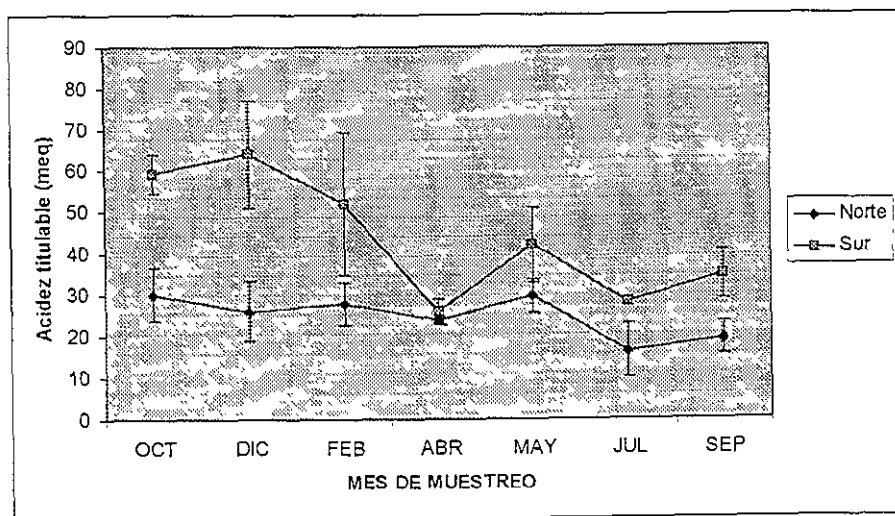
Los resultados que se encontraron en el presente trabajo, confirman de acuerdo con los criterios de diferentes autores, que el garambullo tiene un ciclo diurno MAC. En términos generales se describe el ciclo diurno de *M. geometrizans* en la gráfica 10 a donde se puede observar la fase III que describe Osmond (1978 ver figura 3), que se caracteriza por una disminución del contenido de ácidos orgánicos en las muestras conforme avanza el día hasta cierta hora de la tarde, cuando los contenidos de acidez han disminuido de manera significativa, en este momento se puede considerar el inicio de la fase IV, donde se reduce la velocidad de consumo de ácidos orgánicos al grado que en ocasiones se puede detener completamente. Durante esta fase, los estomas se abren permitiendo el intercambio gaseoso y la pérdida de agua, llevándose a cabo en este momento el ciclo de Calvin con CO_2 del exterior.

Al comparar la acidez titulable de cada día de muestreo en su parte joven y madura, no se encontró diferencia significativa por medio del análisis de tendencias gráfica, en cambio en la gráfica 10 b, se observa diferencia significativa entre la orientación norte – sur con respecto a la acidez titulable. Nobel (1998) afirma que la orientación de los tallos afecta a la recepción del PPF y la productividad de biomasa en toda la planta.

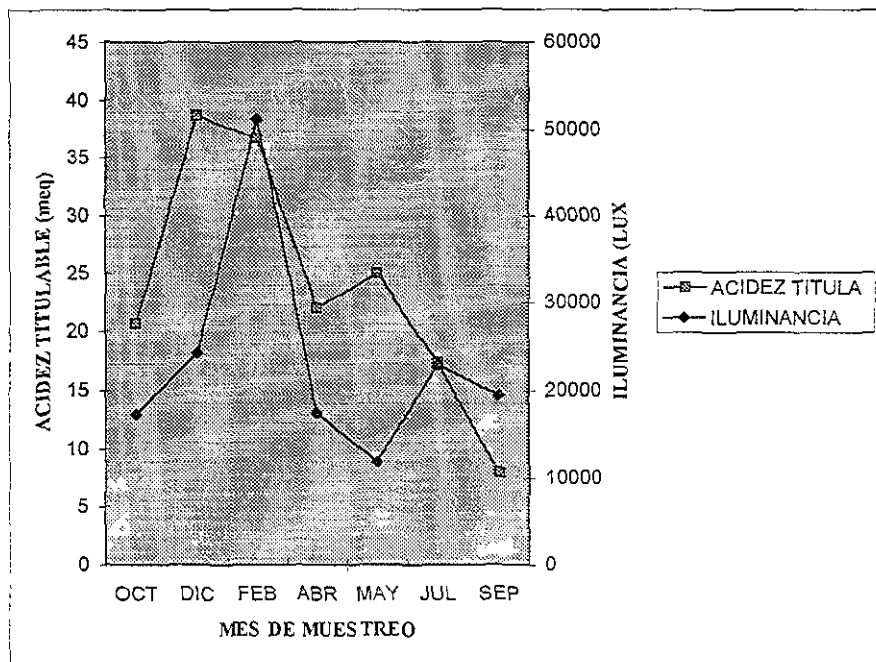
Analizando en forma particular el consumo de ácido málico durante los diferentes meses del año, se puede suponer que la amplitud o duración de las fases que describe Osmond para las plantas MAC durante el día, se ven afectadas por las condiciones climáticas; esto es más claro para la orientación sur, por que en la orientación norte no se observa diferencia entre los meses (gráfica 11 a). La gráfica 11 a se realizó con datos de las 7 hrs por el hecho de que es a esa hora cuando se registran las concentraciones más altas de acidez titulable. De ahí que en los meses de sequía (octubre – diciembre - febrero) se observen valores de acidez

mayores para la orientación sur, esto se apoya en el planteamiento de Franco (1992), quien afirma que el estrés hídrico induce el uso eficiente de agua y una gran acumulación nocturna de ácidos orgánicos. La acidez presenta un comportamiento asociado con los niveles de precipitación, por lo que a mayor sequía corresponde un incremento en la acidez; mientras que en época de lluvias, la acidez disminuye. Lo que marca una tendencia a incrementar la concentración de ácidos orgánicos en las vacuolas celulares en meses de sequía (octubre, diciembre y febrero) producto de una mayor concentración de acidez (gráfica 11 a), en comparación a los meses que presentan precipitación pluvial (julio y septiembre), esto es normal en plantas MAC como respuesta metabólica para hábitats áridos o de otro modo secos (Ting, 1989). Con la prueba de Tukey (ver apéndice) se observa diferencia significativa entre el mes de diciembre con julio y septiembre así como diferencia significativa entre los meses de septiembre y octubre.

Otro factor que incide directamente en los incrementos de ácidos orgánicos nocturnos, es la temperatura, tanto diurna como nocturna observándose una tendencia a mantener un rango mínimo de 10°C entre el día y la noche (gráfica 9). Apoyando esta observación, Nobel y Hartsock (1978) coinciden con el hecho de que durante los meses de sequía se registran temperaturas nocturnas de 13°C o menores, siendo la temperatura nocturna, la que considerablemente influye más en la ganancia de CO₂.



Gráfica 11 a Acidez titulable de las 7 hrs, con parte madura en *M. geometrizans*, predominando la acidez de la orientación sur sobre la orientación norte.

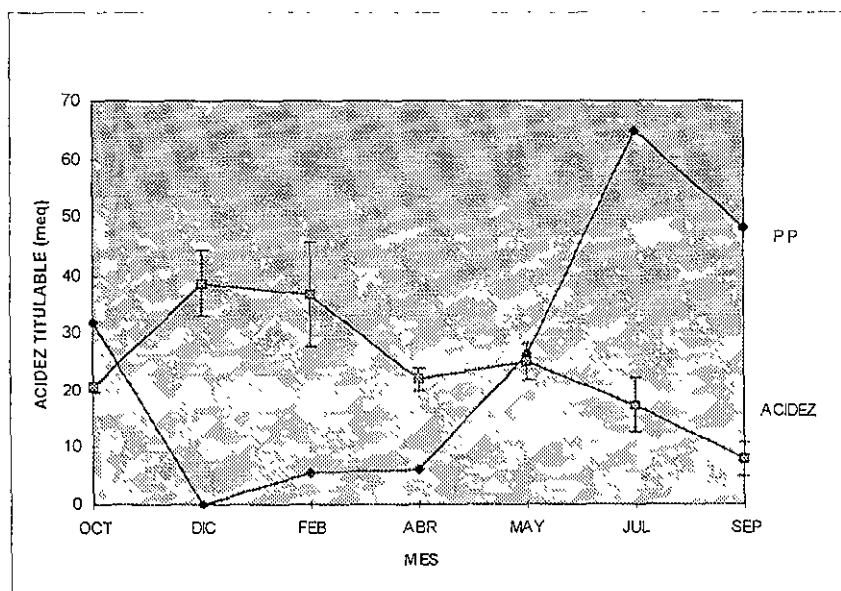


Gráfica 11b. Comparación de acidez titulable con respecto a la iluminancia.

En la gráfica 11 b se muestra la relación que guarda la iluminancia, con el almacenamiento de ácidos orgánicos durante la noche, en los diferentes meses del año; podemos apreciar que durante los meses de mayo a octubre la radiación disminuye, debido a la presencia de nublados durante el día. Al disminuir la radiación durante el día, el almacenamiento de ácidos orgánicos durante la noche también disminuye.

Autores citados por Osmond (1978) establecen que se ha detectado la presencia de metabolismo MAC en algunas partes de la planta y metabolismo C_3 en otras, con esto surge una pregunta que es muy compleja de responder, ¿cual o cuales factores ambientales pueden influir para que este comportamiento en mosaico se dé? Por lo que el diseño que este trabajo busca responder parcialmente esta pregunta evaluando las partes jóvenes y maduras de garambullo relacionándolas con la acidez titulable.

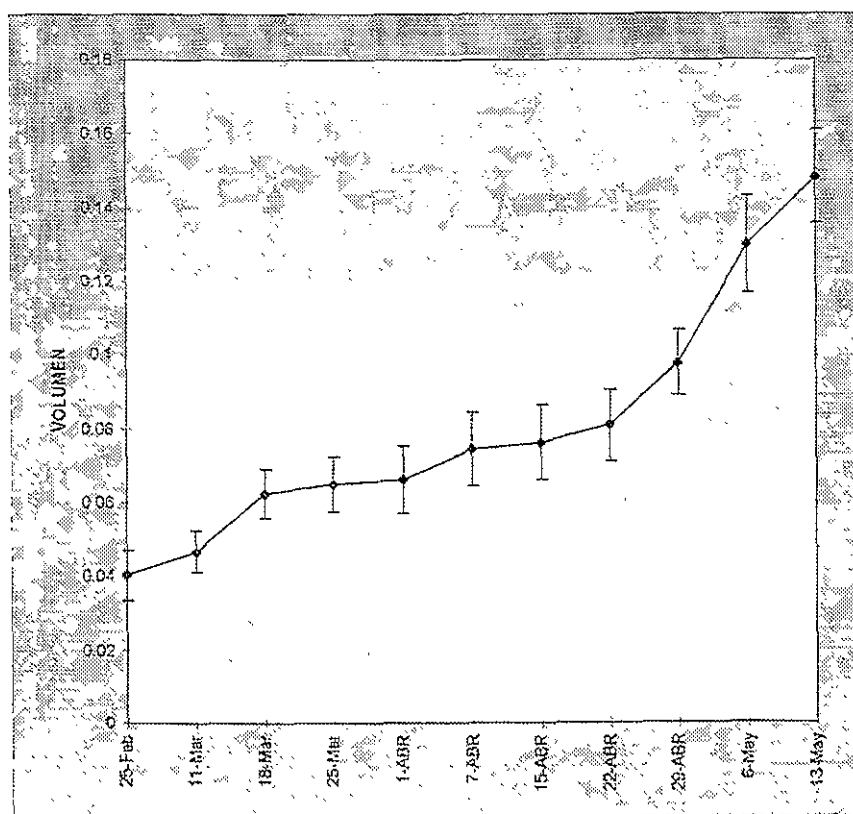
Antes de procesar las muestras de tejido para realizar la titulación, se les midió el pH directamente y se encontró, que el pH del tejido durante el día tiende a la neutralidad, esto es, que también se observa directamente la tendencia a disminuir la concentración de ácidos durante el día. Además durante los meses de sequía (dic-feb) los valores de pH fluctúan entre 4 y 5, en cambio durante la época de lluvia (julio) los valores de pH fluctúan entre 6 y 7, esto confirma los resultados obtenidos por titulación, en donde el contenido de ácidos orgánicos es mayor en época de sequía. En la gráfica 12 se observa una correlación negativa (-0.7882, ver apéndice), es decir que a menor cantidad de precipitación pluvial, mayor concentración de ácidos orgánicos y viceversa.



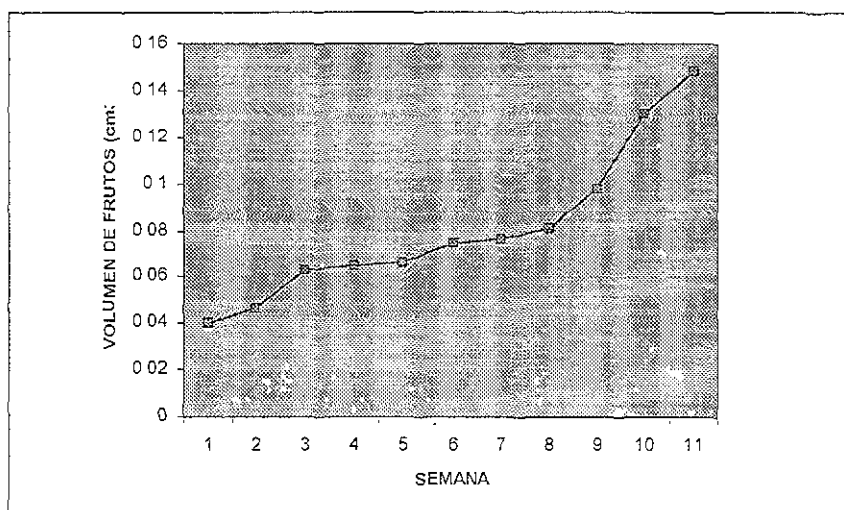
Gráfica 12. Acidez titulable promedio vs precipitación pluvial (P.P.), factores que guardan una relación inversamente proporcional uno del otro.

Se encontró que el crecimiento de los frutos de garambullo, en función del tiempo, se describe como una curva sigmoide simple (gráfica 13 a). En ella se produce un corto periodo de división celular después de la antesis, de aproximadamente una semana, donde muestra un incremento de la velocidad de crecimiento relativo que alcanza su máximo valor al final de la fase de división celular, seguido de una fase de expansión celular que generalmente se prolonga durante bastante tiempo, regularmente hasta la maduración del fruto, en esta fase se produce una acumulación en el fruto de carbono, agua y minerales y el fruto sufre cambios importantes en su composición química y física (Grange y Andrew.1993).

En las cactáceas este patrón de crecimiento no está generalizado ya que algunos trabajos reportan que en *Opuntia* se ha encontrado tanto curvas de crecimiento sigmoidal simple como doble sigmoidal dependiendo de la especie (Kuti.1992). Huerta (1998) reporta que los frutos de *Sienocereus prunosus* y *Escontra chionilla* presentan un crecimiento doble sigmoidal.



Gráfica 13 a Curva de crecimiento por volumen del fruto de *M. geometrizans*



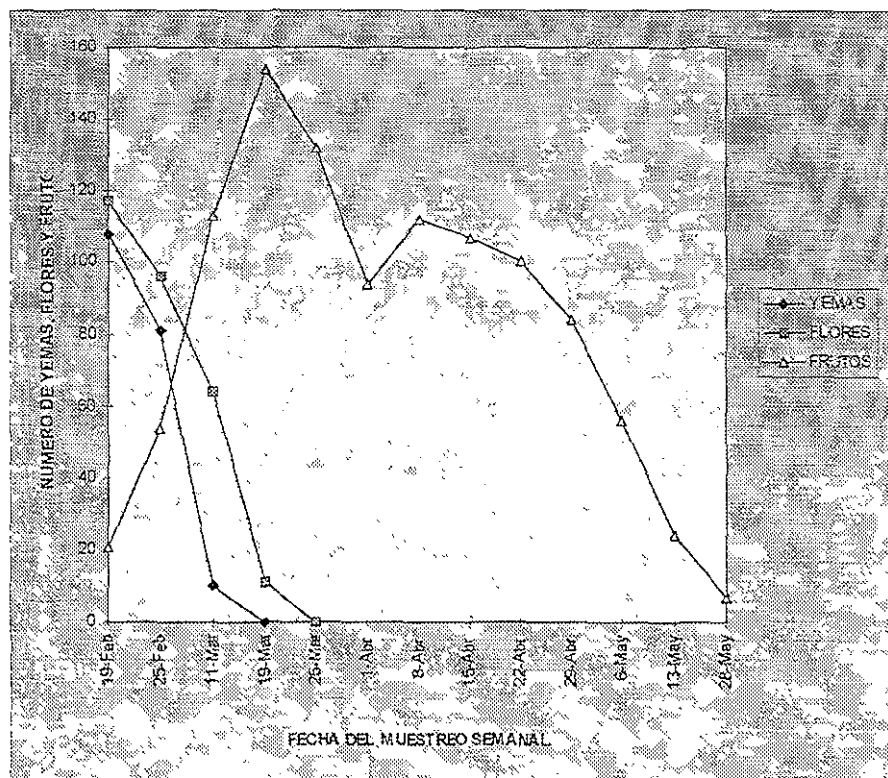
Gráfica 13 b Crecimiento del fruto de garambullo con comportamiento simple sigmoideal.

Con la gráfica 13 b se observa que el periodo de crecimiento del fruto de garambullo es de 11 semanas o sea 77 días, este tiempo abarca del cuajado a la maduración del fruto. Si se considera el crecimiento del fruto desde yema hasta la maduración es de 80 a 90 días, siendo más largo que el de *Stenocereus pruinosus* y del *S. queretaroensis* que es de 60 a 70 días (Huerta 1998), similar al de *Escontria chiotilla* de 88 a 95 días (op cit), y más corto que el de la tuna que oscila entre 120 y 180 días (Pimental y Engleman, 1990)

La expansión del fruto, tanto a corto como a largo plazo esta influida por las condiciones ambientales. La temperatura incrementa la expansión y la velocidad del crecimiento del fruto, acortando la duración de la fase de crecimiento. La iluminación modifica el estado hídrico del fruto y condiciona la cantidad de materia seca total del fruto procedente de la fotosíntesis. El estado hídrico de la planta afecta a la expansión celular del fruto; el transporte de agua al fruto podría depender de los gradientes de potencial hídrico entre el fruto y la planta. El estado hídrico de la planta también afecta a la fijación de carbono por las hojas y a la producción de materia seca, aunque puede promover la adaptación de la planta, alterando la distribución de materia seca entre las raíces, tallos y frutos (Grange y Andrew, 1993).

El garambullo presentó un crecimiento reproductivo asincrónico durante la época de floración y fructificación, ya que fue posible encontrar en una misma planta, al mismo tiempo yemas florales, flores y frutos en desarrollo (gráfica 14) Pimental, et al (1995) citan este fenómeno para pitayo (*Stenocereus* sp) y

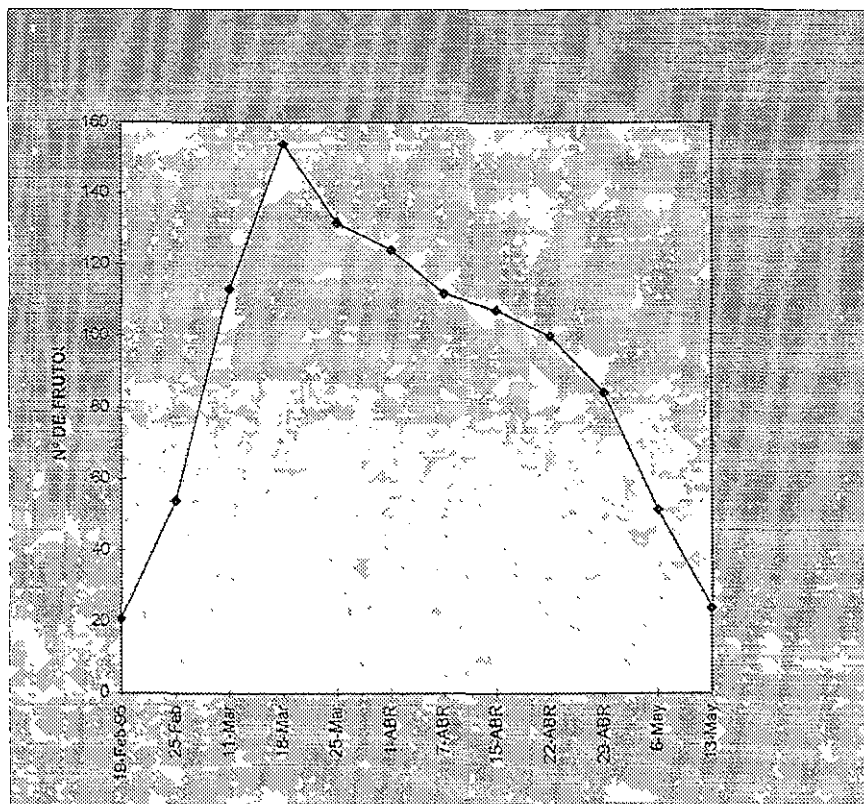
establecen que la asincronía reproductiva es considerada como una estrategia ecológica ventajosa, ya que cuando las condiciones ambientales son adversas, solamente una parte de las estructuras reproductivas son afectadas por factores bióticos y abióticos (temperaturas bajas, daños causados por insectos y depredadores). Combe (1976), menciona que las condiciones de crecimiento, especialmente la disponibilidad de agua y nutrientes, pueden afectar la tasa de crecimiento de los frutos



Gráfica 14. Asincronía reproductiva de *M. geometrizans*.

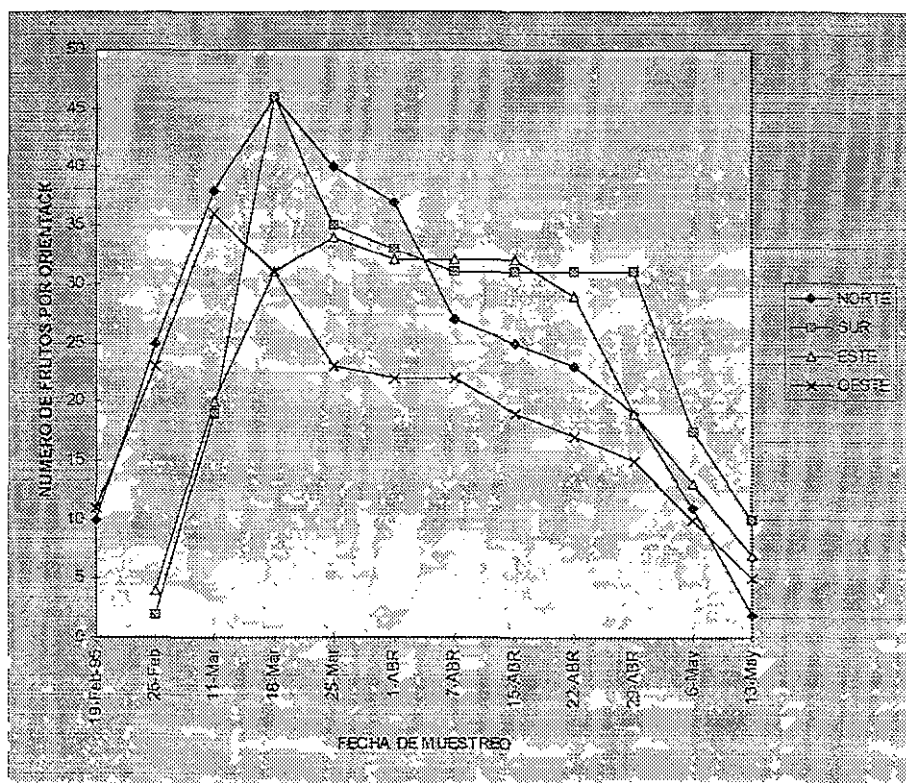
El conteo de las yemas, flores y frutos se inició el 19 de febrero y finalizó el 28 de mayo, presentando el pico de producción de frutos en marzo (gráfica 14), computándose 199 yemas, 288 flores y 1088 frutos. La razón por la que se reportan menos yemas y flores que frutos, es por su corta permanencia sobre el tallo, comparada con la de los frutos que permanecen varias semanas mientras maduran, además de la

abscisión natural que sufren estas estructuras reproductivas, influye que los muestreos se hicieron cada semana y las flores permanecen abiertas muy poco tiempo, probablemente por un día o menos y después de ser polinizadas se cierre iniciando inmediatamente el crecimiento del fruto



Grafica 15. Total de frutos de *Af. geometrizans*.

En la gráfica 15 se observa en el mes de marzo la mayor cantidad de frutos registrados en las ramas muestreadas, pero es hasta abril que se pueden encontrar frutos maduros. Al calcular el coeficiente de correlación de la acidez titulable con la presencia de frutos obtuvimos un valor de -0.65815, lo que indica que existe una correlación negativa (ver apéndice), esto significa que cuando hay presencia de estructuras reproductivas como yemas, flores y frutos, la cantidad de acidez acumulada durante la noche tiende a reducirse parcialmente, o solo en el tiempo que hay frutos, por que aún es mayor la acidez que en la época de lluvias



Gráfica 16. Frutos de garambullo por orientación

Con lo que se observa en la gráfica 16, se puede decir que las ramas con orientación sur y norte muestran tendencia a tener mayor número de frutos, esto coincide con la acidez titulable, temperatura corporal y radiación, donde la orientación de éstas si influye sobre el metabolismo de la planta.

Vale la pena resaltar que *M. geometrizans* presenta floración una sola vez al año.

Pimienta et al (1995) reporta que la abscisión de estructuras reproductivas es un fenómeno común en cactáceas causada por factores bióticos y abióticos. Las temperaturas bajas son la causa principal de la caída o abscisión de yemas florales, en los estadios iniciales de su diferenciación, esto corresponde con las observaciones hechas en el campo, donde en los meses de invierno (febrero y marzo), se presentaron una gran cantidad de estructuras reproductivas tiradas en el suelo, cabe mencionar que en invierno la precipitación es prácticamente nula (gráfica 1) y los niveles de acidez en invierno son los más elevados (gráfica 11) , la senescencia de óvulos que limita la fecundación, es otra de las causas importantes de la caída de las flores y

durante el desarrollo del fruto, la principal causa de abscisión son los daños provocados por larvas de escarabajos que afectan el pericarpio de los frutos (Lomeli y Pimienta, 1993, citado por Pimienta, 1995).

Nobel (1985) y Pimienta et al (1995) comentan que de todos los factores físicos que afectan al productividad de una planta MAC, el factor clave es el agua. Si comparamos la cantidad de lluvia precipitada durante el año anterior, 1994 (2641 mm totales) con los últimos 10 años (gráfica 2), observamos que es la sequía más pronunciada de los últimos años, solo comparada con la de 1987 (231 mm totales). Por lo que se supone que la escasa precipitación del año anterior, o sea 1994, *afectó directamente la producción del año siguiente*, o sea 1995, esto nos da la pauta para suponer que los frutos que se produjeron este año fueron de *tamaño pequeño*, el diámetro promedio de frutos maduros fue de 0.65 cm, comparado con lo que reporta la literatura, los frutos regularmente alcanzan tamaños de 1 a 2 cm (Fig. 7). Al parecer la precipitación pluvial tiene incidencia directa sobre el ciclo de producción de frutos del año siguiente, esto es, que ha mayor cantidad de precipitación pluvial del verano, mejor calidad de frutos en la siguiente primavera.

Una observación de campo fue que a finales del verano (julio agosto y septiembre), se dio un crecimiento robusto de los tallos, que continuó durante el otoño. Esto se notaba por que en el ápice de los tallos, se hacían visibles líneas de crecimiento más claras que el resto del tallo, el crecimiento reproductivo empezó al finalizar el invierno y se prolongó hasta la primavera Pimienta y Domínguez (1995), comentan que el hecho de no presentar traslape en ambos tipos de crecimiento, reduce la competencia ante las demandas metabólicas vegetativas y reproductivas por fotosíntatos (Fisher y Turner, 1978; Sachs y Hackett, 1983), es decir, que un crecimiento no empieza hasta que cesa el otro, esto permite regular la distribución de productos de la fotosíntesis y se puede considerar una *estrategia reproductiva que permite al garambullo adaptarse a las restricciones ambientales en los cuales se desarrolla* (Jansen y Longino, 1986; Pimienta y Domínguez, 1995).



Figura 7 Flores y frutos de *M. geometricans*. El diámetro promedio de los frutos maduros fue de 0.65 cm menor a los reportados en la literatura, que es de 1 a 2 cm

VI. CONCLUSIONES

- 1.- La acidez titulable durante los meses de sequía es mayor a la de los meses de lluvia
- 2 - Rangos menores de 10 °C entre la temperatura máxima y mínima no favorecen el metabolismo MAC.
- 3 - La orientación sur presenta mayor concentración de ácido málico, así como mayor cantidad de frutos
- 4 - El estado de madurez de un tallo sano (parte joven y parte madura) no influye sobre la acidez de la planta ni a la captación de radiación
- 5.- La radiación guarda una relación directamente proporcional con la acumulación de ácidos orgánicos durante la noche y sobre la temperatura interna del tallo.
- 6.- El crecimiento de frutos de garambullo mostró un patrón sigmoideal simple
- 7.- Esta especie presenta asincronía reproductiva.

VII. RECOMENDACIONES:

- a) Para obtener un dato más puntual en las curvas de crecimiento se recomienda medir el diámetro de los frutos cada tercer día como mínimo.
- b) Se recomienda hacer estudios de suelos al área de estudio para ver como se podría incrementar la producción de frutos. Calcular el % de amarre de los frutos.
- c) Se recomienda determinar si presenta o no transpiración la planta durante el día en un ciclo anual.
- d) Valdría la pena determinar si el garambullo es un fruto climatérico o no.
- e) Es prioritario proteger la región de la Venta Salada de la tala innoderada de las columnares principalmente y evitar asentamientos humanos.

VIII. BIBLIOGRAFÍA.

- Aguilar, R., et. al (1982) Proposición de una forma de manejo de la comunidad de cardonal micrófilo mediante uso integral planificado en Coxcatlán, Puebla Reporte de Servicio Social. UAM Xochimilco, México
- Altesor, A., Ezcurra E and Silva C. (1992) Changes in the photoynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Ecológica* 13(6) 777-785
- Barber, J. and Baker N.R. (1985). Topics in Photosynthesis Vol 6 "Photosynthetic Mecanisms and the Enviroment" Ed Elsevier USA p.p. 327-384, 501-534.
- Barrow, R S AND Cockburn W (1982). Effects of light quantity and quality on the decarboxylation of malic acid in crasulacean acid metabolism photosynthesis. *Plant Physiol.* 69 568-571.
- Becerra, R. S. Barnentos, P F Y Díaz, (1976) Eficiencia fotosintetica del nopal (*Opuntia spp*) en relación con la orientación de sus cladodios. *Agrociencia* 24: 67-77
- Beltrán, E (1964). Las zonas áridas del centro y noroeste de México y el aprovechamiento de sus recursos. Ed. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México
- Bidwell, R.G.S. (1979) *Plant Physiology*. Second edition. Macmillan Publishing Co. New York, USA p.p. 132-136, 421-422.
- Bonner, W. & Bonner, J (1948). The role of carbon dioxide in acid formation by succulent plants *Am. J. Bot* 35 113-117
- Bravo, H H (1978) Las Cactáceas de Mexico Vol. I UNAM México p 743, 701, 702, 6
- Bravo, H. H. y Sánchez M H. (1991) Las Cactáceas de México Vol. III. UNAM. México.p.p.501-535.
- Carter, J.P., Wilkins B M, Nimmo G H, y Fewson A.C (1995). Effects of Temperature on the activity of phosphoenolpyruvate carboxylase and on the control of CO₂ fixation in *Bryophyllum fedtschenkoi*. *Planta*. 196. p 375-380.
- Carter, J P, Wilkins B M., Nimmo G H, y Fewson A. C (1995). The role of temperature in the regulation of the circadian rhythm of CO₂ fixation in *Bryophyllum fedtschenkoi*. *Planta* 196. p 381-386.
- Coletto, J M. (1989) Crecimiento y desarrollo de las especies frutales. *Agroguías*. pp 50-127.
- Cote F.X., et. al (1989). CO₂ and O₂ exchanges in the CAM plant *Ananas comosus* (L.) Merr *Plant Physiol* 89: 61-68.
- Franco, A.C., Ball E and Lüttge U (1992) Differential effects of drought and light levels on accumulation of citric and malic acids during CAM in *Clusia*. *Plant, Cell and Enviroment* 15(7). 821-829.
- Garrido, G M, Ivonne (1998) Evaluación del metabolismo ácido de crasulaceas en tres especies de cactaceas cultivadas in vitro y durante su aclimatación a suelo Tesis (Lic.) UNAM Campus Iztacala.

- Gibson, C. Arthur (1982) The Anatomy of Succulence. Proceedings of the Fifth Annual Symposium in Botany. University of California, Riverside, USA p p. 1-17.
- Glantz, H. M. (1977). Desertification. Environmental degradation in and around arid lands Westview Press, USA.
- Gómez - Pompa, A. (1985). Los recursos bióticos de México. (reflexiones) Ed. Alhambra mexicana, pp 119. Méx.
- Grange, R. I. y Andrews, J. (1993). The growth rate of tomato fruit in relation to final fruit size. Journal of Horticultural Science
- Haag-Korver A., Franco A. C. and Lüttge U. (1992). The effect of temperature and light on gas exchange and acid accumulation in the C_3 -CAM plant *Clusia minor* L. Journal of Experimental Botany 43(248): 345-352
- Huerta, Paz Claudia (1998) Crecimiento y análisis químico del fruto de *Escontria chiotilla* (Weber) Rose y *Stenocereus pruinosus* (Otto) Buxbaum. en Venta Salada, Pue Tesis (Lic) UNAM Campus Iztacala.
- Hulme (1970) The biochemistry of fruits and their products. Vol. I. Food Science and technology A series of monographs. Academic Press. London and New York 620 p.
- Israel, A. A. and Nobel S. P. (1994). Activities of carboxylating enzymes in the CAM species *Opuntia ficus-indica* grown under current and elevated CO_2 concentrations Photosynthesis Research 40: 223-229.
- Inglese, P., Barbera G. y La Mantua T. (1995) Research strategies for the improvement of cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) fruit quality and production Journal of Arid environment Vol 29, pp 455-468
- Kliemchen, A., M. Schomburg, H.J. Gall, U. Lüttge and M. Kluge. (1993) Phenotypic changes on the fluidity of the tonoplast membrane of crassulacean- acid-metabolism plants in response to temperature and salinity stress Planta 189 403-409
- Kluge, M. & Ting, P. I. (1978). Crassulacean acid metabolism. Analysis of an ecological adaptation Ecological Studies series. Vol 30. Springer-Verlag, Berlin.
- Kuti, J.O. (1992) Growth and compositional changes during the development of prickly pear fruit. Journal of horticultural science. 67(6) 861-868.
- Leopold, A.C. & Knedemann, P.E. (1975) Plant growth and development 2^a ed. Mc Graw-Hill Book company, New York. E.E.U.U 544 p.
- Lomeli - Mijes, E. Pimental - Barrios, E. (1993). Demografía reproductiva del pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Web) Buxbaum). Cact. Suc Méx 38 (1). 13-21
- Luo, Y. and Nobel S. P. (1992). Carbohydrate partitioning and compartmental analysis for a highly productive CAM plant, *Opuntia ficus-indica* Annals of Botany 70: 551-559
- Lüttge, U. & Smith, J. A. C. (1988) Cam plants Insoluble transport in plant cells and tissues. Ed. D. A. Baker and J. L. Hall. Pp 417-452 Harlow, Essex Longman Scientific and Technical.
- Lüttge, U. & Higinbotham, N. (1979) Transport in plant Springer- Verlag New York.

- Mandujano, P. M. (1988) Respuesta fotosintética (metabolismo ácido de las crasuláceas) en *Escontria chiotilla* (Weber) Rose en ambiente controlado Tesis profesional UNAM, Iztacala. p 51.
- Martínez, M. D (1987). Fluctuación fotosintética de *Escontria chiotilla* (Weber) Rose en la localidad de Venta Salada, municipio de Coxcatlán, Puebla. Tesis profesional. UNAM, Iztacala p 97.
- Mathur, D.D. et al (1978). Elemental analysis of crassulaceas acid metabolism. Plant Tissue. Commun Soil. Sci. Plant Anal. 9: 127-139.
- Medina. (1984). Fotosíntesis. Monografía N° 30, Serie Biología. Programa Regional de desarrollo Científico y Tecnológico p p 39-57.
- Medina, E. (1987). Aspectos ecofisiológicos de plantas CAM en los trópicos. Rev Biol Trop. . 35 (supl I) p 55-70.
- Monson, R. (1989). On the evolutionary pathways resulting in C4 photosynthesis and crassulacean acid metabolism (CAM). Adv Ecol Res. 19: 58-100.
- Nerd, A. Krardy, A. y Mizrahi, Y (1991). Out-season prickly pear: fruit characteristics and effect of fertilization and short droughts on productivity Hort Science 26 (5): 527-529
- Nieto, P.C. (1980). La jiotilla. Comunicado N° 41. INIREB Folleto.
- Nobel, S. P. (1982). Interaction between morphology, PAR interception, and nocturnal acid accumulation in cacti "Proceedings of the Fifth Annual Symposium of Botany". University of California. Riverside. USA. p.p.260-277.
- Nobel, S.P and Hartsock L. T. (1983) Relationships between photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation, and CO₂ uptake for crassulacean acid metabolism plant, *Opuntia ficus-indica* Plant Physiol. 71. 71-75.
- Nobel, S. P. (1983). Nutrient levels in cacti-relation to nocturnal acid accumulation and growth. Amer J Bot 70(8). 1244-1253.
- Nobel, S. P. (1985). Water relations and carbon dioxide uptake of *Agave deserti* - special adaptations to desert climates Deserts Plant 7(2): 51-56
- Nobel, S. P. and Hartsock L. T. (1978) Resistance analysis of nocturnal carbon dioxide uptake by a Crassulacean acid metabolism succulent, *Agave deserti* Plant Physiol. 61. 510-514.
- Nobel, S.P (1989). Influence of photoperiod on growth for three desert CAM species. Bot. Gaz. 150(1): 9-14.36
- Nobel, S.P. (1983) Environmental Biology of Agaves and Cacti. Cambridge University Press. U.S A.
- Nobel, S. P. (1998). Los incomparables agaves y cactus. Trillas. P p 95-200.
- Osmond, C B. (1978). Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context Ann Rev Plant Physiol. 29: 379-414.

- Osmond, C.B. & Björkman, O. (1975). Pathways of CO₂ fixation in the CAM plant *Kalanchoe daigremontiana* II Effects of O₂ and CO₂ concentration on light and dark CO₂ fixation. Aust J. Plant Physiol. 2: 155-162.
- Pimentel, G. R. (1984) Caracterización del pigmento rojo de la jiotilla (*Escontria chotilla*). Tesis profesional, UNAM Facultad de Química. México.
- Pimienta, B. E. Robles.M.C. y Dominguez de la T.A (1995). Estrategias Fisiológicas y reproductivas de Adaptación del Pitayo a la Aridez Ciencia. 46, 339-349.
- Pimienta, B.E. Engleman M.E (1985). Desarrollo de la pulpa y proporción, en volumen, de los componentes del loculo maduro en tuna p.51-55.
- Pimienta, B. E. y Engleman, E.M.(1990) El nopal tunero Universidad de Guadalajara Tiempos de Ciencias. pp 55-67.
- Piña, L. I. (1977). Pitayas y otras cactáceas afines del estado de Oaxaca. Cact. Suc. Méx 22 (1): 3-15.
- Ramos, Burgoa V. R. (1983) Utilización de pigmentos rojos de *E. Chiotilla* como colorantes en alimentos. Tesis Profesional Q F B U.N A M p 66
- Rayder, L. & Ting, P.I. (1981). Carbon metabolism in two species of *Pereskia* (Cactaceae) Plant Fisiol. 68: 139-142.
- Rodríguez, Z. O. (1981). Fenología reproductiva y aporte de frutos y semillas en dos nopaleras del altiplano potosino-zacatecano Tesis (Lic.) Fac De ciencias biológicas UNNL Monterrey, N.L. México. 87 p
- Rzedowski, J (1978). Vegetación de México. Ed. Limusa. México
- Sinclair, R. (1984) Water relations of tropical epiphytes III. Evidence for Crassulacean acid metabolism. J. Exp Bot. 35:1-7.
- Springer, A. S and Outlaw Jr. H. W. (1988). Biochemical compartmentation of photosynthesis in the crassulacean acid metabolism plant *Crassula falcata* Plant Physiol. 88, 633-638.
- Szarek, S. , Jonhson, H. & Ting, I. P. (1973). Drought adaptation in *Opuntia basilaris*. Significance of recycling carbon through crassulacean acid metabolism. Plant Physiol. 52 539-541.
- Taiz, L. and Zeiger E. (1991). Plant Physiology. The Benjamin/ Cummings, Publishins Co. Inc.USA. p.p. 179-264. 32, 38.
- Ting, P. I 1989. Photosynthesis of arid and subtropical succulent plants Aliso 12(2): 387-406.
- Ting, P.I. and Gibbs M.(1982). Crassulacean acid metabolism. " Proceedings of the Fifth Annual Symposium of Botany". University of California, Riverside. USA. p. 316
- Ting, P. I. (1989). Photosynthesis of arid and subtropical succulent plants Aliso 12 (2): 387-406.

- Tobin, A.K.(1992) Plant organelles Society for expermental Biology. Semunar Series 50, Cambridge University Press USA p140-167
- Walter, H. (1977). Zonas de vegetación y clima Ed. Omega, España.
- Westwood, M. N (1982). Fruticultura de zonas templadas. Ed. Mundi-Prensa Madrid. p. 461.
- Winter, K., Joyce G. Foster, Gerald E. Edwards, and J. A. M. Holtum (1982). Intracellular localization enzymes of carbon metabolism in *Mesembryanthemum crystallinum* exhibiting C₃ photosynthetic characteristics or performing crassulacean acid metbolism. Plant Physiol. 69: 300-
- Woodhouse, R M, Williams J.G. and Nobel P.S. (1980). Leaf orientatun, radiation interception, and nocturnal acidity increases by the CAM plant *Agave deserti* (Agavaceae). Amer J Bot 67(8): 1179-118 1985.

VIII. APÉNDICE.

CUADRO 1.- ANOVA PARA VALORES DE ACIDEZ CON DISTINTAS VARIABLES DE RESPUESTA.

ACIDEZ DE TODO EL AÑO MADURO/SUR/14 HRS
SI HAY DIF SIGNIFICATIVA, SE HIZO TUKEY

One-Way ANOVA

Source	DF	SumOfSq	MeanOfSq	F-Value	P-Value
Between Groups	6	2076.28571	346.04762	4.92011	0.00664
Within Groups	14	984.66667	70.33333		

Total 20 3060.95238

VALOR F tablas 2 85/4 46

Tukey's HSD Method:

Mean Difference Matrix:

	Column1	Column2	Column3	Column4	Column5	Column6
Column2	18.000					
Column3	16.000	2.000				
Column4	1.333	16.667	14.667			
Column5	4.333	13.667	11.667	3.000		
Column6	3.333	21.333	19.333	4.667	7.667	
Column7	12.667	30.667	28.667	14.000	17.000	9.333

Probability Matrix

	Column1	Column2	Column3	Column4	Column5	Column6
Column2	0.189					
Column3	0.293	1.000				
Column4	1.000	0.254	0.382			
Column5	0.994	0.458	0.625	0.999		
Column6	0.999	0.085	0.138	0.992	0.912	
Column7	0.540	0.007	0.012	0.432	0.237	0.812

Critical Range Matrix:

	Column1	Column2	Column3	Column4	Column5	Column6
Column2	23.395					
Column3	23.395	23.395				
Column4	23.395	23.395	23.395			
Column5	23.395	23.395	23.395	23.395		
Column6	23.395	23.395	23.395	23.395	23.395	
Column7	23.395	23.395	23.395	23.395	23.395	23.395

Test of Homogeneity of Variance:

Bartlett's Chi-Square	8.79342400
Degree of Freedom:	6
Probability	0.18553340

CUADRO 2. ANALISIS DE CORRELACIÓN CORRELACIÓN ACIDEZ Y FRUTOS

=====

FOR COLUMNS COLUMN1 <---> COLUMN2

Pearson Correlation Result:

Correlation Coefficients: -0.65815849

Probability 0.54267134

Degree of Freedom: 1

Z value: -0.78955785

=====

CORRELACION TEMP AMB Y ACIDEZ

=====

FOR COLUMNS COLUMN1 <---> COLUMN2

Pearson Correlation Result:

Correlation Coefficients -0.59326040

Probability: 0.16029073

Degree of Freedom 5

Z value: -0.68268229

=====

CORRELACION RADIACION TEMP CORPORAL

=====

FOR COLUMNS COLUMN1 <---> COLUMN2

Pearson Correlation Result:

Correlation Coefficients: 0.42881079

Probability: 0.39620840

Degree of Freedom: 4

Z value: 0.45843862

=====

CORR. PRECP-FRUTOS

=====

FOR COLUMNS COLUMN1 <---> COLUMN2

Pearson Correlation Result:

Correlation Coefficients: -0.48901202

Probability: 0.67471484

Degree of Freedom: 1

Z value: -0.53476101

=====

CORRELACIÓN ACIDEZ Y RADIACION

=====

FOR COLUMNS COLUMN1 <---> COLUMN2

Pearson Correlation Result:

Correlation Coefficients: 0.56015374

Probability: 0.19093205

Degree of Freedom: 5

Z value: 0.63305719

=====

CORRELACIÓN ACIDEZ- PRECIPITACION P

Pearson Correlation Result:

Correlation Coefficients: -0.78879040

Probability: 0.035014050

Degree of Freedom: 5

Between Groups 1 2.50000 2.50000 0.04082 0.84493

Within Groups 8 489.98180 61.24772

Total 9 492.48180

VALOR F DE TABLAS 5.32/113

% DE HUMEDAD RELATIVA EN COXCATLAN, PUE.							
AÑO	94	94	95	95	95	95	95
	OCT	DIC	FEB	ABR	MAY	JUL	SEP
7 hrs		80	81	73	70	90	82
10 hrs	38	30	40	43	53	44	
13 hrs	35	24	27	24	34	41	33
16 hrs	50	46	21	9	43	30	
19 hrs			40	50	73	21	51

TEMPERATURA AMBIENTAL EN LOS DÍAS DE MUESTREO

HORA	Dic-94	Feb-95	Abr-95	May-95	Jul-95	Sep-95	Oct-94
7	15	13	18	24	19	19	
10	27	25	29	34	30		25
13	24	31	37	36	31	35	32
16	26	31	41	31	30		26
19		24	30	21	26	28	
Promedio	23	24.8	31	29.2	27.2	27.33333	27.66667

ANOVA TEMP CORP SUR-NORTE DICIEMBRE 7 HRS

One-Way ANOVA

Source DF SumOfSq MeanOfSq F-Value P-Value

Between Groups 1 16.33333 16.33333 3.68421 0.08389

Within Groups 10 44.33333 4.43333

Total 11 60.66667

VALOR DE TABLAS 4.96/10

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

ANOVA TEMP CORP DIC SUR NORTE 13 HRS

SI HAY DIFERENCIA

One-Way ANOVA

Source	DF	SumOfSq	MeanOfSq	F-Value	P-Value
--------	----	---------	----------	---------	---------

Between Groups	1	30.08333	30.08333	5.77600	0.03710
----------------	---	----------	----------	---------	---------

Within Groups	10	52.08333	5.20833		
---------------	----	----------	---------	--	--

Total	11	82.16667			
-------	----	----------	--	--	--

VALOR TABLAS 4.96/10

ANOVA DIC NORTE SUR 19 HRS TEMP CORP

SI HAY DIFERENCIA

One-Way ANOVA

Source	DF	SumOfSq	MeanOfSq	F-Value	P-Value
--------	----	---------	----------	---------	---------

Between Groups	1	6.75000	6.75000	10.94595	0.00790
----------------	---	---------	---------	----------	---------

Within Groups	10	6.16667	0.61667		
---------------	----	---------	---------	--	--

Total	11	12.91667			
-------	----	----------	--	--	--

VALOR TABLAS 4.96/10

ACIDEZ TITULABLE ENTRE LOS MESES SUR GRAFICA 11 a

Multiple Comparison Report

One-Way ANOVA

Source	DF	SumOfSq	MeanOfSq	F-Value	P-Value
--------	----	---------	----------	---------	---------

Between Groups	3	1483.66667	494.55556	9.79318	0.00470
----------------	---	------------	-----------	---------	---------

Within Groups	8	404.00000	50.50000		
---------------	---	-----------	----------	--	--

Total	11	1887.66667			
-------	----	------------	--	--	--

Tukey's HSD Method

Mean Difference Matrix

COLUMNA 1= OCTUBRE

Column1	Column2	Column3	COLUMNA 2= DICIEMBRE
Column2	18.000		COLUMNA 3= JULIO
Column3	3.333	21.333	COLUMNA 4= SEPTIEMBRE
Column4	12.667	30.667	9.333

Probability Matrix:

Column1	Column2	Column3	
Column2	0.058		
Column3	0.937	0.026	
Column4	0.208	0.003	0.426

Critical Range Matrix:

Column1	Column2	Column3	
Column2	18.589		
Column3	18.589	18.589	
Column4	18.589	18.589	18.589

Test of Homogeneity of Variance:

Bartlett's Chi-Square.	4.39444234
Degree of Freedom	3
Probability	0.22190130

=====

ACIDEZ TITULABLE SUR TODO EL AÑO 7 HRS GRÁFICA 11 A

=====

Multiple Comparison Report

Data File Name: Sheet: Untitled11

=====

One-Way ANOVA

Source	DF	SumOfSq	MeanOfSq	F-Value	P-Value
--------	----	---------	----------	---------	---------

=====

Between Groups	6	2076.28571	346.04762	4.92011	0.00664
----------------	---	------------	-----------	---------	---------

Within Groups	14	984.66667	70.33333		
---------------	----	-----------	----------	--	--

=====

Total	20	3060.95238			
-------	----	------------	--	--	--

Tukey's HSD Method:

Mean Difference Matrix:

Column1	Column2	Column3	Column4	Column5	Column6		
Column2	18.000					columna 1= oct	
Column3	16.000	2.000				columna 2= dic	
Column4	1.333	16.667	14.667			columna 3= feb	
Column5	4.333	13.667	11.667	3.000		columna 4= abr	
Column6	3.333	21.333	19.333	4.667	7.667	columna 5= may	
Column7	12.667	30.667	28.667	14.000	17.000	9.333	columna 6= jul
							columna 7= sep

Probability Matrix

	Column1	Column2	Column3	Column4	Column5	Column6
Column2	0.189					
Column3	0.293	1.000				
Column4	1.000	0.254	0.382			
Column5	0.994	0.458	0.625	0.999		
Column6	0.999	0.085	0.138	0.992	0.912	
Column7	0.540	0.007	0.012	0.432	0.237	0.812

Critical Range Matrix

	Column1	Column2	Column3	Column4	Column5	Column6
Column2	23.395					
Column3	23.395	23.395				
Column4	23.395	23.395	23.395			
Column5	23.395	23.395	23.395	23.395		
Column6	23.395	23.395	23.395	23.395	23.395	
Column7	23.395	23.395	23.395	23.395	23.395	23.395

Test of Homogeneity of Variance:

Bartlett's Chi-Square: 8.79342400
 Degree of Freedom: 6
 Probability: 0.18553340

=====

LA GLORIA DE DIOS ES LA
INTELIGENCIA O EN OTRAS
PALABRAS LUZ Y VERDAD.