

31967 3



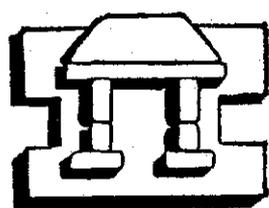
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

EVALUACION DEL METABOLISMO ACIDO DE LAS CRASULACEAS EN RAMAS JOVENES Y MADURAS DE *Escontria chiotilla* (WEBER) ROSE, CON ORIENTACION NORTE Y SUR EN EL MUNICIPIO DE COXCATLAN, PUEBLA.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE MAESTRO EN BIOLOGIA DE RECURSOS VEGETALES PRESENTA: BIOLOGO MANUEL MANDUJANO PIÑA



IZTACALA

DIRECTOR DE TESIS: DR. SERGIO GONZALEZ MORENO

LOS REYES IZTACALA 2002

TESIS CON FALLA DE ORIGEN



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.

DEDICATORIA

A LA MEMORIA DE MI PADRE:

*Me encanta Dios. Es un viejo magnifico que no se toma en serio. A él le gusta jugar y juega, y a veces se le pasa la mano y nos rompe una pierna o nos aplasta definitivamente. Pero esto sucede porque es un poco cegatón y bastante torpe de las manos. Nos ha enviado a algunos tipos excepcionales como tú, para que nos digan que nos portemos bien. Pero esto a él no le preocupa mucho: nos conoce. Y por eso inventó la muerte: para que la vida -no tú ni yo-, la vida, sea para siempre
(fragmento, poema de Jaime Sabines)*

A MI MADRE:

Tu amor, fortaleza, y comprensión son un ejemplo para mí.

A MI FAMILIA:

Lourdes, Avril Monserrat y Sara Ximena, por su amor y paciencia.

A MIS HERMANOS:

Ma. Ausencia, Miguel, Antonio, María, Carmen, Lilia y Martha Elena, con el cariño de siempre. Gracias.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Sergio González Moreno y a la M. en C. Martha O. Salcedo Álvarez, por el apoyo recibido y sobre todo por su amistad.

A mis maestros: M. en C. Alberto Arriaga Frías, M. en C. Gerardo Ortiz Montiel, M. en C. Ismael Aguilar Ayala y al Dr. Ignacio Peñalosa Castro, por ser excelentes académicos universitarios.

A Hugo Perales Vela, Alejandro C. Monsalvo Reyes, Antonia Trujillo Hernández, Claudia Huerta Paz, Diana Herrera, Paulo López Hidalgo, Josefina Melo Navarro, Doña Trini y su familia, por su amistad y compartir esta aventura del conocimiento, bajo el sol intenso de Coxcatlán. Gracias.

Al mis amigos y profesores: Ma. Eugenia Heres Pulido, Jorge Gersenowies Rodríguez, Ernesto Aguirre León, Edith López Villafranco, Diodoro Granados Sánchez, Tzasna Hernández Delgado, Ramón V. Moreno Torres, Elías Piedra Ibarra, Rafael Quintanar Zúñiga, Josefina Vázquez Medrano, Gumercindo de la Cruz Guzmán, Daniel Candarabe, Graciela Molina, Ma. Elena Huidobro, Daleth Guedea Fernández, Alejandro Castillo Trápala, María Elena Moctezuma, Sandra Robles López, Leonor Abundiz, Arturo Pérez Taylor, Rubén Echegaray, Víctor Esparza, Rogelio Fragoso, Saúl Flores, Jaime Zavala, Ma. La Luz Espinoza y Roque Flores Villaseca † (QDP), por su apoyo incondicional. Gracias.

A los integrantes del Laboratorio de Ecofisiología y control de plagas de la FES Iztacala.

El presente trabajo se realizó en el laboratorio de Ecofisiología y control de plagas, de la Unidad de Morfología y Función de la Facultad de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM.

LISTA DE ABREVIATURAS

MAC	=	Metabolismo Acido de las Crasulaceas
msnm	=	metros sobre el nivel del mar
PEP-C	=	Fosfoenol Piruvato Carboxilasa
Ψ	=	Potencial hídrico
Mpa	=	Megapascuales
RFA	=	Radiación Fotosinteticamente Activa
DFF	=	Densidad de Flujo Fotónico
ppm	=	partes por millón
CO ₂	=	Bióxido de Carbono
RubisCO	=	Ribulosa 1,5 bifosfato carboxilasa/oxigenasa.
O ₂	=	Oxígeno molecular.
SE	=	Sin Estructuras
Y	=	Yemas
B	=	Brotes
F	=	Flores
FI	=	Frutos Inmaduros
FM	=	Frutos Maduros
Ft	=	Flores tardías
FT	=	Frutos Tardíos

CONTENIDO

	Página
1.0 Resumen	1
2.0 Introducción	2
3.0 Objetivos	4
3.1 Objetivo general	4
3.2 Objetivos particulares	5
4.0 Antecedentes	6
4.1 Zonas áridas	6
4.2 Recursos de las zonas áridas	7
4.2.1 Aprovechamiento y usos	7
4.3 Desiertos mexicanos	10
4.3.1 Sonorense	10
4.3.2 Chihuahuense	10
4.3.3 Hidalguense	11
4.3.4 El Valle de Tehucaán – Cuicatlán	11
5.0 Distribución del Metabolismo Acido de las Crasuláceas (MAC)	12
5.1 Adaptaciones morfológicas de las plantas con metabolismo MAC	13
5.2 Cuatro fases de MAC	15
5.3 Factores ambientales	18
5.3.1 Relaciones hídricas	18
5.3.2 Temperatura	21
5.3.3 Radiación (luz)	25
5.3.4 Orientación	28
5.3.5 Nutrición mineral	29
6.0 Planta en estudio	31
6.1 Género <i>Escontria</i>	31
6.2 <i>Escontria chiotilla</i>	32
7.0 Metodología	33
7.1 Localización del Valle de Tehucán – Cuicatlán	33
7.2 Ubicación de la zona de estudio	34
7.3 Diseño	35
7.4 Variables de Respuesta	36
7.4.1 Acidez titulable	36
7.4.2 Temperatura interna	36
7.4.3 Humedad relativa	36
7.4.4 Temperatura ambiental	37
7.4.5 Luz (iluminancia)	37

7.4.6	Precipitación	37
7.4.7	Conteo de estructuras	37
7.4.8	Crecimiento del fruto	37
8.0	Resultados	38
9.0	Discusión	58
10.0	Conclusión	67
11.0	Bibliografía	68
12.0	Apéndice	76

1.0 RESUMEN

Aproximadamente el 60% del territorio mexicano esta ocupado por zonas áridas y semiáridas, lo cual favorece el desarrollo de vegetación que presenta el tipo de fotosíntesis denominado Metabolismo Acido de las Crasuláceas. En consecuencia los tejidos con este tipo de metabolismo exhiben cambios drásticos en la concentración de ácidos orgánicos, por lo que el presente trabajo buscó responder si la orientación Norte o Sur ó bien, si la ubicación del tejido fotosintético, o la condición fisiológica, en las zona joven o madura es determinante para la inducción o adopción de esta vía fotosintética y su producción en ambientes con precipitaciones menores a los 500 mm anuales, por lo que se caracterizaron los parámetros fisiológicos y ambientales, en la localidad de Coxcatlán, Puebla, registrándose el comportamiento fotosintético de ramificaciones con orientación Norte, Sur y condición joven y madura de *Escontria chiotilla* (Weber) Rose, así como el patrón de crecimiento y amarre del fruto durante un ciclo. Encontrándose que la localidad de Coxcatlán, Puebla, es una zona con las condiciones óptimas para el Metabolismo Acido de las Crasuláceas y en la planta la orientación sur y la zona joven presentó las fluctuaciones de acidez más pronunciadas, siendo también esta zona, la mas expuesta a la luz. Se identificó en el crecimiento del fruto un patrón doble sigmoide, Se estableció un comportamiento asincrónico de las estructuras reproductoras durante los meses de diciembre hasta agosto y se obtuvo un amarre de fruto del 8.2%

2.0 INTRODUCCION

Las formas biológicas, con su estrecha adaptación a las condiciones ambientales, dan información complementaria acerca del medio donde se desarrollan. Es objeto de la Ecofisiología vegetal comprender los procesos fisiológicos de los organismos, sus características bioquímicas y sus potencialidades genéticas, en interacción con el ambiente donde los organismos se desarrollan Medina, (1987).

Cabe resaltar que el entendimiento de las adaptaciones vegetales a su ambiente, no solo se deben a sus posibilidades fisiológicas, también interviene adaptaciones morfológicas para complementar el proceso, entre estas cualidades o aptitudes destaca la toma de minerales y la asimilación de carbono en forma de CO₂. Esta última es la expresión más pura del proceso fotosintético el cual tiene tres manifestaciones básicas conocidas como: Fotosíntesis C₃, C₄, y el proceso conocido como Fotosíntesis **MAC** (**M**etabolismo **A**cido de las **C**rasuláceas), que se caracteriza por presentarse en plantas de zonas áridas y semiáridas principalmente, entre las que se encuentran las Cactáceas. La fijación nocturna de CO₂ es una de las características que tipifican el metabolismo MAC (Taiz, Zeiger, 1998; Salisbury, Ross, 1992; Osmond, 1978) Este mecanismo, fue descubierto en artículos de **Platyopuntia** durante el siglo pasado por Teodoro Nicolás de Saussure y también fue estudiado intensivamente por Benjamín Heyne en **Kalanchoe pinnata** (Nobel 1998) y **Bryophyllum calycinum** (Cushman 2001) suculentas de la familia Crassulaceae, por los trabajos realizados por Heyne, al proceso se le conoce como Metabolismo Ácido de las Crassulaceas (MAC), y es identificado, por intensas fluctuaciones diarias de la acidez tisular (Cushman 2001; Nobel, 1998; Osmond, 1978).

Los tres mecanismos mencionados en el texto anterior, tienen tantas ventajas como desventajas y las plantas pueden competir con éxito sólo cuando los beneficios de su propio mecanismo fotosintético sobrepasen los

daños. Es de esta manera que las plantas MAC parecen estar mejor adaptadas a condiciones muy áridas, no obstante su método de conservar el agua a través del cierre de sus estomas, durante el día, es valioso en estas áreas, donde la falta de agua es frecuente, este mecanismo fotosintético reduce severamente su habilidad para adquirir y asimilar carbono Moore, (1981).

En las zonas áridas y semiáridas de nuestro país un alto porcentaje de plantas presentan este mecanismo fotosintético, entre las que destacan las cactáceas. Aunque se han realizado algunos estudios sobre su agronomía, anatomía, ecología, etnobotánica, fisiología y parasitología. Pero todavía es mucho lo que se desconoce de estas plantas, especialmente lo relacionado a su condición hídrica, fluctuación fotosintética y su productividad en ambientes naturales, por lo que resulta indispensable la generación de conocimiento orientado a un manejo racional de este recurso vegetal (Martínez 1987; Nobel 1998, Hernández y Mendieta, 1987; José, 1995).

Algunas de las características anatómicas o morfológicas que sobresalen en las plantas que presentan este metabolismo, son:

- La succulencia de sus tejidos almacenadores de agua.
- La ausencia de las hojas en casi todas las especies.
- Baja proporción superficie / volumen.
- Grandes células y vacuolas.
- Estomas reducidos en tamaño y frecuencia.
- La presencia de espinas a lo largo de toda su gruesa cutícula epidérmica.
- Capacidad de soportar largos períodos de tiempo sin suministro de agua. (Ting y Rayder, 1982; Cushman 2001)

La familia Cactaceae es originaria del continente americano y se encuentra preferentemente en las zonas áridas y semiáridas. En México, estas

plantas están ampliamente representadas, por lo que nuestro país es un centro muy importante de diversificación, estimándose que se concentran más del 50% del total de las especies conocidas. Aunque la distribución natural del grupo es americana, existen especies que crecen de manera silvestre en otros continentes debido a que han sido llevadas a través del tráfico comercial durante los últimos tres siglos (Bravo 1978; Bravo y Sánchez, 1991)

El desarrollo de pequeñas industrias para el procesamiento de los frutos provenientes de las cactáceas, los cuales pueden ser utilizados en la elaboración de mermeladas, conservas y productos derivados que a su vez resultan muy benéficos para elevar el nivel de vida de las comunidades enclavadas en las zonas semiáridas, (Bravo y Sánchez 1991)

Escontria chiotilla es una planta endémica de nuestro país, que se puede observar en agrupaciones llamadas Jiotillales o quiotillales en las zonas áridas y semiáridas de los estados de Puebla, Oaxaca y Michoacán, representando una alternativa de manejo en las localidades donde crecen de manera silvestre. sus frutos pueden constituir una fuente adicional de ingresos para los habitantes de estas comunidades, por lo que es muy importante el conocimiento de este recurso, estableciéndose en el presente trabajo los siguientes propósitos:

3.0 OBJETIVOS

3.1 Objetivo General

Evaluar la actividad del Metabolismo Acido de las Crasuláceas (MAC) en ramificaciones con orientación norte-sur y condición joven y madura de ***Escontria chiotilla*** (Weber) Rose, así como el patrón de crecimiento del fruto en organismos silvestres, de la localidad de Venta Salada, municipio de Coxcatlán, Puebla, durante un ciclo de producción.

plantas están ampliamente representadas, por lo que nuestro país es un centro muy importante de diversificación, estimándose que se concentran más del 50% del total de las especies conocidas. Aunque la distribución natural del grupo es americana, existen especies que crecen de manera silvestre en otros continentes debido a que han sido llevadas a través del tráfico comercial durante los últimos tres siglos (Bravo 1978; Bravo y Sánchez, 1991)

El desarrollo de pequeñas industrias para el procesamiento de los frutos provenientes de las cactáceas, los cuales pueden ser utilizados en la elaboración de mermeladas, conservas y productos derivados que a su vez resultan muy benéficos para elevar el nivel de vida de las comunidades enclavadas en las zonas semiáridas, (Bravo y Sánchez 1991)

Escontria chiotilla es una planta endémica de nuestro país, que se puede observar en agrupaciones llamadas Jiotillales o quiotillales en las zonas áridas y semiáridas de los estados de Puebla, Oaxaca y Michoacán, representando una alternativa de manejo en las localidades donde crecen de manera silvestre. sus frutos pueden constituir una fuente adicional de ingresos para los habitantes de estas comunidades, por lo que es muy importante el conocimiento de este recurso, estableciéndose en el presente trabajo los siguientes propósitos:

3.0 OBJETIVOS

3.1 Objetivo General

Evaluar la actividad del Metabolismo Acido de las Crasuláceas (MAC) en ramificaciones con orientación norte-sur y condición joven y madura de ***Escontria chiotilla*** (Weber) Rose, así como el patrón de crecimiento del fruto en organismos silvestres, de la localidad de Venta Salada, municipio de Coxcatlán, Puebla, durante un ciclo de producción.

3.2 Objetivos Particulares:

- 3.2.1) Caracterizar los registros de precipitación y temperatura que existen para la localidad de Venta Salada, Coxcatlán, Puebla e Identificar si son óptimos para el Metabolismo Acido de las Crasuláceas (MAC).
- 3.2.2) Cuantificar la acidez titulable en el tejido fresco de las ramas de ***Escontria chiotilla*** con orientación Norte-Sur en la zona joven y madura.
- 3.2.3) Evaluar la relación entre la acidez titulable y la temperatura interna en tejido fresco de ***Escontria chiotilla***.
- 3.2.4) Caracterizar el patrón de crecimiento del fruto en ***Escontria chiotilla***.

4.0 ANTECEDENTES

4.1 Zonas Áridas

Como lo establece Bravo (1978), la mayor extensión del territorio mexicano es árido y semiárido; aproximadamente el 60% de la superficie total, se caracteriza por presentar lluvias escasas y poco predecible (de 0 a 700 mm. al año), y con altos niveles de radiación. Los estados del norte del país, como Baja California, Durango, Coahuila, Chihuahua, Nuevo León, San Luis Potosí, Sonora y Zacatecas, están ocupados total o parcialmente por zonas áridas o semiáridas. En Querétaro, Puebla, Oaxaca e Hidalgo, se encuentran las regiones desérticas más pequeñas.

El criterio para determinar una zona árida o no árida es convencional y varía de acuerdo al criterio de cada autor. Beltrán (1964) 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 en las zonas las características de su vegetación. También se define como una zona árida aquella en que la evaporación anual es mucho mayor que la cantidad anual de precipitación, también se considera como áridos todos aquellos lugares que presenten un clima "B" (García, 1980; Beltrán, 1964).

Además, según Walter, (1977) 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 se menciona que las condiciones desérticas en zonas áridas y semiáridas con

una precipitación baja se deben a la influencia humana y a los cambios climatológicos. Por su parte Nobel (1988) define zonas áridas como las regiones con menos de 250 mm de precipitación anual y semiáridas a las regiones con 250 a 450 mm de precipitación anual.

4.2 Recursos de zonas áridas

Existen en las zonas áridas y semiáridas numerosas especies vegetales que tienen un alto potencial alimenticio, medicinal e industrial, ya que contienen diferentes sustancias con actividad biológica. Ahora bien los cactus en general y sus frutos en particular, han jugado un papel importante en la vida diaria, ya que estos se consumen ya sea frescos o después de cocerlos. Por otra parte los estudios etnobotánicos indican que los indígenas americanos han probado los frutos de una gran cantidad de especies de cactáceas, por lo que se han desarrollado industrias caseras (agroindustrias) las cuales venden frutos de mas de 40 especies, que corresponden a 15 géneros recolectados de poblaciones silvestres, en algunas localidades de Latinoamérica (Bravo 1978; Bravo y Sánchez, 1991; Nobel, 1998;).

4.2.1 Aprovechamiento y usos.

En la tribu *Pachycereae*, más de la mitad de las especies existentes, en el territorio mexicano producen frutos comestibles. En la subtribu *Stenocereineae* se reconocen 29 frutos comestibles importantes, aún cuando algunos conservan nombre regional como la Jiotilla, fruto de *Escontria chiotilla*; el garambullo, fruto de *Myrtillocactus geometrizans* y el pitire, fruto de *Stenocereus quevadamis* (Granados, et al, 1999)

Dadas las condiciones adversas que se presentan en las zonas semiáridas para el manejo de un sistema de cultivos variados, la recolección de la jiotilla es una actividad importante para sus habitantes y su alta productividad hace de ella un recurso de interés. La colecta se hace mediante un hucal (canastilla de carrizo con un mango largo), durante los meses de abril a junio, aunque en la práctica se ha observado que la colecta de este fruto se realiza hasta el mes de agosto. Nieto (1980) establece que cada planta de jiotilla sostiene un promedio de 50 frutos, alcanzando un valor importante por fruto en los mercados regionales. Este fruto se consume en fresco, preparado como mermelada o en conserva; también se elabora vino de jiotilla. El tálamo central de la planta seca se utiliza para levantar cercas y como leña.

El hecho de que estos frutos se utilicen localmente para la producción de mermeladas, indica que estos deben ser ricos en mucílagos y sustancias pécticas. Esta característica amplía el campo de uso, ya que este tipo de productos secundarios de las plantas tiene gran demanda en la industria alimenticia, especialmente en la dulcera, y en la de elaboración de pastas, y en la farmacéutica como vehículo de pomadas de calidad demulcente y emoliente.

Escontria chiotilla no se cultiva porque crece en forma natural, aunque no de manera abundante como lo menciona Nieto (1980), llegando a ser dominante en algunas comunidades vegetales. Su reproducción está marcada como vegetativa, al desprenderse una rama. No obstante en la localidad de Coxcatlán este tipo de reproducción no se ha observado.

En las zonas donde crece de una manera natural este recurso puede constituir una fuente adicional de ingresos para sus habitantes. El desarrollo de pequeñas industrias para el procesamiento de estas frutas en la elaboración de mermeladas, conservas y productos derivados que pueden resultar muy

benéficos para elevar el nivel de vida de las comunidades enclavadas en las zonas semiáridas Ramos-Burgoa (1983) y Pimentel (1984).

Debido a la caracterización de las zonas áridas como poco productivas Nobel (1998) ha elaborado un índice de productividad que se basa en la fijación diaria de CO₂, lo cual responde a tres factores ambientales importantes: Contenido de agua en suelo, Temperatura y Radiación. Debido a que los tres factores pueden limitar de manera independiente la toma de CO₂, las limitaciones que experimenta una planta pueden consistir en contribuciones simultáneas de cada uno de los factores. Es de destacarse el carácter multiplicativo de estos factores. Por ejemplo, cuando existe disponibilidad de agua en el suelo, y la temperatura se eleva a 35°C/25°C día noche, la incorporación diaria de CO₂ se reduce a la mitad, si la cantidad de luz es baja (15 mol m⁻² día⁻¹) esto conduce a una reducción a la mitad de la toma neta de CO₂. Si las plantas a temperatura y luz óptima se someten a sequía prolongada, sus estomas se cerrarán. La toma neta de CO₂, será cero, aunque la temperatura y luz sean favorables para la incorporación de CO₂.

La naturaleza multiplicativa del efecto de los tres factores ambientales sobre la incorporación diaria de CO₂, se puede utilizar para predecir la productividad vegetal. Por lo que se puede definir el Índice de Productividad Ambiental (**IPA**), las siglas en ingles son EPI, generándose la siguiente ecuación:

IPA = Índice hídrico X Índice térmico X Índice Fotónico

Cada índice puede alcanzar un valor máximo de 1.0 el cual indica la incorporación de CO₂, bajo el conjunto de condiciones ambientales.

El índice hídrico es igual a 1.0 cuando el suelo está húmedo y disminuye hasta 0.0 cuando se presenta la sequía.

El índice térmico es de 1.0 a temperaturas ambientales día / noche de 25°C/15°C y disminuye con temperaturas más altas o bajas.

El Índice fotónico es de 1.0 cuando el Flujo de Fotones Fotosintéticos diario es de al menos 30 mol m⁻² día⁻¹ si la Densidad de Flujo Fotónico (DFF) baja a 2 mol m⁻² día⁻¹, el valor del índice se hace cero. (Nobel 1998)

4.3 Desiertos Mexicanos.

Los desiertos mexicanos son zonas con flora xérica y de clima caliente y seco, que presentan una precipitación anual menor a 500 mm., Generalmente de 200 mm y sólo en pequeñas áreas se registran valores de menos de 50 mm (Rzedowski, 1978). Por lo que a nuestro país se reconocen como regiones áridas; la Sonorense, Chihuahuense, Hidalguense y el Valle de Tehucán – Cuicatlán (Rzedowski, 1991; Briones, 1994)

4.3.1 Sonorense.

Ocupa la mayor parte del Edo. de Sonora y de la península de Baja California.

4.3.2 Chihuahuense.

Se encuentra en la altiplanicie mexicana entre las Sierras Madre Oriental y Occidental, desde los estados norteamericanos de Arizona, Nuevo México y Texas, pasando por Chihuahua y Durango hasta su límite meridional en el estado de San Luis Potosí.

4.3.3 Hidalguense.

Constituido por dos regiones aisladas, una en la cuenca del río Estórax en el centro del Estado de Querétaro y la otra en el Valle del Mezquital Estado de Hidalgo.

4.3.4 El Valle de Tehucán-Cuicatlán.

Esta es la zona donde se desarrolla el presente trabajo, además de ser la más pequeña en la región sureste del estado de Puebla y porciones adyacentes del estado de Oaxaca, Briones, (1994).

En el valle de Tehucán-Cuicatlán, que es el enclave de clima seco más alejado hacia el sur de México y también el más aislado, el matorral xerófilo es relativamente más méxico que el de los desiertos más al norte. La altitud de esta provincia florística oscila entre los 545 y 2458 msnm aunque la media altitudinal es de 1500 msnm (Villaseñor, 1990). El relieve en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán presenta un gran número de componentes montañosos y pocas zonas planas. Las lluvias son marcadamente estacionales, ya que ocurren en el verano, y la cubierta vegetal presenta menor área desnuda debido a que las plantas se encuentran más cercanas entre sí. A diferencia de los otros desiertos, las cactáceas de tallo columnar están mejor representadas, tanto en especies como en individuos; Además, ya no se presenta *Larrea tridentata*, que es la especie común en las zonas áridas de México. La vegetación en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se compone principalmente de matorrales espinosos con cactáceas arborescentes de los géneros *Neobuxbaumia*, *Cephalocereus* y en menor número *Escontria*. Para esta zona Rzedowski (1991) reporta 1460 especies, en donde alrededor del 30% son endémicas, lo cual es un alto porcentaje para una área tan pequeña, de 10,000 Km². , Otro dato importante reportado por (Dávila 1993; Villaseñor, et al.

1990) es la afinidad del 83% de los géneros con la cuenca del Río Balsas y 70.8% de los géneros se comparten con la región de Salina Cruz, Oaxaca, lo cual refleja un alto componente típicamente tropical del Valle.

5.0 DISTRIBUCION DEL METABOLISMO ACIDO DE LAS CRASULACEAS (MAC).

Este metabolismo, se presenta en 15,000 a 20,000 especies, perteneciente a 33 familias tanto de dicotiledóneas como de monocotiledóneas lo que representa un 7% de la vegetación. Siendo la familia con mayor número de especies la **Orchidaceae** seguida de la **Cactaceae**, **Crasulaceae**, **Aizoaceae**, **Bromeliaceae**, **Asclepiadaceae** y **Euforbiaceae**. (Salisbury y Ross 1992; Winter et al.,1982. Citado en Barber y Baker,1985; Cushman 2001).

A la fecha se han identificado muchas familias de plantas con flor que tienen especies con el metabolismo MAC. No obstante, algunas familias parecen tener este metabolismo de manera casi exclusiva como en las **Cactaceae**, **Agavaceae** y **Crasulaceae**. Así también se conoce, que todas las suculentas del sur de África, entre ellas **Lilies** y **Euforbias** son MAC. En algunas familias, el metabolismo está restringido a uno, o solo unos cuantos géneros. Por ejemplo, muchas especies suculentas del género **Senecio** (o **Kleinia**) de los **Asteraceae**. En las **Vitaceae**, algunos **Cissus**. En las **Geraniaceae**, algunas especies de **Pelargonium**. Hay unas pocas especies suculentas de **Oxalis** con MAC y dos géneros conocidos en las **Cucurbitaceae**. Muchas de las **Potulacaceae** y **Aizoaceae** son MAC. Unas pocas especies suculentas en las **Asclepiadaceae** se sabe que son MAC, incluyendo las especies epifitas. Las especies suculentas de **Plectranthus** en la **Labiatae**. La pequeña familia endémica de Madagascar la **Didiereaceae**, parece ser MAC. El único árbol conocido con la fisiología fotosintética MAC se ubica dentro del genero **Clusia**, en la familia **Clusiaceae** dentro de las dicotiledóneas. Sin embargo las

1990) es la afinidad del 83% de los géneros con la cuenca del Río Balsas y 70.8% de los géneros se comparten con la región de Salina Cruz, Oaxaca, lo cual refleja un alto componente típicamente tropical del Valle.

5.0 DISTRIBUCION DEL METABOLISMO ACIDO DE LAS CRASULACEAS (MAC).

Este metabolismo, se presenta en 15,000 a 20,000 especies, perteneciente a 33 familias tanto de dicotiledóneas como de monocotiledóneas lo que representa un 7% de la vegetación. Siendo la familia con mayor número de especies la **Orchidaceae** seguida de la **Cactaceae**, **Crasulaceae**, **Aizoaceae**, **Bromeliaceae**, **Asclepiadaceae** y **Euforbiaceae**. (Salisbury y Ross 1992; Winter et al.,1982. Citado en Barber y Baker,1985; Cushman 2001).

A la fecha se han identificado muchas familias de plantas con flor que tienen especies con el metabolismo MAC. No obstante, algunas familias parecen tener este metabolismo de manera casi exclusiva como en las **Cactaceae**, **Agavaceae** y **Crasulaceae**. Así también se conoce, que todas las suculentas del sur de África, entre ellas **Lilies** y **Euforbias** son MAC. En algunas familias, el metabolismo está restringido a uno, o solo unos cuantos géneros. Por ejemplo, muchas especies suculentas del género **Senecio** (o **Kleinia**) de los **Asteraceae**. En las **Vitaceae**, algunos **Cissus**. En las **Geraniaceae**, algunas especies de **Pelargonium**. Hay unas pocas especies suculentas de **Oxalis** con MAC y dos géneros conocidos en las **Cucurbitaceae**. Muchas de las **Potulacaceae** y **Aizoaceae** son MAC. Unas pocas especies suculentas en las **Asclepiadaceae** se sabe que son MAC, incluyendo las especies epifitas. Las especies suculentas de **Plectranthus** en la **Labiatae**. La pequeña familia endémica de Madagascar la **Didiereaceae**, parece ser MAC. El único árbol conocido con la fisiología fotosintética MAC se ubica dentro del genero **Clusia**, en la familia **Clusiaceae** dentro de las dicotiledóneas. Sin embargo las

plantas sin flores, **Welwitschia** tiene aspectos de este metabolismo, así como **Isoetes** y dos géneros de helechos, **Drymoglossum** y **Pyrrrosia**. Indudablemente el conocimiento de la distribución de este metabolismo aún no está completo, pero probablemente gran parte de estas plantas ahora son conocidas (Ting, 1989; Cushman 2001).

La mayoría de las especies MAC se encuentran en los desiertos y regiones áridas, climas mediterráneos o hábitat con lluvias intermitentes o cerca de los trópicos (Kluge y Ting, 1978, citado por Ting, 1989; Cushman 2001).

Por otro lado, la plasticidad Ecofisiológica de MAC para la asimilación del CO₂ nocturno y la acumulación de ácidos orgánicos se ha encontrado en raíces de las orquídeas epifitas (Cockburn W, 1985 en Cushman, Bohnert, 1999).

Las plantas con este metabolismo 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 epifitas de los trópicos también son MAC. Las epifitas tienden a crecer en ambientes deficientes de agua por lo tanto esta forma de incorporación de CO₂ no es inesperada (Sinclair, 1984, citado por Ting, 1989).

5.1 Adaptaciones morfológicas de las plantas con metabolismo MAC.

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).

Algunos de Los criterios para determinar plantas MAC pueden ser de tipo morfológico no obstante, se ha buscado la caracterización ecofisiológica de este metabolismo con los siguientes aspectos:

1. Suculencia, pero no en el sentido horticultural: Parece ser un requerimiento de grandes células del clorénquima suculento con grandes vacuolas para el 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 (Ting, 1989).

2. Los estomas se abren en la noche y se cierran durante el día, y así la mayor absorción de CO₂ y pérdida de agua ocurren en la noche (Ting, 1989).

3. Una masiva fluctuación diurna de acidez titulable la cual se atribuye al ácido málico, con una recíproca fluctuación de almidón (Ting, 1989).

4. Una alta actividad de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa y de las enzimas de descarboxilación como son la enzima málica y fosfoenolpiruvato carboxiquinasa (Ting, 1989).

5.2 Cuatro fases de MAC.

Para estudiar el ciclo de flujo de carbón 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 siguiente figura:

FASE	I	II	III	IV
Fijación neta de CO ₂	Atmosférico		Respiratorio	
Acumulación de malato	Entra a la Vacuola		Sale de la vacuola	
Almacenamiento de Glucanos	Glicólisis		Gluconeogénesis	
PEP C	Activa		Inactiva	
PEPcK	Activa		Inactiva	
RubisCO	Inactiva		Activa	
ME/PEPcK	Inactiva		Activa	
Estomas	Abiertos		Cerrados	
Fotoperíodo			Día	

Fig. 1 Se observan las características de las fases temporales de MAC. Las cuatro fases son indicadas en un curso de 24 Horas de fotoperíodo. Las actividades enzimáticas, de transporte y flujo metabólico son indicadas por la zona oscura. La ausencia o disminución de los parámetros son indicadas por las zonas en blanco. (Tomado de Cushman y Bohnert 1999).

Fase I; período de oscuridad en el que la fijación nocturna de CO₂ se convierte en ácido málico, vía oxalacetato almacenándolo en la vacuola, la carboxilación inicial es catalizada por la PEP-C. Durante esta fase, la resistencia estomática alcanza sus valores más bajos.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Fase II; comienzo del período de iluminación e inicio de un incremento en la conductancia estomática, 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, resultando una combinación de la fijación de CO₂ incorporándose directamente a la vía fotosintética y al mismo tiempo experimentando una descarboxilación del ácido málico.

Fase III: Período de baja conductancia estomática. El malato es descarboxilado en el citoplasma por una enzima málica o por la PEP carboxiquinasa, dependiendo de la planta en cuestión. Con los estomas cerrados las concentraciones de CO₂ pueden alcanzar valores sobre 4% (v/v) en los espacios intracelulares. La actividad carboxilante de la RubisCO es máxima y su actividad de oxigenasa (fotorrespiratoria) es suprimida.

Fase IV; Bajo condiciones ambientales adecuadas, por ejemplo un adecuado suministro de agua, intensidad luminosa suficiente, los estomas pueden abrirse nuevamente hacia el final del período de luz, cuando la descarboxilación del ácido málico continúa, la presión parcial interna de CO₂ declina y la conductancia estomática después puede incrementarse. El CO₂ puede ser tomado directamente del medio por la RubisCO, por lo que la transpiración se ve incrementada, generándose una carboxilación doble similar a lo que sucede en la fase II. La sensibilidad al O₂ testifica de una actividad fotorrespiratoria en ésta fase (Osmond y Björkman, 1975 en Osmond 1978). Sin embargo, PEP-C es también activa catalíticamente en esta fase, como indican datos de espectrometría de masas en patrones clasificados (Osmond, et al., 1978; Borland y Griffiths 1996 y 1997 en Cushman y Bohnert 1999), aunque la acumulación vacuolar de malato no inicia hasta el período nocturno (Tobin, 1992).

El flujo metabólico cambiante de carbono en estas cuatro fases de MAC está 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 MAC que se distinguen de las plantas convencionales C3, se han iniciado una serie de estudios a nivel molecular que buscan explicar la regulación genética de este mecanismo (Tobin, 1992; Caushman, Bohnert, 1999). Un aspecto interesante de algunas plantas MAC es su habilidad de cambiar la forma de fijación de CO₂ dentro del mismo individuo, dependiendo de la disponibilidad de agua y la edad de los tejidos fotosintéticos. Diferentes formas de expresión de la fisiología 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 períodos de sequía cierran sus estomas completamente y detienen la fijación nocturna de CO₂, pero continúa presentando fluctuaciones en las concentraciones de ácido orgánico como un resultado de la reasimilación de CO₂ generado por la respiración. Algunas plantas suculentas pueden presentar fluctuaciones en las concentraciones de ácidos orgánicos aunque la fijación de CO₂ se lleve a cabo durante el día. El incremento nocturno de ácido aparece como resultado de la reasimilación del CO₂ producido por la respiración. Esta variante llamada "MAC cycling" parece ser intermedia, en términos evolutivos, entre las plantas con metabolismo C3 estricto y las "MAC estrictas". Ting y Rayder (1982) encontraron que las plantas adultas de *Pereskia aculeata* se comportaban como C3 cuando crecían bajo una adecuada humedad, pero tendían a acumular ácidos orgánicos en la noche cuando crecían bajo condiciones de estrés de humedad. Monson (1989 en Altessor, Ecurra, Silva, 1992) sugirió esta especie como un ejemplo de MAC cycling facultativa. El término MAC, facultativa puede ser usado de

preferencia, para describir el potencial para poder alcanzar una expresión 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).

Un estudio realizado por Altesor, et al. (1992) muestra que el metabolismo C3 se puede encontrar en las cactáceas cuando se hace un seguimiento de su desarrollo ontogenético después de la germinación por lo que el metabolismo MAC se presenta varias semanas después.

5.3 Factores Ambientales.

La mayoría de las especies MAC se encuentran en ambientes semidesérticos y epifitos. Ambos tipos de hábitats son caracterizados por una regular sucesión de períodos de sequía y períodos de lluvias intermitentes y otros factores, los cuales pueden limitar el crecimiento y productividad, entre los que se encuentran el contenido de agua en el suelo, temperatura y luz por lo que se mencionan a continuación (Barber y Baker, 1985; Nobel 1998).

5.3.1 Relaciones Hídricas

La conservación del agua es una de las ventajas ecológicas potenciales más importantes de los agaves y cactáceas. Los tallos almacenan típicamente grandes volúmenes de agua en relación con su superficie. Por otro lado hay una relación directa entre las raíces a poca profundidad, esto adquiere importancia capital en la época de lluvias, debido a que no se humedece el suelo a gran profundidad. Así, las raíces someras son óptimas para la captación rápida de agua de lluvia. Aunque en suelo con riego se producen raíces nuevas, estas perdurarán mientras el suelo esté húmedo, pero morirán y se desprenderán en cuanto la sequía se presente. (Nobel 1998).

El potencial de agua en las raíces de algunas cactáceas en ambientes áridos y semiáridos bien hidratados es de alrededor de -0.3 MPa. El suelo debe estar más húmedo para que se dé la toma de agua. Para una planta moderadamente deshidratada, como ocurre después de algunos meses de sequía, el potencial de agua en el tallo y la raíz puede disminuir a -1.0 MPa; el Ψ suelo, en este caso, sólo requiere ser mayor a este último valor, para que ocurra la toma de agua. El flujo de agua se ve favorecido con energía de las raíces hacia el suelo circundante más seco.

Durante la sequía en el xilema con frecuencia se forman burbujas de aire pequeñas, que impiden el flujo de agua en los conductos individuales. Cuando las raíces se contraen de manera radial aproximadamente un 10 %, se puede llegar a interrumpir el contacto entre las raíces y el suelo. En estas condiciones, el agua debe difundir en forma de vapor para atravesar la burbuja resultante. Esto disminuye la pérdida de agua en las raíces hacia el suelo en proceso de secado, lo cual ayuda a la planta para conservar el agua. Además, el desprendimiento de las raíces laterales durante la sequía disminuye el área radical y así también se evita la pérdida de agua (Nobel 1998). Una medida muy usada para evaluar el comportamiento radical de las plantas es la razón raíz-tallo, que es peso seco de las raíces entre el peso seco del tallo. En plantas maduras de ***Agave deserti***, ***Ferocactus acanthodes*** y ***Opuntia ficus-indica*** la razón raíz: tallo promedia 0.1. En apariencia, el valor más bajo consignado a cualquier especie es de 0.04 en ***Agave lechuguilla*** en el desierto Chihuahuense. La longitud de las raíces por volumen de suelo tiende a ser menor en agaves y cactáceas que en muchas otras especies. Por esta razón los cactus tienden a perder menos agua por volumen de suelo durante la sequía. La razón raíz: tallo también tiene implicaciones en la productividad, ya que se requiere asignar menos fotosintatos de la fuente a las raíces cuando estas son mucho más pequeñas que la parte aérea (Nobel 1998)

La epidermis controla la pérdida de agua por los estomas, a través de los cuales el vapor de agua y el CO₂ se puede difundir con facilidad en las plantas con metabolismo MAC; La densidad estomática en estas plantas es menor si la comparamos con las C3 y las C4 donde se reportan de 10 a 200 estomas por milímetro cuadrado en dicotiledóneas, de 50 a 200 para monocotiledóneas y de 15 a 60 para cactáceas (Osmond, Holtum, 1981; Nobel 1998), por lo que la economía de agua en este tipo de plantas se debe a la asimilación de CO₂ durante la noche, cuando la temperatura es baja y las diferencias de presión de agua sobre las hojas también son bajas (Osmond 1978; Ting 1985).

Se ha demostrado que el agua juega un papel fundamental en el comportamiento del metabolismo MAC, como lo muestra Szarek y Ting (1975) sobre la respuesta fisiológica que se da en *Opuntia basilaris* después de un período de lluvias, ya que se presenta un marcado aumento de la acidez, así como un incremento en la eficacia sobre el uso del agua y la asimilación del CO₂, dando como resultado que las variaciones día-noche de acidez titulable, de hasta un 170%, por lo que se establece que las plantas MAC presentan una rápida respuesta a pequeñas cantidades de precipitación, no obstante los grandes períodos de sequía por los que pasan. Nobel y Hartsock (1976, citado por Osmond, 1978) encontraron que *Agave deserti* sometido a riego prolongado anula la fijación de CO₂ durante la noche, por lo que la planta fija este gas sólo durante el día.

Al considerar el comportamiento de algunas Cactáceas bajo condiciones de "estrés" hídrico prolongado, estas responden cerrando sus estomas y anulando el intercambio de gas con el medio, sin embargo estas plantas presentan una fluctuación de ácidos orgánicos, por lo que son capaces de utilizar el CO₂ producido por la respiración (Osmond, 1981; Ting y Rayler, 1982).

Otro trabajo donde *Escontria chiotilla* fue sometida a un régimen térmico 30/20 °C durante la luz y oscuridad respectivamente, con un fotoperiodo de día largo 14/10 Hrs. mostró las fluctuaciones de acidez titulable y almidón, típicos del metabolismo MAC, observándose que el termoperíodo mantuvo las fluctuaciones acentuándose la respuesta en las condiciones de sequía. (Mandujano 1988)

En plantas con metabolismo MAC la transpiración es prácticamente nula durante el día, con un incremento durante la noche a causa de la apertura estomática, la cual presenta una relación con la temperatura, ya que por la noche no debe ser tan alta como en el día (Gibson y Nobel 1986).

5.3.2 Temperatura

La estabilidad térmica de los aparatos fotosintéticos a temperaturas altas y bajas, es determinada por una variedad de propiedades, ninguna de las cuales es única para la fijación del CO₂ en las plantas C3, C4 y MAC (Daubenmire, 1982; Osmond y Holtum, 1981)

El efecto de las temperaturas sobre el proceso de fijación del CO₂ en las plantas MAC, ha sido muy discutido. Sin embargo, en muchos estudios de regulación estomática se ha encontrado que la temperatura es uno de los factores más importantes, ya que al incrementarse ésta, promueve el cierre de los estomas y baja la eficiencia de asimilación de CO₂ (Nobel y Hartsock, 1978, 1979).

En los tallos de cactáceas este factor depende de la morfología y de otras condiciones ambientales, entre las que se encuentra la radiación incidente, ya que el área expuesta al sol de un cactus puede presentar una

temperatura más alta que el lado opuesto, otros elementos importantes son; la presencia de espinas y la pubescencia. Se ha observado en ausencia de éstas, durante un día caluroso, que en el ápice del tallo de **Carnegia gigantea** puede llegar hasta 50°C. No obstante la presencia de espinas puede reducir la temperatura en 10°C, mientras que la pubescencia de unos 10 mm de espesor, reduce hasta 12°C la temperatura máxima durante el verano; para el caso de los ápices que presentan las dos estructuras (espinas y pubescencia), la reducción de la temperatura puede ser de 14°C. Un efecto similar puede ser observado en las temperaturas mínimas, por lo que estas plantas pueden evitar el congelamiento a temperaturas de -10°C. (Gibson y Nobel 1986; Nobel, 1998)

La temperatura en plantas con morfología globosa como las *mammillarias* puede ser muy diferente a la temperatura del aire, llegando a presentar hasta 20°C por arriba de la ambiental. El enfriamiento por transpiración nocturna puede bajar la temperatura cerca de la superficie del tallo únicamente de 1°C a 2°C, mientras que en el clorénquima se registra disminución de 3°C a 4°C.

El color de las plantas también influye en la absorción de luz y por consiguiente la temperatura diurna. Además, la cutícula algunas veces refleja mucha luz, lo que causa un aspecto verde grisáceo, que conduce a temperaturas más bajas en este tipo de plantas (Rodríguez, 1998).

Muchas cactáceas pueden tolerar temperaturas del aire que se encuentran muy por debajo del punto de congelación. Se ha registrado que: **Agave deserti**, **A. parryi** y **A. utahensis**, pueden tolerar temperaturas de -20°C y **Opuntia fragilis** registrada en Canadá sobrevive con temperaturas de -40°C. En respuesta a la disminución de la temperatura en el aire, la temperatura del tejido disminuye de manera constante hasta mas o menos -5°C, por debajo del punto de congelación, con base en la cantidad de moléculas disueltas

dentro de la célula. Se ha establecido que la solución diluida contenida en células de las cactáceas deberían congelar entre -0.5°C a -1°C , si se le da el tiempo suficiente. El decremento en el equilibrio observado por debajo de esta temperatura de congelación es un fenómeno común entre las plantas, se le denomina Superenfriamiento. El agua que se mantiene en estado líquido a temperaturas bajo cero por medio del superenfriamiento permite que continúen la difusión y los procesos metabólicos en las células. Después del superenfriamiento la temperatura del tejido se incrementa en más o menos 5°C . Este incremento en la temperatura nos indica que el tejido está liberando calor mediante un proceso exotérmico, el cual es provocado por el congelamiento del agua, que libera la misma cantidad de calor que se requiere para descongelar una masa de hielo (conocido como calor de fusión) Sin embargo, es únicamente un fenómeno temporal. (Nobel, 1998; Rodríguez, 1998)

Aunque el fenómeno de acondicionamiento a temperaturas bajas es muy generalizado en plantas, el mecanismo está encubierto por varios cambios simultáneos. Muchas especies de agaves y cactus pierden agua de los tejidos cuando se acerca el invierno. Durante la aclimatación a las bajas temperaturas ocurren cambios importantes en la cantidad y el tipo de moléculas orgánicas en los tallos de *Platyopuntia*. La cantidad de complejos polisacáridos mucilaginosos tiende a incrementarse dentro de los espacios extracelulares a temperaturas bajas del aire. El mucílago puede actuar como núcleo de los cristales de hielo, lo que permite la formación de cristales más pequeños en la región extracelular. La proliferación de muchos cristales pequeños fuera de las células puede prevenir la formación de cristales grandes y su penetración en las células. La cantidad de varios azúcares como glucosa, fructosa y sacarosa, también se incrementa en las células de las cactáceas durante la aclimatación a las temperaturas bajas. (Nobel 1992; Nobel 1998)

La tolerancia a las altas temperaturas, también es una característica de las cactáceas, ésta se presenta en **Ariocarpus fissuratus**, **Epithelantha bokei** y la **Mammillaria lasiacantha**, el porte bajo de esta última coloca a sus tallos muy cerca de la superficie del suelo, donde la temperatura en verano puede exceder los 70°C. Las cactáceas pueden tener acondicionamiento considerable a las altas temperaturas, lo que ayuda a su subsistencia en el desierto. A medida que la temperatura del aire aumenta de 25°C a 45°C en un período de pocas semanas, la temperatura máxima promedio que ocasiona la muerte de las células del cloroplasto se incrementa en 10°C. Este incremento en el rango de acondicionamiento a las altas temperaturas tolerables ayuda a la subsistencia de agaves y cactus en el campo. Gran parte de las especies sometidas a condiciones experimentales pudieron tolerar una hora a 60°C y algunas pudieron tolerar 65°C: los cladodios de **Opuntia ficus-indica** pueden sobrevivir a 69°C durante una hora. Aunque la función de los cloroplastos se ve severamente limitada, las reacciones en los cloroplastos de agaves y cactáceas tienden a ser más tolerantes a las temperaturas elevadas con relación a otras plantas. (Nobel 1998)

Ahora bien, se ha encontrado que la temperatura óptima para la captación de CO₂ en las cactáceas es cerca de los 10 °C durante la noche; las temperaturas internas de la planta durante el día no parecen tener mucha influencia en el intercambio de CO₂ como las temperaturas durante la noche. El calentamiento excesivo del tallo de las cactáceas, causa una gran liberación de CO₂, pero en condiciones normales la liberación del CO₂ durante el día puede ser compensada por la captación de este gas durante la noche, siempre y cuando la temperatura interna de la planta sea baja durante la noche, éste último factor probablemente es el de mayor importancia para el control de la captación de CO₂, así como para la distribución de las especies de las cactáceas (Novel y Hartsock 1979, citado por Martínez, 1987).

5.3.3 Radiación (LUZ)

La luz incidente sobre una superficie por unidad de tiempo se denomina Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) y más recientemente Densidad de Flujo Fotónico (DFF) este último concepto considera la naturaleza de la clorofila, ya que esta absorbe intensamente la luz azul y roja y refleja la longitud de onda que corresponde al color verde. (Salisbury, y Ross, 1992; Nobel, 1998)

La forma de los agaves es ideal para la difusión uniforme de luz sobre el tejido fotosintético. Un agave se desarrolla a partir de un cono central de hojas envueltas a 137° en dirección contraria de las manecillas del reloj en relación con la hoja anterior. Este patrón de exposición conduce a una roseta foliar apuntando en diferentes direcciones en intervalos regulares. Las hojas desplegadas más jóvenes están casi verticales y las mas viejas permanecen casi horizontales; en consecuencia, las hojas más jóvenes pueden absorber luz casi durante todo el día, al tiempo que dejan que la luz solar penetre hasta las hojas mas viejas (Woodhouse, 1980; Nobel, 1998)

Muchos caracteres morfológicos de las cactáceas pueden influir en la DFF que incide sobre la superficie de los tallos. Las espinas sombrean el tallo, lo que disminuye la luz disponible para la fotosíntesis. Se ha observado que las espinas en *Opuntia bigelovii* reducen del 30% al 40% la DFF incidente sobre el tallo, las costillas y otras características tridimensionales de la superficie del tallo aumentan el área de esta e influyen en la difusión de la luz. Rodríguez (1998) encontró que la cubierta de espinas de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* pueden influir en la ocupación del hábitat, aunque su efecto en las temperaturas superficiales de la planta no fue considerable, sí se observó un efecto sobre el potencial hídrico..

Un factor determinante en cualquier organismo, es la cantidad y calidad de luz que recibe, la manera de poder cuantificarla en las plantas es por medio de la RFA incidente, así como la geometría o la orientación que guarde ésta. Es conocido, que las plantas MAC, se ven estimuladas en la producción de ácido málico durante la oscuridad como resultado de la cantidad de radiación recibida durante el período de luz (Nobel y Hartsock, 1978; Barrow y Cockburn, 1982).

Woodhouse, et al. (1980) y Nobel (1998), mostraron que un alto contenido de acidez nocturna depende de la RFA absorbida durante el día, además afirma que la geometría del tallo y la orientación de ciertas cactáceas pueden ser respuestas adaptativas a la radiación (RFA). Plantas de **Agave deserti** con una inclinación de 40° Norte, mostraron una pérdida de carbono durante el verano, la cual se recuperó en el invierno. La inclinación redujo la acidez en un 24%; y esta puede reducirse aún más llegando a un valor de 42%, cuando la exposición fue del lado Este - Oeste durante el verano y hasta el invierno con un ángulo de 70°.

Otro aspecto interesante es la relación que guarda la geometría del tallo y su orientación en ciertas cactáceas, ya que se interpretan como adaptaciones a la RFA (Woodhouse et al. 1980). Nobel (1981) define que la relación entre RFA y la orientación, tienen consecuencias fisiológicas para las plantas MAC ya que la productividad de estos organismos esta frecuentemente limitada por la luz. En el trabajo realizado por Martínez en 1987 se encontró que la cantidad de ramificaciones que presentó **E.chiotilla** que es de 130, siempre dicotómicas, con producción diferenciada por la orientación.

Bermejo (1993) encontró que las plántulas de **Epiphilum phyllanthus**, presenta un metabolismo MAC como una estrategia fotosintética en el hábitat con estrés hídrico en las copas de los árboles, no obstante, la

intensidad luminosa y la humedad determinan el comportamiento ecofisiológico de la especie.

También se debe mencionar el fotoperíodo ya que la cantidad de horas luz que reciba una planta puede activar o desactivar algunos procesos metabólicos, Nobel (1989) encuentra que el fotoperíodo de 6 a 18 horas incrementa un 33% el crecimiento de *A. deserti* y hasta un 81% para *F. acanthodes*. Otro comportamiento observado como efecto del fotoperíodo es el caso de *Kalanchoe blossfeldiana* variedad "Tom thumb" una MAC inducible, la cual por tratamientos de días cortos se estimula el comportamiento MAC. En los días largos las hojas jóvenes de esta planta no son de la misma succulencia, no presentan la capacidad de fijar CO₂ en la noche y tienen poca actividad de las enzimas responsables de MAC (Queiroz, 1974 citado por Osmond, 1978). Se ha establecido que esta planta presenta el sistema de metabolismo ácido después del séptimo día de sometida a fotoperíodo corto. Estos cambios ocurren más lentamente a temperaturas bajas y son inhibidos por la luz roja, aplicada en las noches (Queiroz, 1969, citado por Osmond 1978). Por lo que se considera la inducción fotoperiódica de MAC como el resultado de la participación del fitocromo (Queiroz y Brulfert, 1982).

En el trabajo realizado por Medina (1987), con aspectos ecofisiológicos de planta MAC en los trópicos, en donde se analizan las características anatómicas y fisiológicas de estas plantas y su relación con las condiciones ambientales, que se presentan en los trópicos, se identificaron plantas con fisiología MAC, tanto constitutivas como inducibles, que se encuentra en ambientes húmedos y secos y bajo una gran diversidad de intensidades lumínicas, esta última en hábitat parcialmente sombreados es suficiente para saturar la actividad MAC demostrándose por mediciones de la acumulación nocturna de ácidos.

En trabajos realizados por Nobel con una DFF por debajo de $2 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ocurre una pérdida neta diaria de CO_2 . Algo de esta pérdida se da durante la noche, pero se presenta una pérdida mayor durante el día. Las estructuras de las cactáceas y agaves que están expuestas a estas radiaciones de $2 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ no crecen integralmente, por lo que el resto de la planta deberá proveer el carbono que se pierde por parte del tallo cuya toma neta de CO_2 es negativa. Cuando la DFF diaria se incrementa, se retoma más CO_2 durante la fotosíntesis, y ocurre una mayor apertura de los estomas la noche siguiente al abastecimiento del malato vacuolar que provee el CO_2 para la refijación. La toma neta máxima de CO_2 ocurre con un DFF diario de $30 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$.

5.3.4 Orientación.

Para conocer la relación entre la orientación de los cladodios y su eficiencia fotosintética, (Becerra 1976, citado por José 1995) realizaron una serie de experimentos en los que estudian el efecto de la orientación de las pencas sobre producción y calidad de frutos, producción de materia seca, enraizamiento de cladodios y temperatura interna de los mismos, encontrando marcadas diferencias entre norte y sur. Después de diversos trabajos realizados por diferentes investigadores, se sabe que la luz solar tiene una influencia marcada sobre características del fruto, tales como: firmeza, tamaño, color, contenido de sólidos solubles, etc. La luz solar, y por lo tanto la temperatura interna de las pencas, contribuye a la formación de carbohidratos y auxinas, las cuales promueven una mayor emisión de raíces y aumentan el peso de los cladodios, las pencas con orientación norte-sur reciben una mayor cantidad de luz, por lo cual tiene una alta producción de materia seca (Vázquez y Martínez 1981, citados por José 1995).

Se ha observado que la orientación de los cladodios en **opuntias**, incrementa la recepción de luz en las épocas de brotación. En casi todas las latitudes donde las **Platyopuntias** crecen de manera natural o cultivadas, la superficie vertical soleada orientada Este-Oeste recibe más luz durante el año en relación a cualquier otra orientación. Considerando esta información, se ha establecido que los cladodios sin sombra tienden a orientarse en dirección este-oeste. Sin embargo en latitudes por arriba de 30° latitud Norte o más del ecuador la orientación norte-sur tiene sus ventajas en el invierno. La trayectoria del sol es lo suficientemente baja para permitir que la DFF perceptible impacte durante el día sobre la cara orientada hacia el ecuador. La cara orientada al polo recibe poca luz, sin embargo la suma de DFF en las dos orientaciones (norte-sur) es mayor a la que recibe cualquier otra orientación. Este mecanismo de orientación, ilustra la interacción entre morfología y fisiología. Aunque los cladodios tienen una orientación fija, es posible que los brotes nuevos experimenten una rotación gradual, ya que se ha observado en **Opuntia ficus-indica** una rotación de 16° hacia una orientación más favorable con respecto a la luz, con relación a la dirección que tuvieron cuando iniciaron su crecimiento. Otra respuesta de fototropismo es la inclinación ecuatorial de los tallos de **Ferocactus wislizenii** en América del Norte y la **Copiapoa cinerea** en América del Sur. Esta orientación conduce a una mayor recepción de la radiación en los ápices del tallo, lo cual incrementa la temperatura y el calentamiento del meristemo apical en días soleados pero fríos. El incremento en la temperatura también puede promover la floración y acelerar la reproducción (Nobel 1998).

5.3.5 Nutrición Mineral.

La mayoría de las cactáceas no toleran altos niveles de salinidad, el crecimiento de sus raíces se inhiben de manera drástica a concentraciones de sodio de un quinto de la encontrada en el agua de mar (el agua de mar contiene 12 g de cloruro de sodio por litro).

El ***Cereus validus*** es más tolerante a la salinidad que la mayoría de los cactus y agaves. La exposición durante dos semanas de plántulas de ***Agave deserti*** a la mitad de la concentración de cloruro de sodio del agua de mar reduce el crecimiento a la mitad. La exposición continua de ***Opuntia ficus-indica*** a un décimo de la concentración del agua de mar, reduce su crecimiento a la mitad. (Nobel 1998).

Algunos trabajos realizados sobre nutrición mineral en cactáceas Nobel et al. (1984), donde evaluaron la influencia de la salinidad sobre el metabolismo tipo MAC y los niveles iónicos en cactus, encontrando que el sodio (como NaCl) en altas concentraciones inhibe el crecimiento, disminuye la biomasa y provoca fotoinhibición. Además los niveles de sodio son mucho más bajos que el promedio presente en otras plantas (Gibson y Nobel, 1986). Otros trabajos de Nobel (1992) muestran que el mucílago en cactus consiste de mucopolisacáridos para retener agua principalmente, y presenta calcio en forma de cristales, el cual se incrementa con la edad, y por lo tanto se encuentra en altas concentraciones a diferencia de otras plantas. Sin embargo, los elementos contenidos en los cactus son similares a los presentes en la mayoría de las plantas.

Se ha observado que las raíces de agaves y cactus tienden a ser superficiales, de manera que los nutrimentos minerales son obtenidos de la parte superior del suelo, lo que las hace diferentes a otras plantas. Los agaves y los cactus son consumidos por los animales silvestres y domésticos, en regiones áridas y semiáridas. Algunas opuntias son el principal alimento para algunas especies de pájaros y mamíferos (Nobel, 1988); también, los cladodios jóvenes y los frutos de algunas platiopuntias se utilizan para consumo humano, en especial la especie ***Opuntia ficus-indica***, que son consumidos en Latinoamérica y en las regiones del Mediterráneo (Benson, 1982, Monjauze y Le Houerou, 1965; Citados por Nobel y et al., 1987).

Específicamente de la zona de Coxcatlán, Puebla, se tienen los trabajos de Hernández y Mendieta (1987), siendo este un estudio comparativo de las relaciones iónicas de cactáceas en diferentes zonas del Municipio donde se destaca la dinámica de nutriente que se dá en *Escontria chiotilla* antes y después del período de lluvias encontrándose un incremento significativo de Nitrógeno y Potasio después de la época de lluvias, mientras que se encontró un decremento en azufre, sodio y fósforo. Se destacan los valores de sodio encontrados para *Escontria chiotilla*, los cuales son en promedio inferior a una parte por millón, debido que para las cactáceas el sodio es un elemento que se requiere en muy bajas cantidades, puesto que si su concentración se eleva se inhibe el crecimiento, disminuye la biomasa y hay foto inhibición (Nobel y et al. 1984; Chang 1981). La concentración de sodio en frutos es también baja (1.1 ppm).

6.0 PLANTA EN ESTUDIO

6.1 Género Escontria.

El nombre de este genero se dio en honor a Don Blas Escontría. Este género comprendè dos especies (*Escontria lepidantha* y *Escontria chiotilla*) las cuales presentan las siguientes características:

Plantas arborescentes, con tronco bien definido, muy ramosas; pocas costillas; espinas más o menos iguales y algo pectinadas, flores pequeñas, amarillas y campanuladas, (una en cada areola), diurnas; pericarpelo globoso, cubierto de escamas imbrincadas, membranosas, translucidas, persistentes; axilas sin pelos ni espinas; segmentos interiores del perianto erectos, angostos; estambres y estilos incluidos; fruto globoso, escamoso, carente de espinas, color purpura, carnoso, comestible. Semillas numerosas y negras (Bravo 1978).

Específicamente de la zona de Coxcatlán, Puebla, se tienen los trabajos de Hernández y Mendieta (1987), siendo este un estudio comparativo de las relaciones iónicas de cactáceas en diferentes zonas del Municipio donde se destaca la dinámica de nutriente que se da en *Escontria chiotilla* antes y después del período de lluvias encontrándose un incremento significativo de Nitrógeno y Potasio después de la época de lluvias, mientras que se encontró un decremento en azufre, sodio y fósforo. Se destacan los valores de sodio encontrados para *Escontria chiotilla*, los cuales son en promedio inferior a una parte por millón, debido que para las cactáceas el sodio es un elemento que se requiere en muy bajas cantidades, puesto que si su concentración se eleva se inhibe el crecimiento, disminuye la biomasa y hay foto inhibición (Nobel y et al. 1984; Chang 1981). La concentración de sodio en frutos es también baja (1.1 ppm).

6.0 PLANTA EN ESTUDIO

6.1 Género Escontria.

El nombre de este genero se dio en honor a Don Blas Escontría. Este género comprendè dos especies (*Escontria lepidantha* y *Escontria chiotilla*) las cuales presentan las siguientes características:

Plantas arborescentes, con tronco bien definido, muy ramosas; pocas costillas; espinas más o menos iguales y algo pectinadas, flores pequeñas, amarillas y campanuladas, (una en cada areola), diurnas; pericarpelo globoso, cubierto de escamas imbrincadas, membranosas, translucidas, persistentes; axilas sin pelos ni espinas; segmentos interiores del perianto erectos, angostos; estambres y estilos incluidos; fruto globoso, escamoso, carente de espinas, color purpura, carnoso, comestible. Semillas numerosas y negras (Bravo 1978).

6.2 *Escontria chiotilla*

La jiotilla (nombre vulgar) es una cactácea perteneciente al Orden de las Opuntiales, Familia Cactaceae, *E.chiotilla*, es una planta endémica propias de las regiones semiáridas de nuestro país. Son plantas que miden hasta 7 metros de altura con troncos cortos y gruesos de aproximadamente 40 cm. de diámetro, provistos de numerosas ramas rectilíneas que se subdividen oblicuamente sobre su punto de emergencia y fácilmente se desprenden; de 7 a 8 costillas prominentes y algo crenadas, aréolas agudas muy juntas a menudo confluentes, elípticas y espinas radiales de 10 a 15 cortas; de todas las espinas centrales, la de mayor tamaño es aplanada de 7 cm. de longitud. Flores campanuladas nacen cerca de los extremos terminales de las ramas con un tamaño reportado de 3 cm. de longitud incluyendo el ovario, segmentos interiores del perianto color amarilla, acuminados; pericarpelo y tubo con grades escamas papiráceas, translúcidas, brillantes, acuminadas, pungentes; Axilas sin lana ni cerdas; estambres amarillos, acuminados; estigma con 8 a 10 lóbulos. Fruto globoso, escamoso, color gris-verdoso, con pulpa roja comestible de 5cm. de diámetro, el cual es muy apreciado por los habitantes de estas zonas. Semillas negras de 15 mm de diámetro con amplio hilo basal; testa rugosa (Bravo 1978; Bravo y Sánchez, 1991).

Esta planta crece en zonas semiáridas de poca pendiente o planas, normalmente alteradas, se encuentra asociada con otras cactáceas de gran tamaño y con especies arbóreas características de matorral micrófilo, se le puede localizar formando agrupaciones llamadas quiotillales o jiotillales. Están registradas para los estados de Puebla, Oaxaca, Michoacán y Guerrero que incluyen las siguientes localidades: La Cuenca alta del Papaloapan, el Cañón de Zopilote en Guerrero y en la presa de infiernillo, Michoacán, es muy abundante en el valle de Tehucán-Cuicatlán y de manera importante en los poblados de Coxcatlán, Acatlán y Calipan.

Martínez (1987) aborda un trabajo sobre el comportamiento de *Escontria chiotilla* en campo, el cual muestra algunos resultados interesantes en lo que se refiere a la vegetación acompañante entre las que destacan en valor de importancia; *Salvia aspera*, *Mimosa sp.*, *Acacia cochliacantha* lo cual confirma los planteamientos hechos por León, y Valiente-Banuet (1994) en el sentido de la asociación con una planta nodriza, la cual la protege en los períodos críticos durante su ciclo de vida por lo que ahora se les conoce mejor y son varios los trabajos que indican, principalmente cactáceas de tipo columnar, se ha establecido exitosamente. Al paso del tiempo, sin embargo, compiten con su planta nodriza, esta última es posteriormente excluida por competencia.

Esta planta se reproduce por semilla, la época de floración ocurre en los primeros meses del año y la fructificación en los meses de abril, mayo y junio. La producción comienza a los 5 ó 6 años y a partir de entonces se mantiene constante (Nieto, 1980).

7.0 METODOLOGIA

7.1 Localización del Valle de Tehucán-Cuicatlán.

Esta provincia florística forma parte de la región xerofítica Mexicana y se localiza en la parte sureste de Puebla y noroeste de Oaxaca, entre los 17°39' y 18°53' de latitud norte y los 96°55' y 97°44' de longitud oeste .

El Valle de Tehucán-Cuicatlán, con un poco más de 10,000 Km² de superficie, posee a su vez varios valles internos, separados por numerosas serranías. Su clima es semiárido, con una precipitación media anual de 400 mm y una canícula bien definida a la mitad del periodo de lluvias. Las

Martínez (1987) aborda un trabajo sobre el comportamiento de *Escontria chiotilla* en campo, el cual muestra algunos resultados interesantes en lo que se refiere a la vegetación acompañante entre las que destacan en valor de importancia; *Salvia aspera*, *Mimosa sp.*, *Acacia cochliacantha* lo cual confirma los planteamientos hechos por León, y Valiente-Banuet (1994) en el sentido de la asociación con una planta nodriza, la cual la protege en los períodos críticos durante su ciclo de vida por lo que ahora se les conoce mejor y son varios los trabajos que indican, principalmente cactáceas de tipo columnar, se ha establecido exitosamente. Al paso del tiempo, sin embargo, compiten con su planta nodriza, esta última es posteriormente excluida por competencia.

Esta planta se reproduce por semilla, la época de floración ocurre en los primeros meses del año y la fructificación en los meses de abril, mayo y junio. La producción comienza a los 5 ó 6 años y a partir de entonces se mantiene constante (Nieto, 1980).

7.0 METODOLOGIA

7.1 Localización del Valle de Tehucán-Cuicatlán.

Esta provincia florística forma parte de la región xerofítica Mexicana y se localiza en la parte sureste de Puebla y noroeste de Oaxaca, entre los 17°39' y 18°53' de latitud norte y los 96°55' y 97°44' de longitud oeste .

El Valle de Tehucán-Cuicatlán, con un poco más de 10,000 Km² de superficie, posee a su vez varios valles internos, separados por numerosas serranías. Su clima es semiárido, con una precipitación media anual de 400 mm y una canícula bien definida a la mitad del periodo de lluvias. Las

condiciones áridas de Valle se deben principalmente al efecto de sombra orográfica que produce la Sierra Madre Oriental y a la desecación de los mantos freáticos (Dávila, et al 1993).

Es probable que el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, que hoy forma parte del sistema de drenaje del Papaloapan, en otras épocas fuera tributario del Balsas (Rzedowski 1978). Además, es en la cuenca del Balsas donde muchos de los elementos propios de las Zonas áridas de Norteamérica se han desarrollado, por ejemplo los géneros ***Aphanostephus***, ***Chrysactinia***, ***Zaluzania***, etc. tienen sus límites en la distribución meridional. (Villaseñor 1994)

7.2 Ubicación de la zona de estudio.

La presente investigación se realizó en la localidad de Venta Salada, municipio de Coxcatlán, Edo. de Puebla (Fig. 2), el cual forma parte del Valle de Tehuacán, este último 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 lleva agua poco salada constantemente, por lo cual en esta localidad 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 Sebastian Zinacatepec. La cabecera del municipio se encuentra a los 18°16'20" latitud

Norte y a los 97°9' longitud Oeste con 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, Tilipán y Calipam, y once rancherías: Pala, Xacalco, Tequexpalco, Potrero, Tepeyoloc, Tecoltepec, Ocotlamanic, Chichiltepec, San Rafael (Pueblo Nuevo) y Venta Salada (Aguilar, 1982).

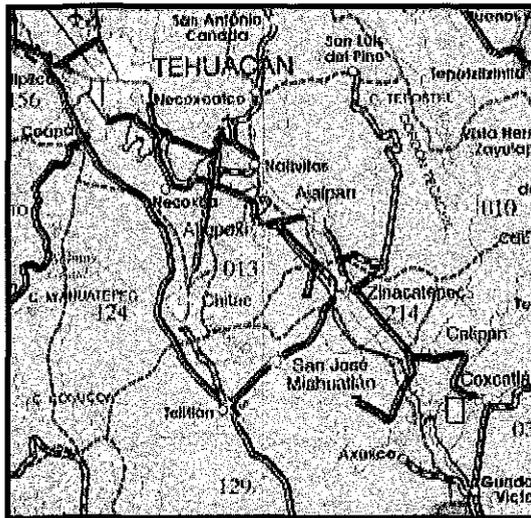


Fig 2. mapa 1:500 000 ubicación de la zona de estudio

7.3 Diseño.

Se consideró un diseño factorial (2 x 2), donde se tomaron como factores la orientación y la zona de la planta, estableciéndose dos niveles para cada uno de estos, Norte y Sur para la orientación, Joven (zona terminal de la rama donde se desarrollan estructuras florales de organismos adultos) y Madura (zona mas vieja sin estructuras florales), para la zona de la planta.

7.4 VARIABLES DE RESPUESTA.

7.4.1 Acidez Titulable

Se utilizó la técnica de Mathur (1978) modificada. En la cual se tomó un gramo de tejido fresco 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 afora a 25 ml con agua destilada, y se tituló con una solución de Hidróxido de Sodio (NaOH) 0.004 N hasta un pH de 8.3 con un potenciómetro, para facilitar la lectura y de esta manera cada mililitro de Hidróxido de Sodio es correspondiente a 1 miliequivalente (meq) de ácidos orgánicos por cada 100 gr de peso fresco de la planta. Estas mediciones se realizaron a las 07:00, 10:00, 13:00, 16:00 y 19:00, con una periodicidad de cada dos meses durante dos años.

7.4.2 Temperatura Interna.

La temperatura corporal de los tallos se tomó con un termómetro colocando el sensor dentro de la horadación, inmediatamente después de obtener la muestra con el horador.

7.4.3 Humedad Relativa.

La Humedad Relativa se midió a las 07:00, 10:00, 13:00, 16:00 y 19:00, con una periodicidad de cada dos meses durante dos años, con un higrómetro marca cole palmer.

7.4.4 Temperatura Ambiental.

Se midió al iniciar cada muestreo, es decir cada tres horas, 07:00, 10:00, 13:00, 16:00 y 19:00 Horas, cada dos meses con un termómetro de columna de mercurio Taylor.

7.4.5 Luz (Iluminancia)

La intensidad lumínica se midió con un medidor de luz Lutron LX-103 en unidades lux a las 07:00, 10:00, 13:00, 16:00 y 19:00, con una periodicidad de cada dos meses durante un año, en las regiones Norte-joven, Norte-madura, Sur-joven y Sur-madura en organismos adultos de *Escontria chiotilla*.

7.4.6 Precipitación

Los datos sobre la precipitación fueron tomados de los registros de lluvias de la estación meteorológica de Calipam, y proporcionados por el Ingeniero Adrián Rodríguez Fuentes del Ingenio Calipam, S.A. de C.V.

7.4.7 Conteo de estructuras.

En plantas de *E. chiotilla* se marcaron ramas con orientación Norte, Sur, Este y Oeste, donde se realizaron conteos de yemas, brotes florales, flores abiertas y frutos, de febrero a junio para cubrir un ciclo de producción.

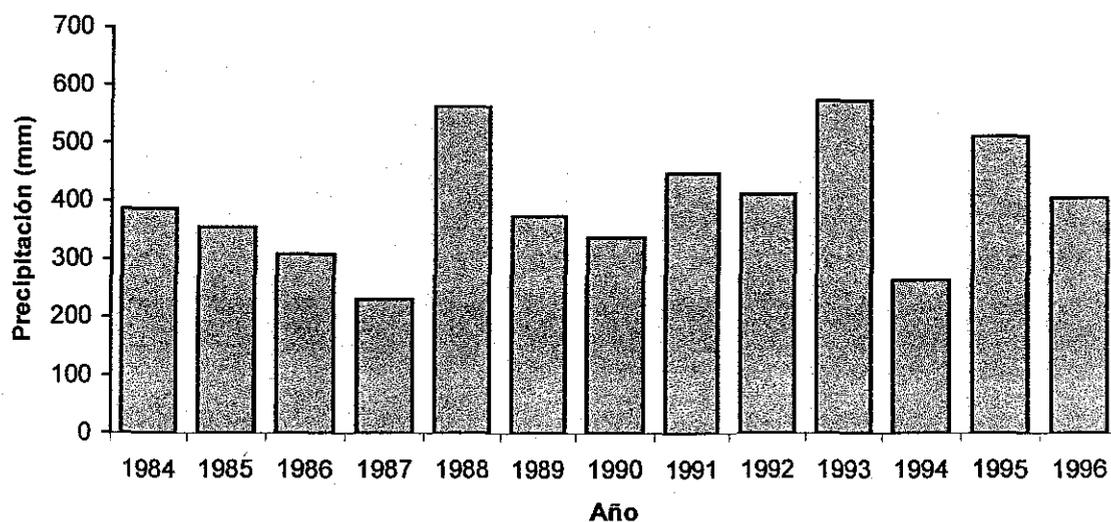
7.4.8 Crecimiento del fruto

Para los frutos se registro su diámetro ecuatorial y polar, con estas mediciones se obtuvo el Volumen del fruto aplicando la siguiente formula; $A = 0.5236 d^3$, donde; A= Volumen en cm^3 , 0.5236 = constante y d = diámetro del fruto en cm (Westwood 1982)

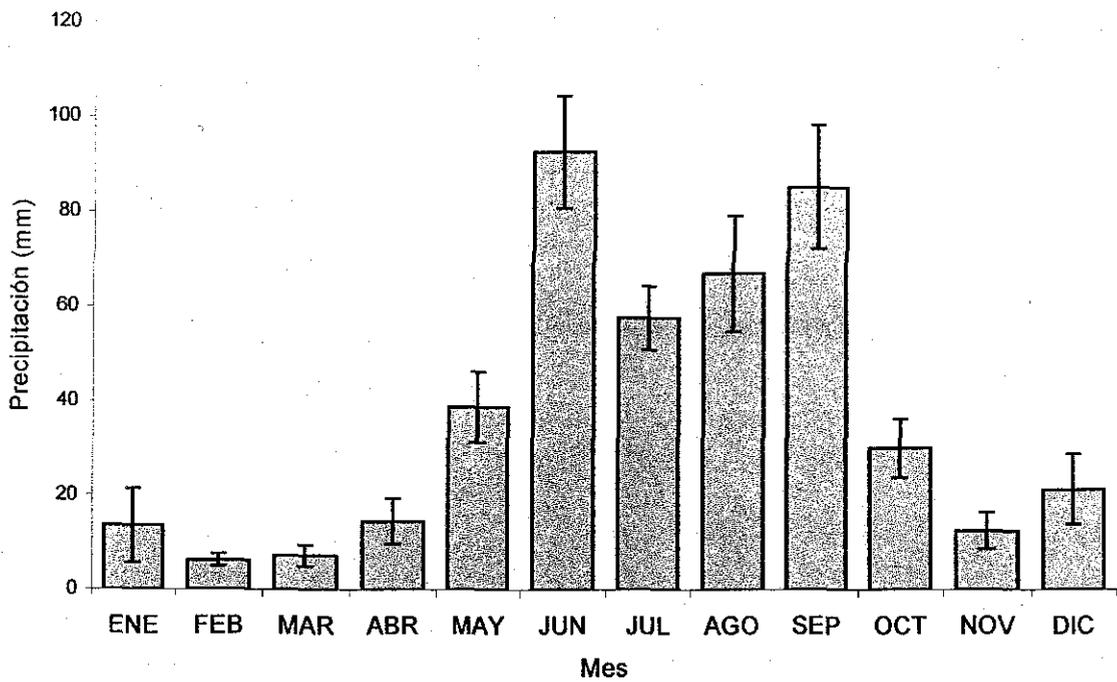
8.0 RESULTADOS

Como se muestra en la grafica 1, los valores de precipitación anuales de 1984 a 1996, presentaron registros que van de 231mm en 1987 y 572 mm en 1993 como valores extremos registrados para esta área. Así mismo, la gráfica 2, puede establecer la distribución de las lluvias durante el año, donde identificamos el periodo de sequía entre los meses de octubre a mayo y la época de lluvias definida en los meses de mayo a septiembre mostrando un comportamiento estacional. Por estos registros y sobre todo considerando la precipitación anualizada, podemos caracterizar a la zona de estudio como una zona semiárida.

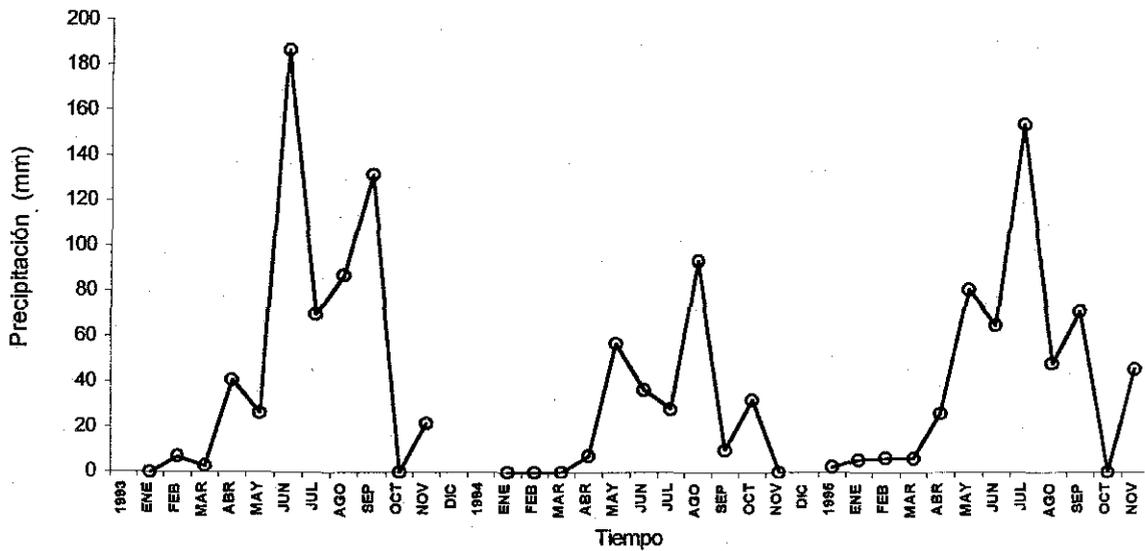
Los resultados de los niveles de precipitación durante la época de muestreo se observan en la grafica 3, indicando que la precipitación fue mayor en el primer ciclo (enero de 93 a febrero de 94) con relación al segundo ciclo de muestreo (octubre de 94 a septiembre de 95).



Gráfica 1. Precipitación pluvial de la zona de estudio (datos tomados de la bitácora del Ingenio de Calipan) de 1984 a 1996.

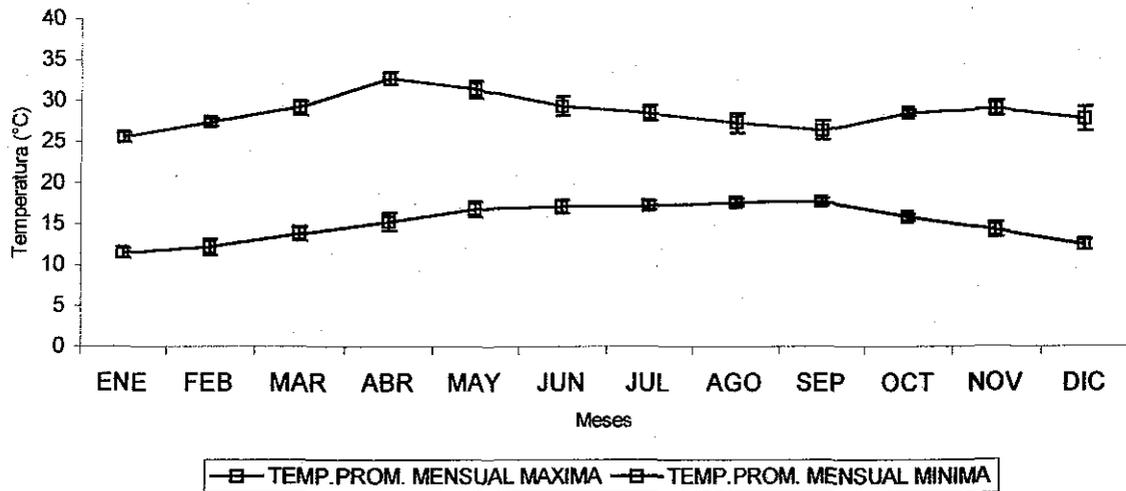


Grafica 2. Precipitación mensual promedio en zona de estudio de un periodo de 13 años.



Grafica 3. Niveles de precipitación pluvial en 1993, 1994 y 1995 en la localidad de Coxcatlán, Puebla.

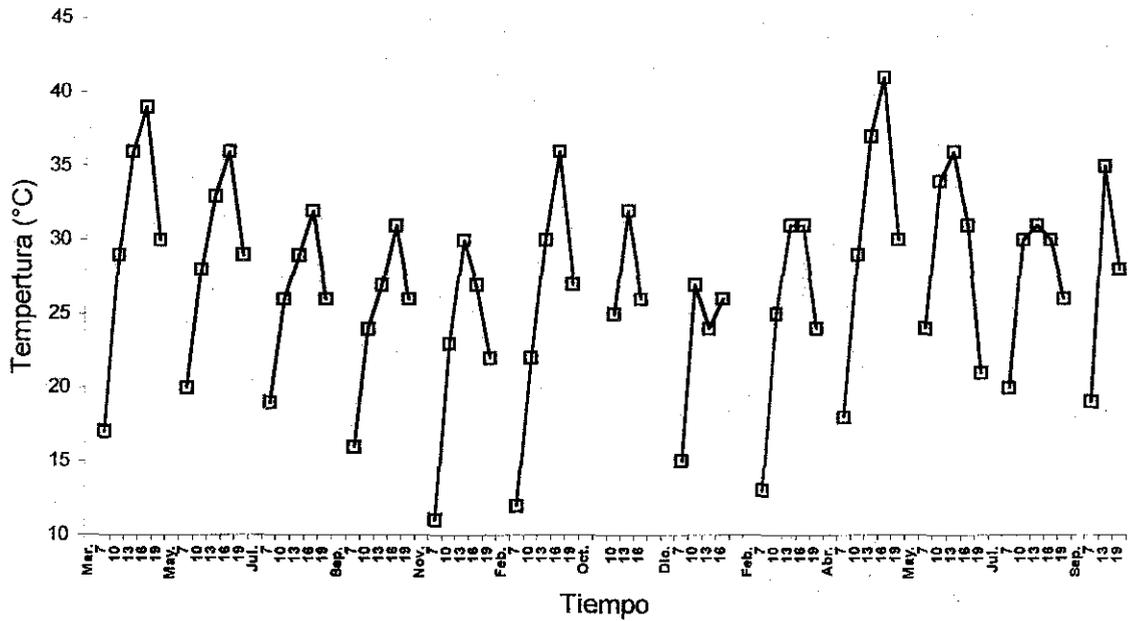
En la gráfica 4, se observa la temperatura máxima y mínima reportadas en la estación meteorológica de Calipan, Puebla, se aprecia una diferencia importante en las temperaturas máximas y mínimas, con una diferencia de al menos 10°C entre la máxima y mínima excepto en septiembre. Desde el punto de vista ecofisiológico son temperaturas óptimas para el metabolismo MAC.



Gráfica 4. Temperatura promedio mensual máxima y mínima en Coxcatlán, Puebla durante un periodo de 11 años.

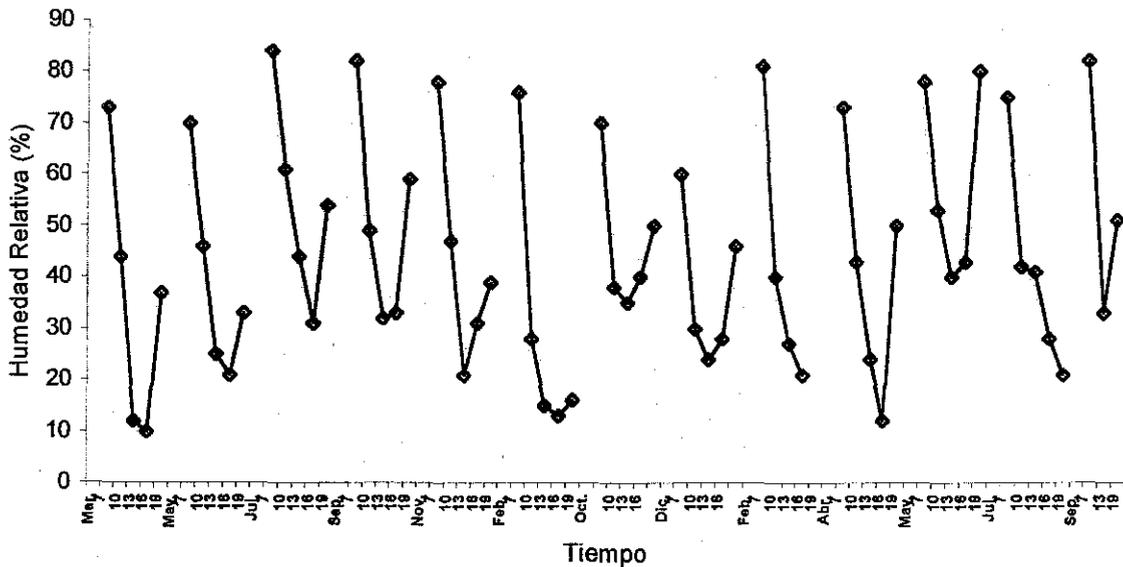
Otros datos que fueron tomados en campo son las mediciones de la temperatura ambiental y la humedad relativa los cuales se observan en las graficas 5 y 6.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Grafica 5. Temperatura ambiental de la localidad de Coxcatlán, Puebla.

donde se observó que la temperatura máxima se presenta entre las 13:00 y 16:00 horas



Grafica 6. Humedad relativa registrados en la localidad de Coxcatlán, Puebla

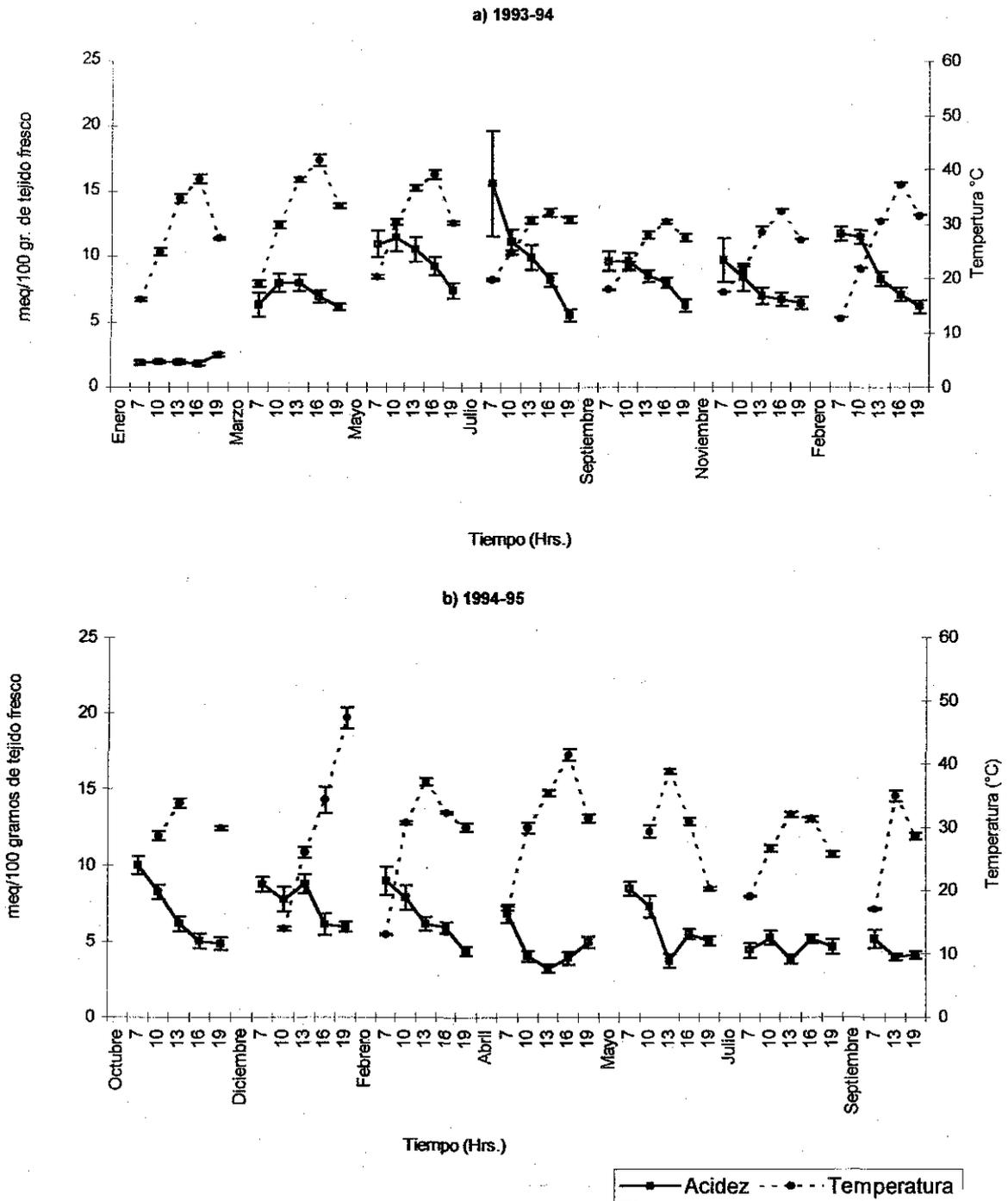
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

De acuerdo a los datos de las gráficas 5, podemos apreciar que los meses más cálidos son marzo y abril registrándose temperaturas hasta de 41 °C, mientras que los meses de noviembre, diciembre y enero, son los meses donde la temperatura ambiental presenta los valores más bajos. Por otro lado los registros de Humedad Relativa (gráfica 6), Aquí se puede apreciar que los valores más altos de humedad relativa 84% se dan a las 07:00 horas durante la época de lluvia (mayo, junio, julio y septiembre) y en la época de sequía, registros de 60% al inicio del día.

Otras de las variables de respuesta cuantificadas en este trabajo, fueron: la temperatura corporal y la acidez titulable en tejido fresco de *Escontria chiotilla*, cuyos resultados se observan en la gráfica 7, incisos a) y b) para los ciclos 1993-94 y 1994-95. Al aplicar el análisis de varianza (ver apéndice), tomando como variable la acidez titulable. Se obtuvieron diferencias significativas ($P < 0.05$), con un valor de $P = 2.89^{-14}$; cuando se compararon la zona de la planta madura con la joven, el valor de P fue de 1.19^{-23} , al comparar períodos de lluvia y sequía se encontró una P de 1.8711^{-06} ; Lo que indicó, que las condiciones ambientales afectaron de manera importante a la acidez titulable. Sin embargo se pueden observar constantes biológicas en las variables de respuesta como se apreció en los valores de acidez registrados a las 07:00 horas descendiendo gradualmente para registrarse los valores más bajos a las 19:00 horas, mostrando cierta regularidad, gráfica 7.

Para la temperatura interna de la planta, la prueba estadística indicó que no existen diferencias cuando se comparó los dos periodos de muestreo, ya que se encontró un valor de $P = 0.47$, para el estado de la planta Joven y madura, una P de 0.86, para la condición de sequía y lluvia se observó una P de 0.19 y la orientación registra una P de 0.47, por lo que no se identificó un efecto importante de la temperatura interna sobre la acidez. No obstante esta reportado por Nobel (1998) como uno

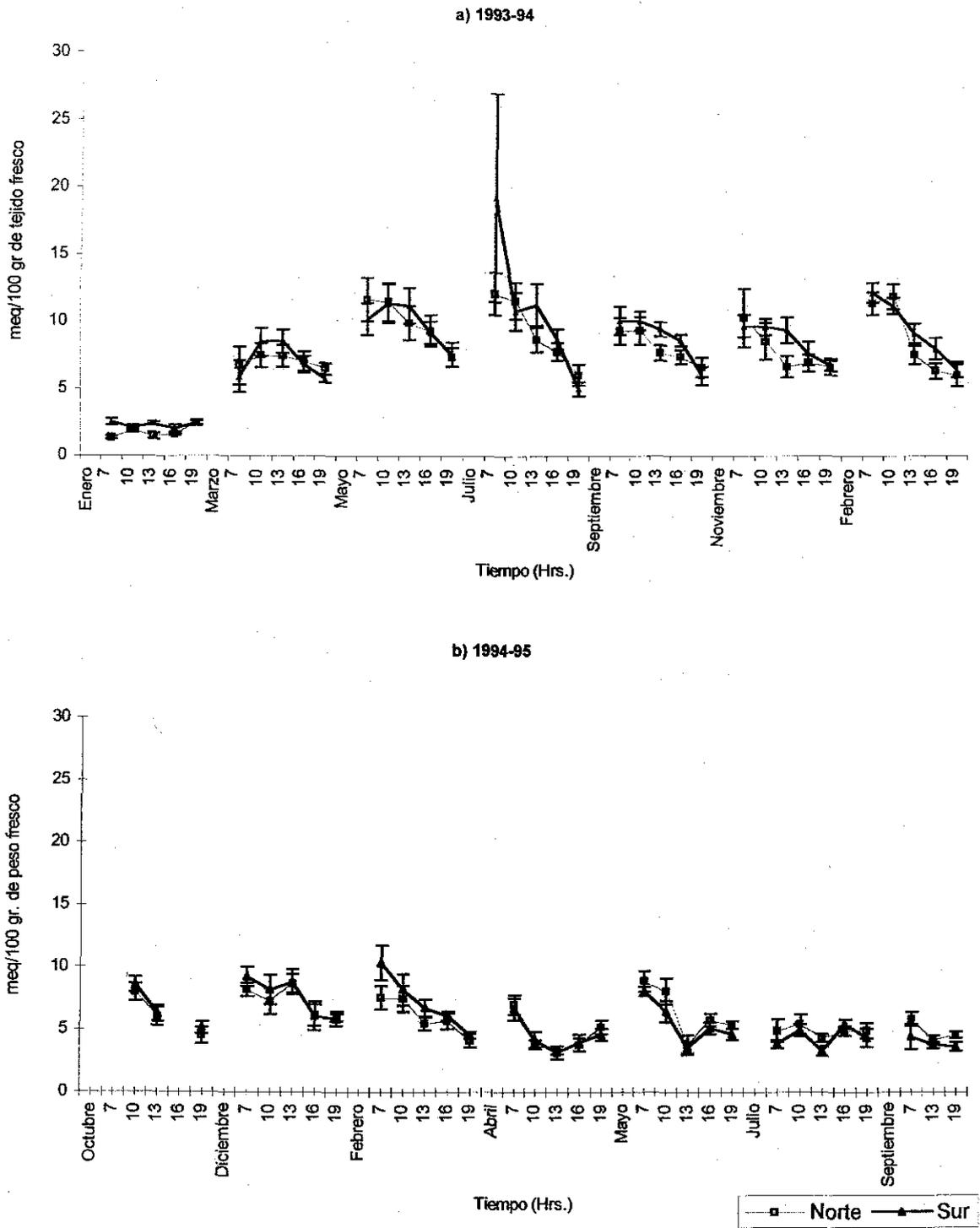
de los parámetros ambientales que tiene una influencia sobre la acumulación de ácido málico. Sin embargo se observaron valores de temperatura interna máximos entre las 13:00 y las 16:00 horas, que pueden ser observadas en la gráfica 7 a) y b), también se puede apreciar un comportamiento estacional de esta variable identificándose valores más bajos durante los meses en los que se presentan lluvias (mayo, julio y septiembre), incrementándose en los meses de sequía. Llama la atención tener valores de temperatura interna que sobrepasan los 35 °C, (gráfica 7 a y b) sobre todo si consideramos las condiciones ambientales óptimas reportadas para el metabolismo MAC. Aunque en este trabajo sólo contamos con la acidez como el indicador del metabolismo de la planta, el cual no se ve afectado.



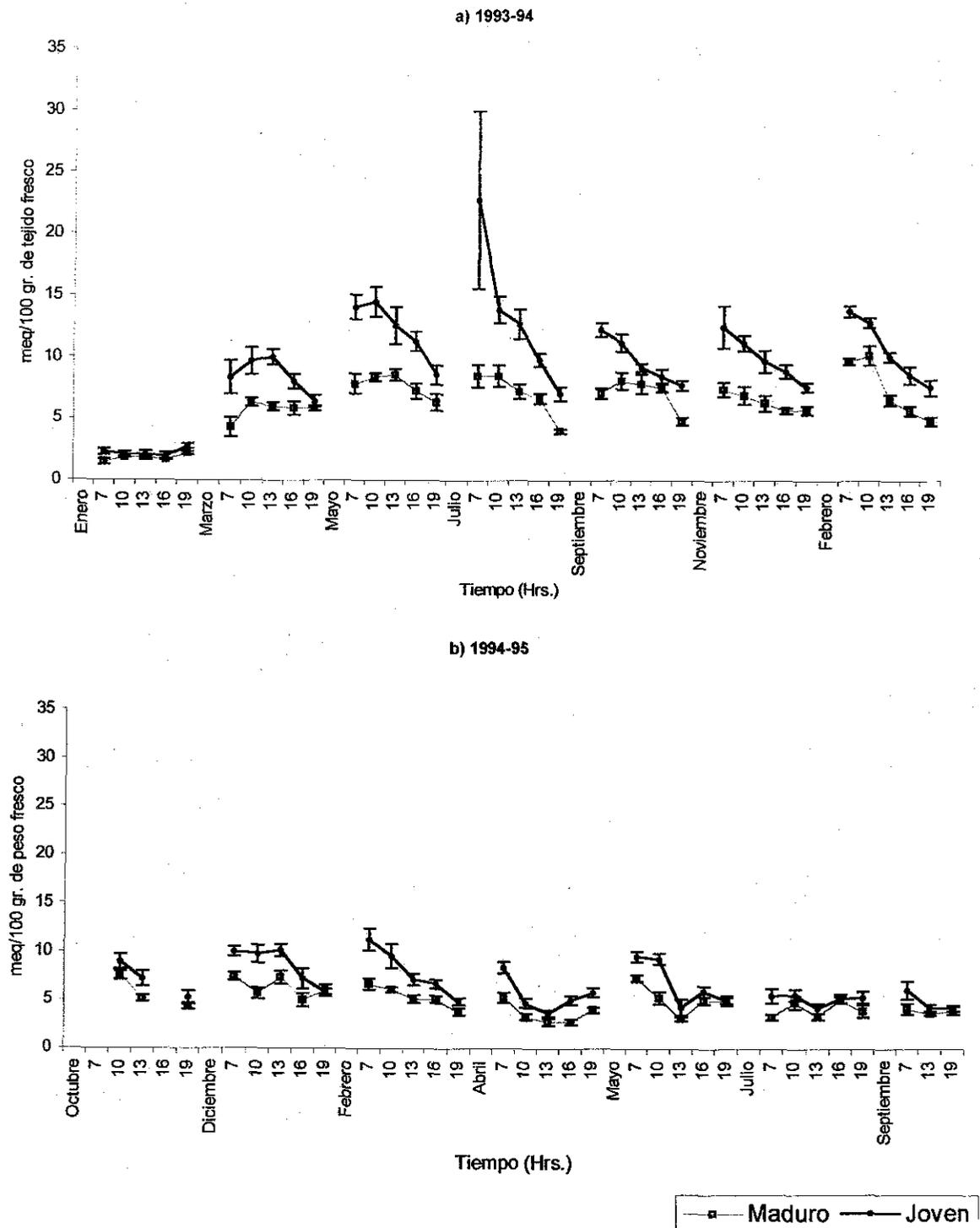
Grafica 7. Acidez titulable y temperatura interna de *E. chiotilla* en los ciclos de muestreo (a) 1993-94 (b) 1994-95.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Como se muestra en la gráfica 7, cuando se presenta el pico máximo de temperatura interna se aprecia en nivel más bajo de acidez, y al procesar los datos obtenidos de la parte norte y sur de la planta (gráfica 8), la acidez registrada en la orientación sur presenta una tendencia a valores más altos que el norte, aunque el análisis estadístico no encontró diferencias significativas ya que el valor de P fue de 0.84, este indicó que no hay un efecto directo de la orientación sobre la acidez en la planta. Cuando se evaluó la zona joven (área meristemática y floración) y Madura (vieja) de la planta (gráfica 9), tanto gráfica como estadísticamente se apreciaron diferencias significativas encontrando valores de $P = 0.00002$, lo cual es altamente significativo, por lo que se sugiere una relación estrecha entre la zona de la planta y la acidez del tejido de *E. chiotilla* donde los datos mostraron diferencias significativas favorables a las zonas de crecimiento. También se sugiere alguna relación entre los meses de sequía y los de lluvia ya que el análisis estadístico encuentra diferencias significativas relacionando valores más altos de acidez con la lluvia.

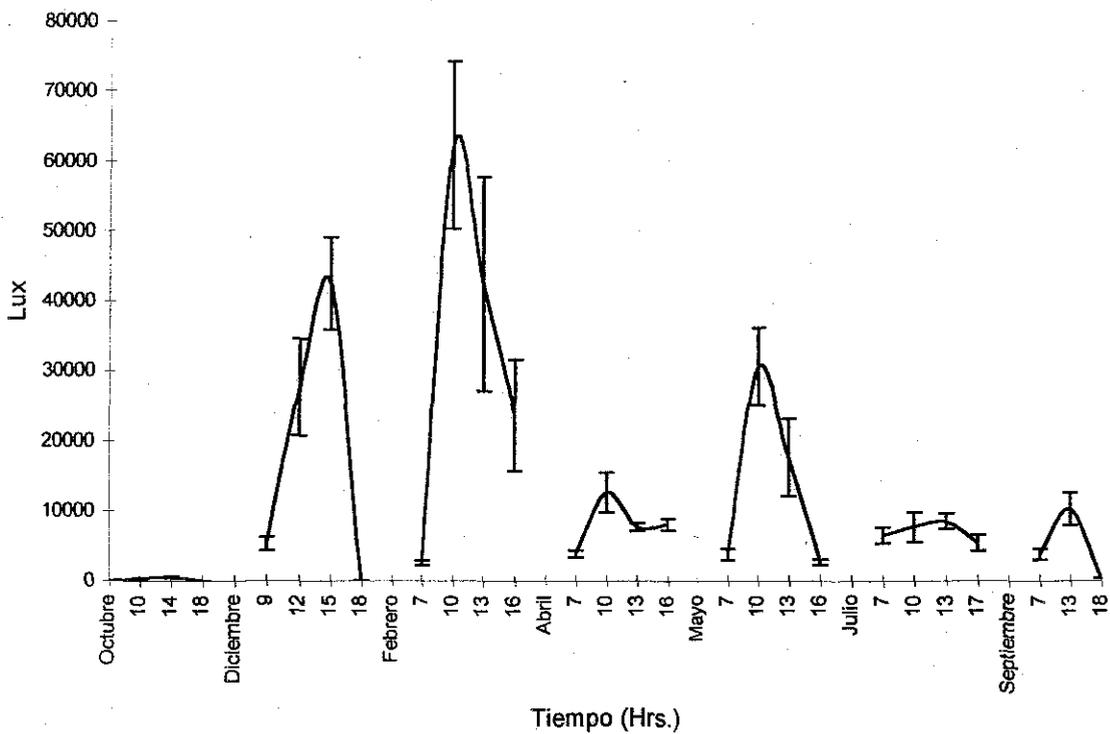


Grafica 8. Acidez titulable en la orientación norte y sur, de *E. chiotilla* en los dos ciclos de muestreo (a) 1993-94 (b) 1994-95



Grafica 9. Acidez titulable en la zona madura (vieja) y joven (meristemática) de *E. chiotilla* en los dos ciclos de muestreo (a) 1993-94 (b) 1994-95

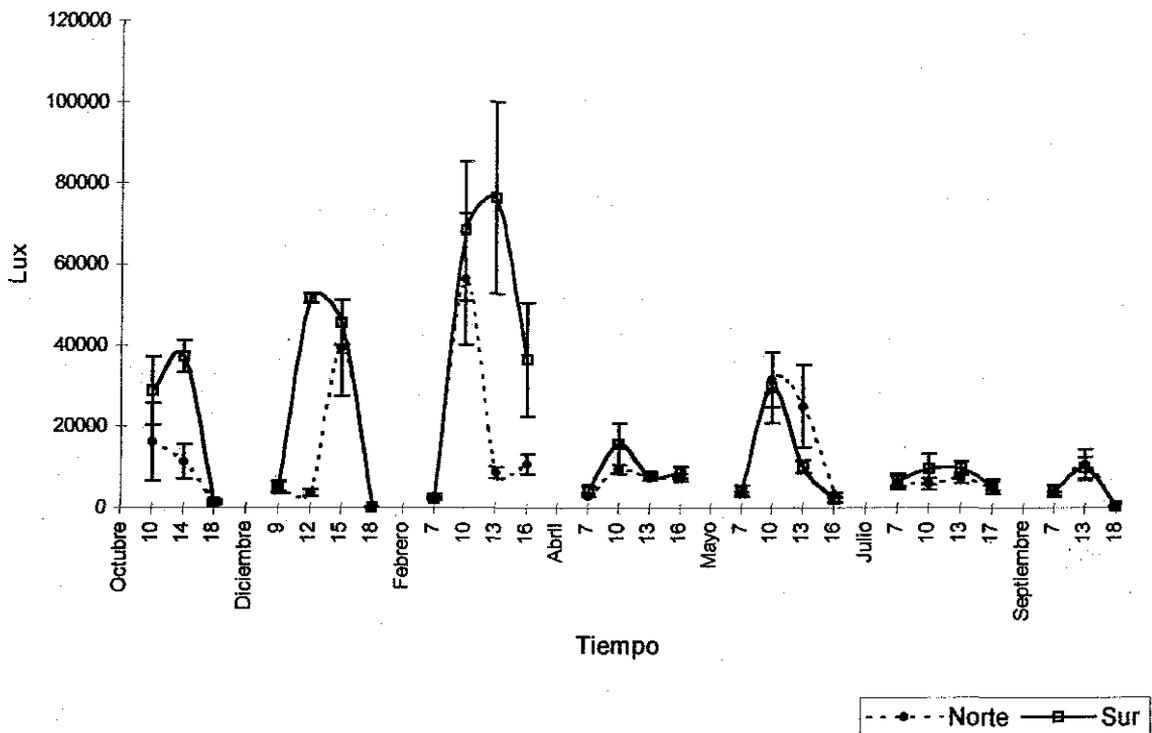
Para registrar los valores de luz incidente sobre la planta, se utilizó un luxómetro, que registra valores de iluminancia, la cual sin ser una cuantificación rigurosa de la luz, sí es un buen parámetro que indicó la cantidad relativa de energía luminosa que la planta recibió, registrándose valores altos durante la época de sequía (Octubre, diciembre, febrero y abril) y disminuyendo durante las lluvias (Mayo, Julio y Septiembre), atribuible a la presencia de nubes. Al aplicar el estadístico se encontró un valor de $P = 0.000098$ significativo, lo cual se observó claramente durante los períodos de sequía y lluvia, este comportamiento se refleja en la grafica 10.



Gráfica 10, Iluminancia promedio registrada en toda la planta durante los muestreos del ciclo 1994-95.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

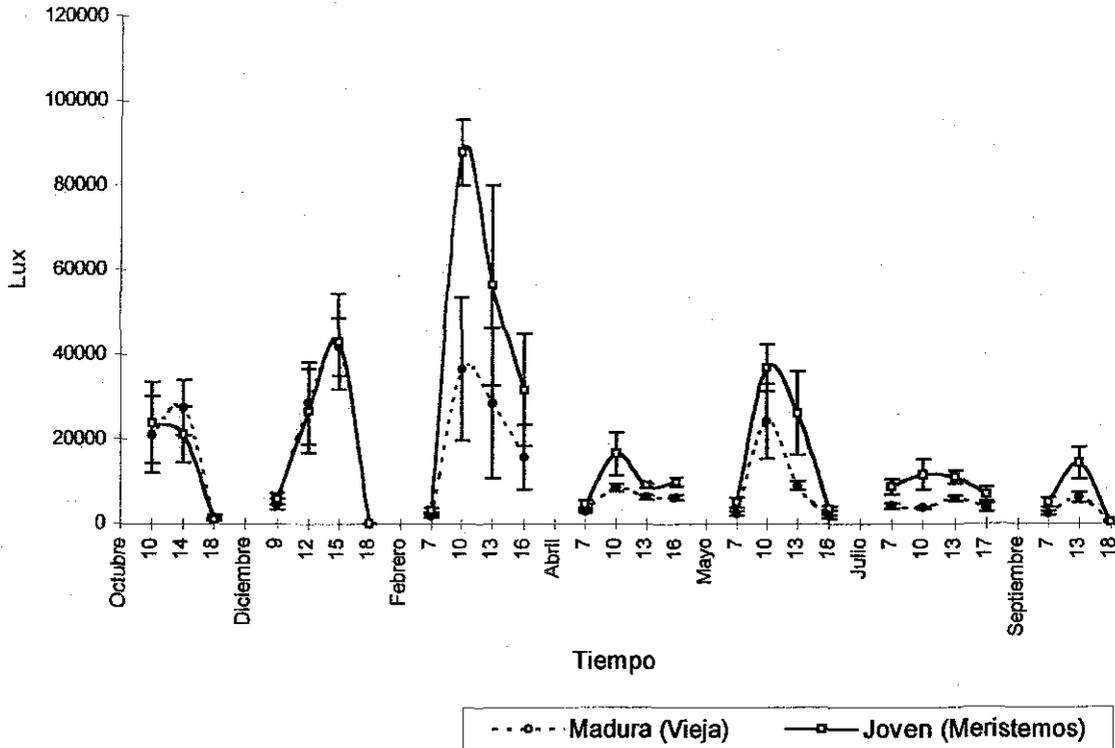
En la gráfica 11, se observan los valores de iluminancia, en la parte sur y norte de la planta. Se muestra una clara tendencia de la parte sur a recibir una mayor cantidad de luz, esto se puede atribuir a la ubicación latitudinal de la zona de muestreo 17 ° latitud norte, por lo que la parte sur de la planta será siempre la más iluminada. Al realizar el análisis estadístico entre la incidencia de luz en la parte sur y norte, se encontraron diferencias significativas reflejadas en el valor de $P = 0.004356$.



Gráfica 11. Luz incidente sobre la parte sur y norte de la planta en estudio durante el periodo 1994-95.

Así mismo, se obtuvieron en la grafica 12 los resultados de iluminancia en la parte joven y madura de la planta, encontrándose diferencias significativas, que se reflejan en una P de = 0.011201, por lo que se observó una mayor iluminancia en la zona joven (parte meristemática y reproductiva)

de la planta en relación a la parte madura (zonas de bifurcación de las ramas).

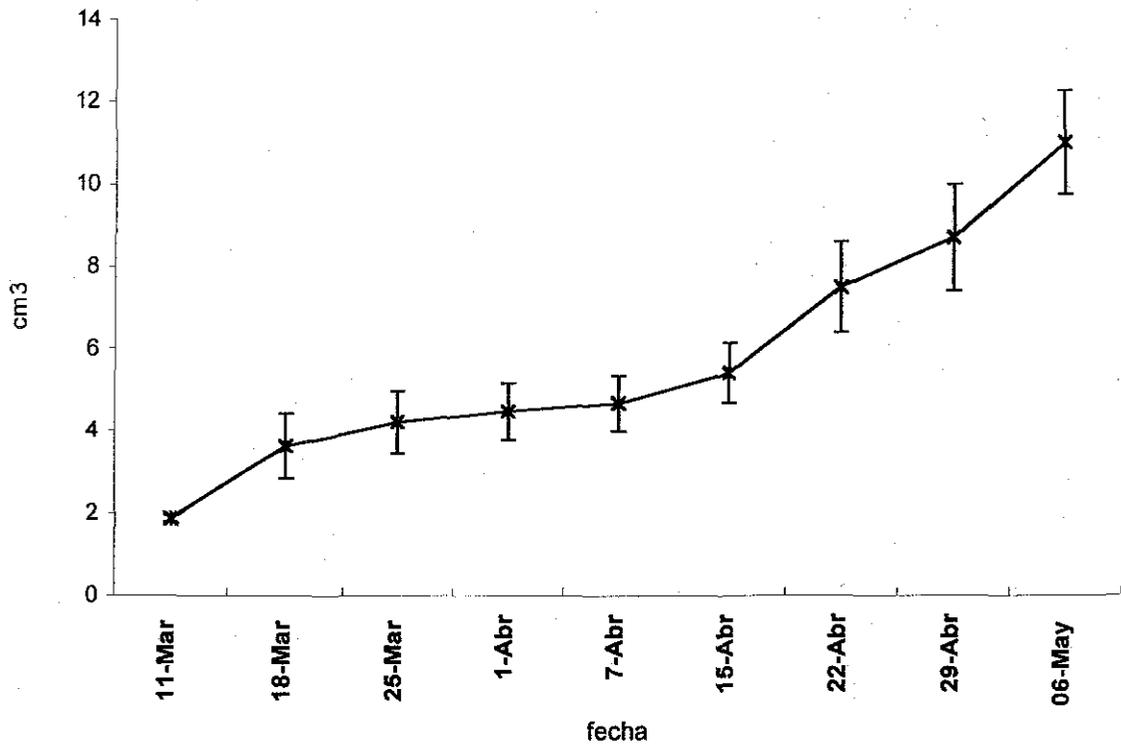


Gráfica 12. Luz incidente sobre la parte joven y madura de la planta en estudio durante el periodo 1994-95.

Otra parte de este trabajo lo constituyó el registro del número de yemas, brotes florales, flores abiertas y frutos. Así como el patrón de crecimiento del fruto de *E. chiotilla* a lo largo de un ciclo de producción, como se muestra en la gráfica siguiente:

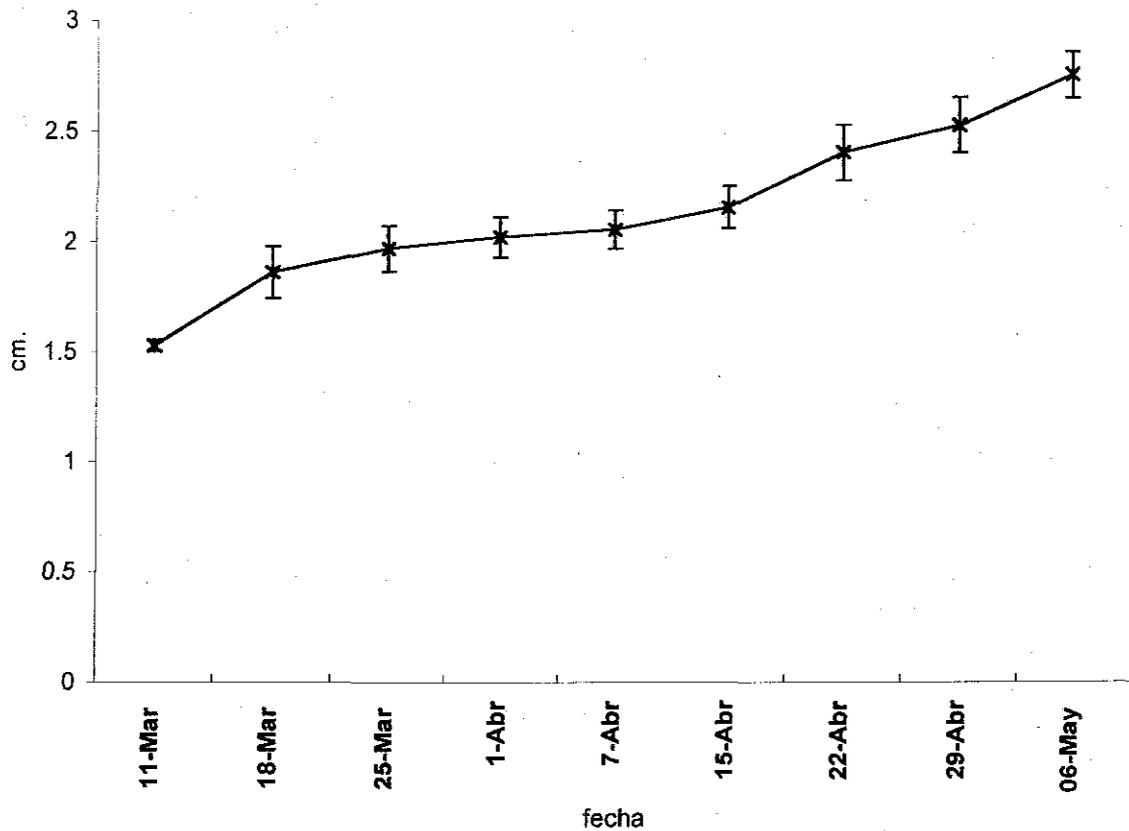
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

PATRÓN DE CRECIMIENTO DEL FRUTO DE
Escontria chiotilla (VOLUMEN)



Grafica 13. Patrón de crecimiento del fruto de *E. chiotilla* (volumen del fruto en cm³) durante su desarrollo en un ciclo.

Este patrón de crecimiento, se estableció tomando como dato el diámetro y transformándolo a volumen con la siguiente formula: $A = 0.5236 d^3$, en (Westwood 1982), los datos se sometieron a un análisis de regresión obteniendo un valor de $r^2 = 0.92$, lo cual valida el modelo para explicar el crecimiento del fruto de jiotilla, que se observa en la gráfica 13. considerando los datos del diámetro sin transformar a volumen gráfica 14, obteniéndose una r^2 de 0.93 , y en ambos casos se observó un patrón doble sigmoide.

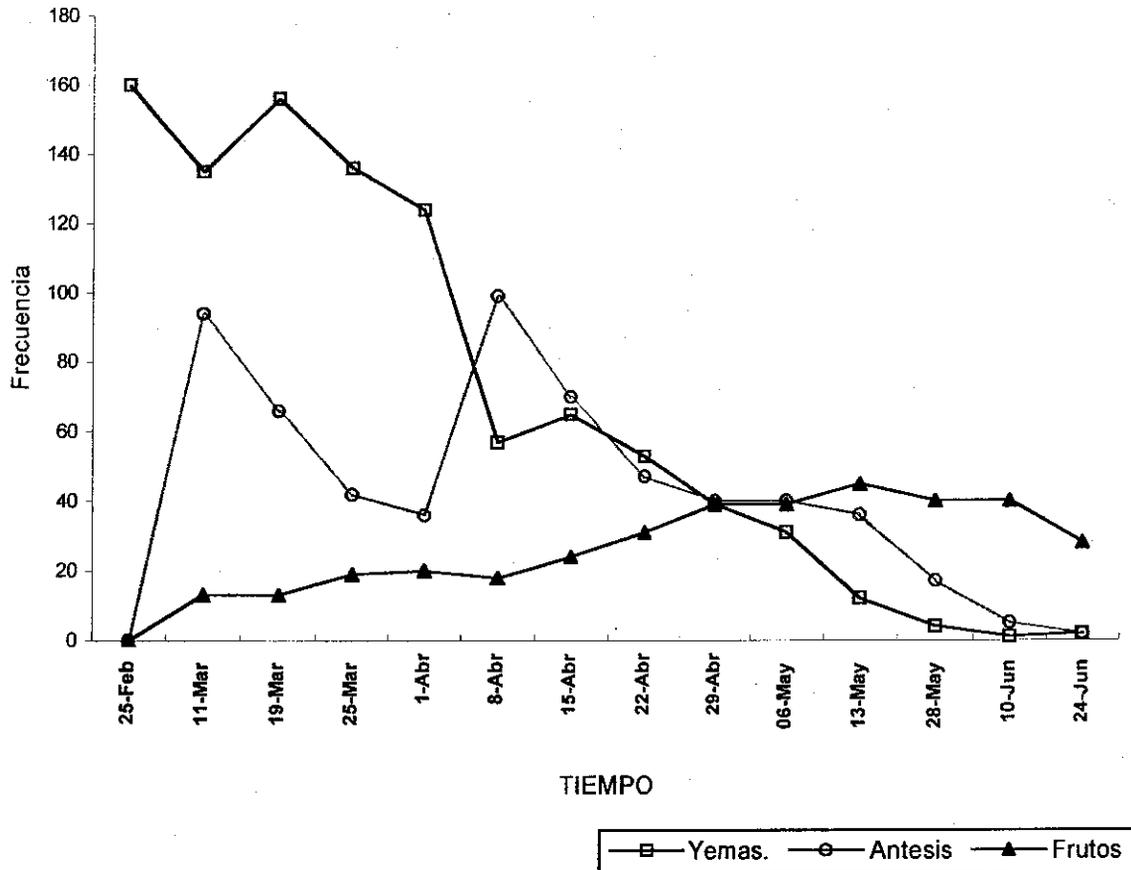


Grafica 14. Patrón de crecimiento del fruto de *E. chiotilla*, tomando como referencia el diámetro cm.

Otro aspecto interesante es la estrategia reproductiva de esta planta es su asincronía reproductiva, la cual puede ser observada en la tabla 1, y grafica 15, donde se hizo un conteo de; Yemas,ántesis (brotes y flores abiertas) y frutos, encontrándose flores desde febrero hasta junio y frutos de marzo a agosto.

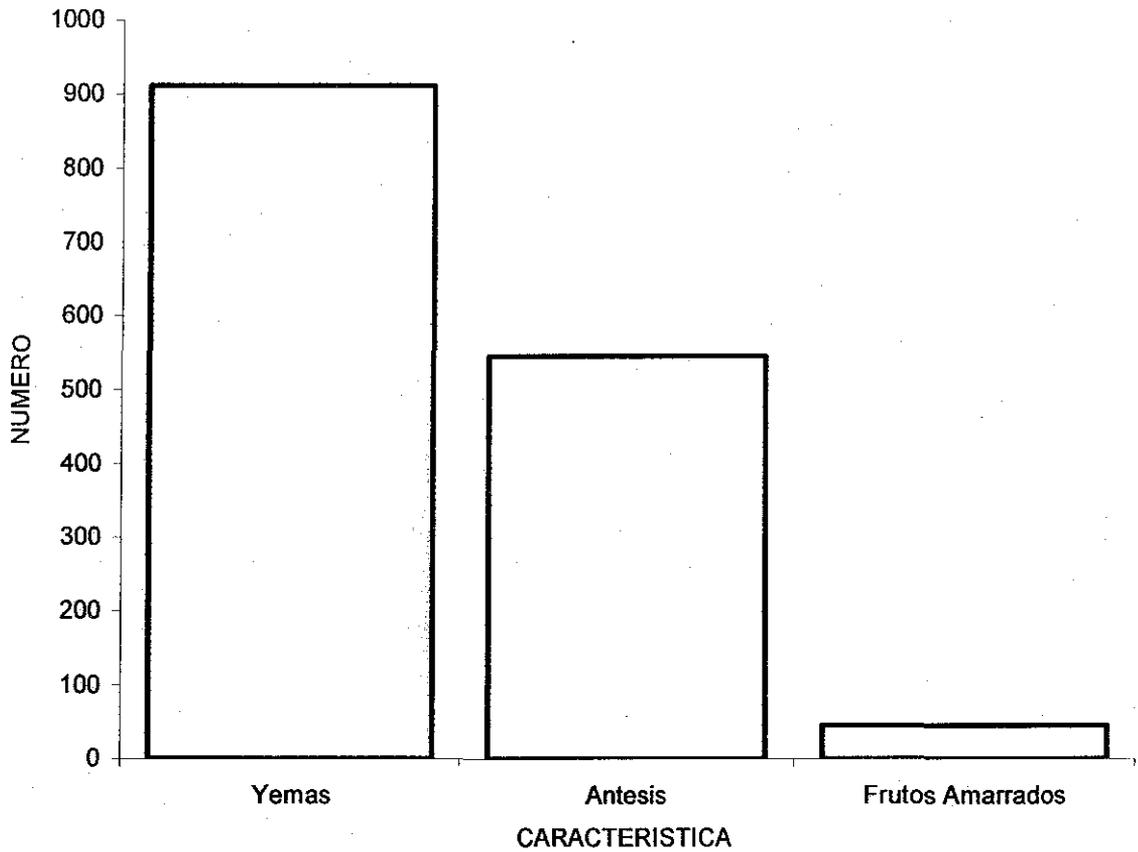
NUMERO DE YEMAS, BROTES, FLORES Y FRUTOS DE <i>Escontria chiotilla</i> EN LA LOCALIDAD DE COXCATLAN, PUEBLA				
FECHA	YEMAS	BROTES	FLORES	FRUTOS
Feb. 19	0	0	0	0
Feb. 25	160	0	0	0
Mar. 11	135	84	10	13
Mar. 19	156	58	8	13
Mar. 25	136	33	9	19
Abr. 1	124	34	2	20
Abr. 8	57	95	4	18
Abr. 15	65	67	3	24
Abr. 22	53	44	3	31
Abr. 29	39	39	1	39
May. 6	31	37	3	39
May. 13	12	33	3	45
May. 28	4	16	1	40
Jun. 10	1	5	0	40
Jun. 24	2	2	0	28

Tabla 1. Muestra los resultados del conteo de yemas, brotes florales, flores abiertas y frutos de *E. chiotilla*, durante un ciclo 1994-95.



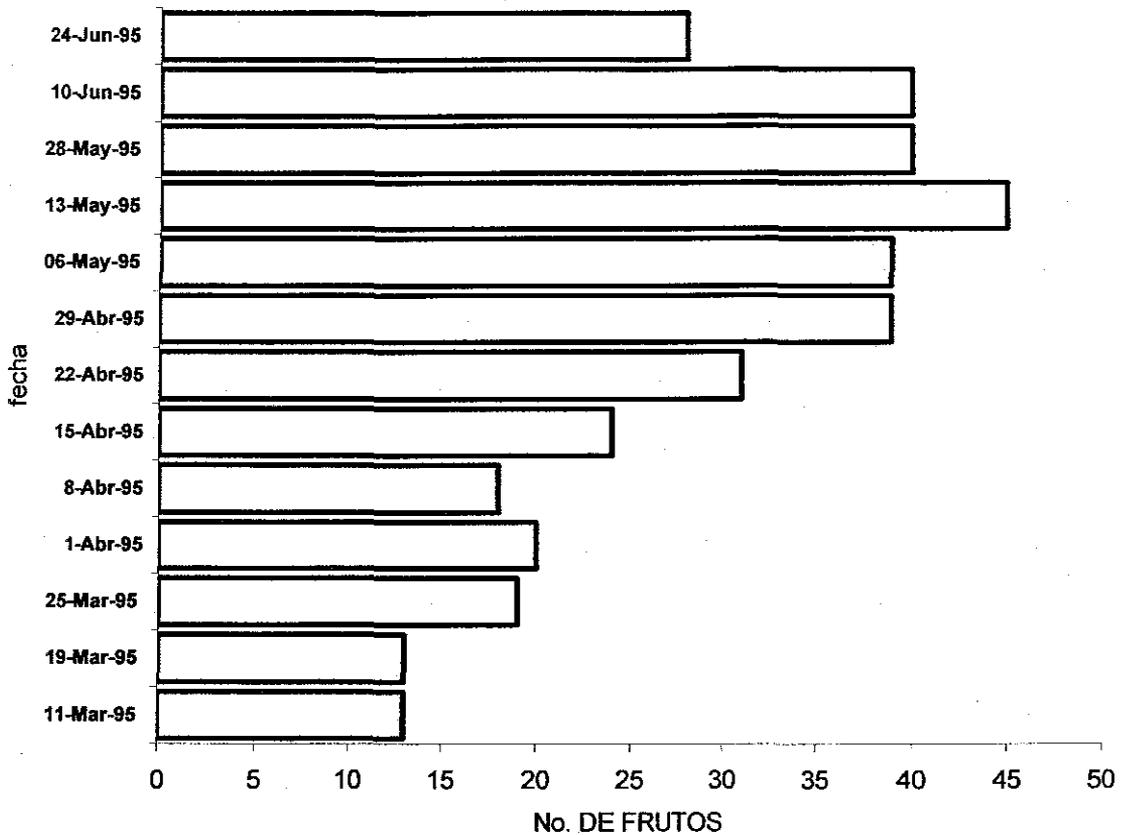
Gráfica 15. Representación de la asincronía reproductiva en *E. chiotilla* durante un ciclo reproductivo.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Gráfica 16 Conteo de yemas, estructuras en ántesis y frutos amarrados (con un diámetro de 2 cm. o más) de *E. Chiotilla* durante un ciclo reproductivo.

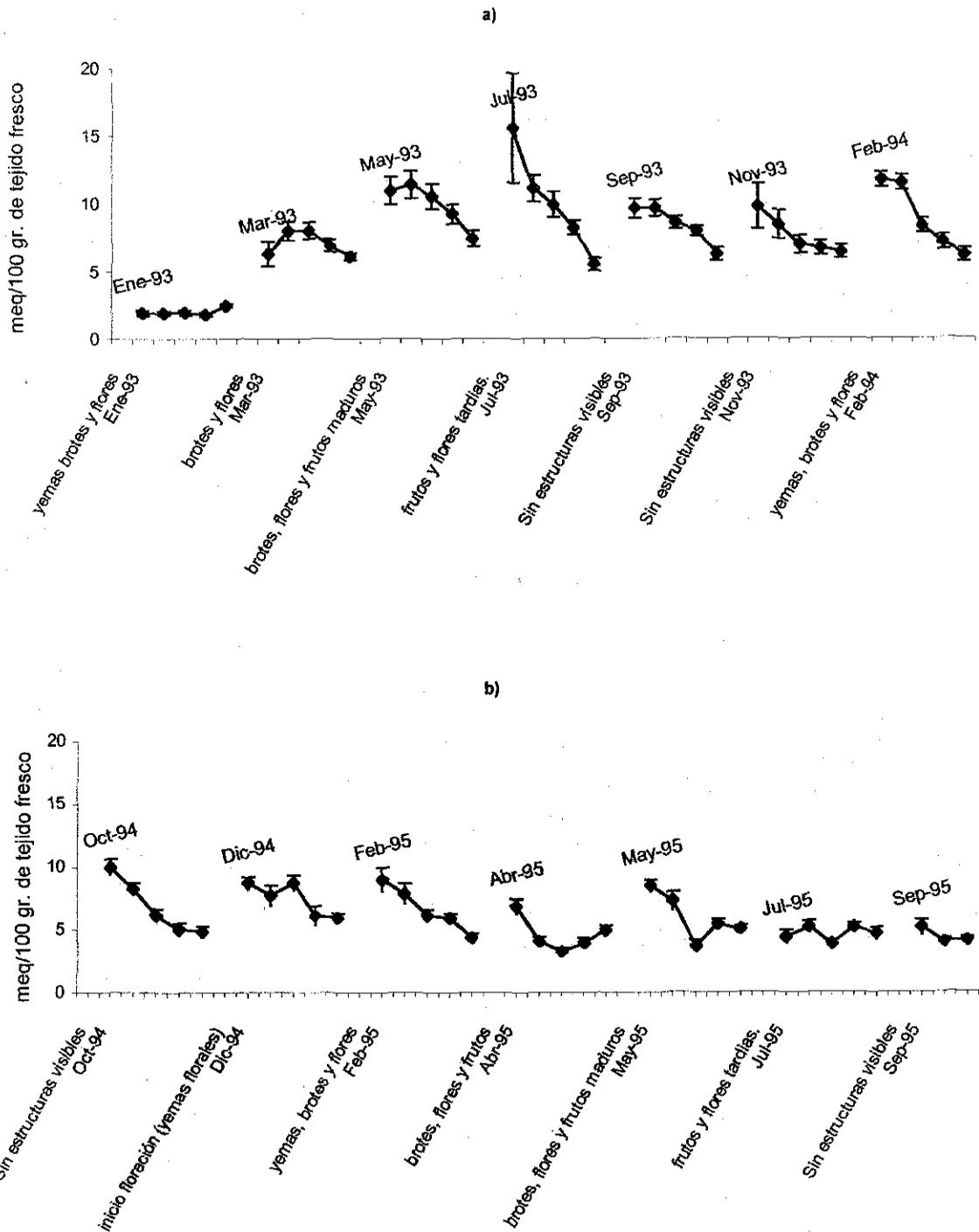
La eficiencia del amarre en los frutos de *E. Chiotilla*, se genera con las estructuras en ántesis (545) y los frutos amarrados (45 de más de 2 cm. de diámetro), obteniéndose un valor de amarre de frutos del 8.2%. En la grafica 17, se muestra la producción de frutos con calidad comercial para la zona, observándose un pico máximo durante el mes de mayo.



Gráfica 17. Producción de frutos de *E. chiotilla* durante los muestreos.

Se graficaron la acidez titulable por mes con la presencia estructuras reproductivas como: Yemas, brotes florales, flores, frutos, así como la ausencia de estos, obteniéndose la grafica 18, donde se identificó la falta de estructuras reproductoras en los meses de septiembre, octubre y noviembre, aunque no una asociación definida entre estas y las fluctuaciones de acidez en la planta

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Gráfica 18 Asociación de la etapa fenológica con las fluctuaciones de acidez titulable durante el ciclo 1993-94 (a) y 1994-95 (b)

9.0 DISCUSION

Como menciona Moore (1981), la estrategia fotosintética no es de ninguna manera el único factor que determina dónde debe vivir una planta, pero es muy importante, por lo que las plantas MAC parecen estar mejor adaptadas a condiciones áridas y semiáridas. Su método para conservar el agua a través del cierre de sus estomas en el día es valioso en hábitat con baja precipitación como el desierto. No obstante la planta reduce severamente su habilidad para adquirir y asimilar carbono.

En este trabajo se encontró que la localidad de Coxcatlán, Puebla presentó una precipitación pluvial que oscila entre 223 y 572 milímetros de precipitación anuales, puede ser caracterizada como una región Xerofítica (gráfica 1), observándose claramente un periodo de sequía y uno de lluvias, que inicia en mayo para finalizar en septiembre (gráfica 2). De manera puntual se tomaron los valores de precipitación durante los años de muestreo (gráfica 3) donde también se aprecia el comportamiento estacional de la precipitación, propia de ambientes áridos, y semiáridos, condición reportada por Cushman (2001) como un hábitat propio de estas plantas, al tiempo que se considera, que una buena parte de nuestro país presenta estos ambientes. En la gráfica 4 y 5, se observan las temperaturas máxima y mínima mensuales de la localidad, estableciéndose valores mínimo de 11°C, y máximo 41°C, durante el año; esta condición se ha marcado por algunos autores como Nobel (1998), quién la considera la óptima en su Índice de Productividad Ambiental. Ting, (1985), y Osmond, (1978), también la consideran como óptima para este metabolismo, por lo que esta zona se puede considerar como propicia para la vegetación con esta estrategia fotosintética. Otro parámetro registrado en este trabajo fue la humedad relativa, encontrando que los valores más altos se dan a las 7:00 horas en la época de lluvias (90% HR) y al final del período de sequía en el mismo horario (70% de HR abril-mayo) gráfica 6, a su vez el valor más bajo en la época de lluvias fue del 30%,

mientras que en la época de sequía llegó hasta el 9% y en algunos casos el equipo ya no registró la medición debido al valor tan bajo. Un comportamiento similar puede observarse en la temperatura ambiental (grafica 5) con valores que van de 10 °C a las 07:00 horas y 40°C o más a las 16:00 horas en el mes de abril (Sequía). Los valores de estos parámetros ambientales son determinantes de acuerdo a los criterios ecofisiológicos para tipificar la localidad de Coxcatlán, Puebla como óptima para plantas que presenten el Metabolismo Acido de las Crasuláceas.

Ahora bien, si consideramos las características bioquímicas del metabolismo MAC y describimos de manera breve las cuatro fases tipificadas por Osmond (1978) donde establece la primera, como la fijación nocturna de CO₂ y su acumulación en forma de ácido málico en la vacuola, con los estomas abiertos; La segunda que inicia al amanecer con el periodo de iluminación y la fijación de CO₂ por la vía C₃ y MAC con una descarboxilación, así como, los estomas en proceso de cierre; La tercera fase se caracteriza por el cierre de los estomas y la salida del ácido málico de la vacuola y su descarboxilación, lo que provoca una fluctuación en la acidez titulable, y cambios en el pH durante el ciclo. Finalmente, la cuarta fase se da cuando al atardecer se repite el esquema del amanecer (fase dos), los estomas se abren y la incorporación de CO₂ se da por la vía C₃ y MAC dominando la C₃, antes del periodo de oscuridad. Esta descripción sirve de marco para puntualizar la acidez titulable como una de las variables de respuesta del presente trabajo, ya que la fluctuación diurna de ácidos orgánicos se utiliza como un indicador en trabajos ecofisiológicos sobre esta vía fotosintética, (Altesor, 1992, Martín y Wallace 2000). Los valores registrados al amanecer (fase II o III) y al atardecer (fase III ó IV), permitieron establecer que *E. chiotilla* presenta la fisiología MAC, considerando los criterios señalados por Osmond, (1978) Ting, (1985) y Nobel, (1998). En consecuencia los tejidos con este tipo de metabolismo exhiben cambios drásticos en la concentración de ácidos registrados como acidez titulable, y considerados en el diseño del presente

trabajo que buscó responder si la orientación Norte o Sur o bien si la ubicación del tejido fotosintético, en las zonas joven o madura es determinante para la inducción o adopción de esta vía fotosintética, al tiempo de pasar por las etapas fenológicas de un ciclo reproductivo. Los resultados de dos ciclos anuales evaluados, que van de enero de 1993 a Febrero de 1994 y posteriormente de Octubre de 1994 a Septiembre de 1995, encontrando las fluctuaciones típicas de la fase III de Osmond (1978) gráfica 7 incisos a) ciclo 93-94 y b) ciclo 94-95. Adicionalmente se registró la temperatura interna de la planta, debido a las consideraciones sobre la temperatura alta como una señal ambiental moduladora de este metabolismo (Osmond, 1978; Nobel 1998). Una vez identificadas las fluctuaciones que validan este metabolismo en ***E. chiofilla*** en todos los meses de muestreo excepto en enero del 1993, confirmadas mediante el análisis estadístico que demostró la diferencia entre los valores de acidez, en los ciclos y dentro de cada muestreo ($P=2.89318 \cdot 10^{-14}$). Estas diferencias, pueden ser el reflejo de las condiciones ambientales que gobiernan la fisiología MAC (Nobel 1998; Ting 1985; Cushman 2001). Ahora hay que discriminar cual es la condición más favorable y establecer el peso relativo de los factores ambientales que influyen en este metabolismo. Si continuamos el análisis siguiendo el diseño planteado, se encontró, que la parte norte y sur de la planta no reporta diferencias significativas en la acidez ($P=0.47$), a pesar de sí encontrar diferencias en la cantidad de luz incidente ($P=0.0043$) esto parece contrario a lo reportado por Nobel (1998), Pimienta-Barrios, et al. (2000). Sin embargo el análisis estadístico mezcla indistintamente los datos obtenidos durante todo un ciclo anual y al hacer un desglose por estación del año como lo hace Nobel, (1988), Pimienta-Barrios, et al. (2000), encuentran que la incorporación de CO_2 disminuye durante el verano lo cual se refleja en la acidez, esto por las condiciones de agobio hídrico presentes en esta época y se incrementan durante el invierno, reflejándose en diferencias temporales. No obstante cuando hacemos un análisis de la gráfica 8 incisos a) y b) identificándose una tendencia de la orientación Sur de la planta a presentar los valores más altos en la actividad fotosintética, lo que puede estar

reflejando un efecto de la cantidad de luz incidente.

Otra parte del diseño contempla el análisis de la condición Joven y madura, donde es clara la diferencia, además de que el valor de $P = 1.1925 \cdot 10^{-23}$ resultó altamente significativo, lo cual también es muy evidente en la gráfica 9 en ambos ciclos. Por otra parte los valores más altos de este indicador, registrado en las zona joven, donde incide la mayor cantidad de luz, además también son las zonas productivas de la planta, estos datos sugieren algunos de los elementos fisiológicos para crear la necesidad de una mayor actividad fotosintética, ya que es la zona de demanda definida que será la responsable de la floración y del crecimiento y desarrollo del fruto en el momento decisivo de la producción. Así, se encontró en esta planta, que una condición óptima para la fisiología MAC es la orientación sur y zona joven, como la más eficiente para mostrar las fluctuaciones con valores extremos a las 07:00 y 19:00 horas. En los meses de lluvia no se observa el comportamiento con la misma intensidad de la época de sequía. Al comparar los datos, mediante el estadístico para la condición lluvia (mayo, julio y septiembre) y sequía se encontró el valor de $P = 1.8711 \cdot 10^{-06}$ lo cual refleja diferencias significativas encontrando valores más altos en la época de lluvias (gráfica 7).

En una observación general sobre la temperatura se puede extraer de los registros, que la temperatura ambiental es más baja con relación a la interna gráficas 5 y 7, también se establece que la condición joven aunada a la orientación sur, mostraron los valores más altos en los registros de la temperatura interna, y al aplicar el análisis estadístico no se observaron diferencias significativas. No obstante es importante destacar que la temperatura tiene un efecto sobre los estomas como apuntan Nobel, (1983) y Nobel, Hartsock. (1983) que definen a este como uno de los factores más importantes, ya que al incrementarse ésta, promueve el cierre de los estomas y como consecuencia la baja eficiencia de asimilación de CO_2 , sobre todo si consideramos el final de la fase II, fase III y algunas veces el inicio de la fase IV.

Como ya se mencionó en los antecedentes, la luz es otro de los factores del ambiente que es determinante para la fisiología fotosintética de las plantas que habitan las zonas áridas. Por lo que en este trabajo, se realizaron evaluaciones de la luz incidente en los organismos de *Escontria chiotilla* con el mismo diseño, considerando parte joven y madura en sus orientaciones Sur - Norte, sólo que no se cuantificó la Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR), sino la iluminancia, siendo ésta, una medida relativa que nos permite identificar las áreas más expuestas de la planta al sol. Nobel (1982) ha realizado algunos estudios identificando la importancia que tiene la radiación sobre la acumulación de ácido málico, estableciéndose una relación directa entre la cantidad de luz recibida y la acumulación de ácido málico; El comportamiento de esta variable sólo se muestra en el ciclo 94-95 gráfica 10, identificándose diferencias significativas durante el ciclo anual con un valor de $P = 1.0661^{-08}$, y al aplicar la prueba de Tukey (véase apéndice) se observa que Febrero es el único mes que presenta diferencias con todos los meses de muestreo (Octubre, Diciembre, Abril, Mayo, Julio, Septiembre) como el mes de mayor incidencia de luz sobre la planta en estudio y nuevamente la orientación sur ($P = 0.0043561$) y la zona joven ($P = 0.01120117$) como las áreas más expuestas a la luz solar, graficas 11 y 12. Sin embargo las evaluaciones mensuales permiten identificar los horarios de mayor intensidad de esta variable, encontrando entre las 10:00 y las 16:00 horas los valores más altos, también se destaca el mes de febrero, el cual coincide con la época donde se observaron yemas, brotes y flores, tabla1, así como el que presenta los valores mayores de iluminancia. Cabe aclarar que se trata de un dato puntual por lo que su efecto sobre las variable indicadores de biomasa, debe tomarse con cierta reserva. No obstante que se ha definido una relación entre luz y acidez considerando como valor óptimo $30 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ Nobel, (1998), Woodhouse (1980) establece que la geometría del tallo y la orientación en ciertas cactáceas pueden ser respuestas adaptativas a la luz, pues para el

caso de *E. chiotilla* las ramas presentaron un patrón dicotómico.

Como se aprecia en la gráfica 12 la incidencia de luz en las zonas maduras de la planta es menor que en la parte joven.

El conocimiento del desarrollo de las estructuras reproductivas de *Escontria chiotilla* es de vital importancia para su manejo y planeación, ya que éste permite establecer los tiempos de cosecha y producción, encontrando que durante los meses de septiembre, octubre y noviembre, no se aprecian estructuras en las ramas productivas como; yemas de floración, brotes, flores y frutos como se muestra en el siguiente cuadro:

Estructuras	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
Sin Estructuras									SE	SE	SE	
Yemas	Y	Y										Y
Brotes	B	B	B	B	B							
Flores	F	F	F	F	F	F						
Frutos Inmaduros				F								
Frutos Maduros				FM	FM	FM	FM					
Flores tardías												
Frutos Tardíos												

Otro aspecto interesante de los frutos de esta planta es el conocimiento de las etapas de crecimiento con las cuales se describe el modelo o patrón de crecimiento (gráfica 13), donde se aprecian dos períodos de crecimiento rápido y uno lento. El primer incremento de volumen se registra antes del 11 y hasta el 18 de marzo (8 días) y posteriormente una etapa de lento crecimiento hasta el 15 de abril (28 días) y al final un segundo periodo de crecimiento con

un incremento significativo hasta el 6 de mayo (19 días), lo que sugiere un patrón de crecimiento doble sigmoidal, comportamiento encontrado también por Huerta, (1998). Cuando se grafica el diámetro se aprecia un patrón de crecimiento similar con los mismos puntos de inflexión (gráfica 14). Al buscar explicar un patrón de crecimiento, se pueden identificar las siguientes etapas; la fecundación, la división celular activa (fases no evaluadas en este trabajo), posteriormente hay un engrosamiento y alargamiento celular que favorece un crecimiento intensivo del fruto, cuyo tamaño se define en volumen o diámetro medidos directamente en la planta hasta alcanzar su punto de madurez fisiológica (Westwood, 1982.) Los espacios de aire intercelular están ausentes al momento de la floración y aumentan al máximo al mismo tiempo que las células crecen. Las vacuolas se forman al principio del crecimiento celular y aumentan de tamaño conforme crecen estas, terminando por ocupar la mayoría del espacio. Las vacuolas se encuentran separadas del citoplasma por una membrana semipermeable, a través de la cual pasa el agua y otras sustancias como azúcares, ácidos orgánicos, pigmentos, sustancias de almacenamiento que cambian de acuerdo a cada variedad de fruto (Westwood, 1982) de tal manera que, para el fruto de *E. chiotilla* se asocia, por el incremento de volumen, el primer periodo con una división celular activa. Una vez que esta condición se alcanza, se inicia la lignificación de la semilla, por lo que el crecimiento del fruto es más lento y finalmente el segundo período de crecimiento rápido, se da por la elongación de las células del mesocarpo, espacios intercelulares y la acumulación de agua y fotoasimilados; en esta última etapa se lleva a cabo la maduración del fruto. Considerando las dos etapas de crecimiento rápido y una lenta en *E. chiotilla* se obtiene un tiempo de 88 a 95 días (Huerta 1998) siendo un tiempo relativamente corto si lo comparamos con otros frutales como la tuna que oscila entre 120 y 180 días (Pimienta 1990).

Esta especie presenta una floración asincrónica, esto es, que se puede encontrar diferentes estadios del desarrollo en la misma fecha, como se

aprecian en la grafica 14. Este comportamiento aunado a un tamaño pequeño de las semillas, se identifica como una estrategia ecológica ventajosa y frecuente en especies silvestres de las zonas áridas y semiáridas (Nobel y Pimienta 1995). La asincronía reproductiva se debe en gran parte a que el periodo de iniciación floral se extiende lo cual a su vez, alarga la ocurrencia en tiempo de los subsecuentes estadios y explica la presencia de frutos maduros en la planta por periodos largos (Pimienta y Nobel 1994)

Otro dato interesante aportado por Pimienta (1995) citado por Huerta (1998), es la conveniencia de aplicar periodos de sequía prolongados durante el desarrollo floral para obtener una mayor eficiencia en la producción de frutos, esto último se puede apreciar en *E. chiotilla* ya que el desarrollo floral se da durante los meses de sequía (enero - abril) como se aprecia en la tabla 1.

Cuando se habla de eficiencia y producción de frutos (grafica 15), o bien el amarre de fruto, se deben considerar una serie de factores internos (fisiológicos) y externos (plagas, factores ambientales) que pueden modificar esta condición, por lo que en *E. chiotilla* se establece una eficiencia del 8.25% resultado obtenido también por Huerta 1998 en un trabajo sobre la misma especie, esto es que de cada 100 flores 8 alcanzan el desarrollo total hasta fruto maduro, la cual es considerada como poco eficiente según flores (1991), citado por Huerta (1998).

El potencial reproductivo o el número de frutos que pueden ser producidos por un organismo, depende de la cantidad de flores polinizadas, óvulos fecundados, depredación de frutos, condiciones climáticas y la habilidad del progenitor femenino para proporcionar los recursos necesarios para el desarrollo de frutos. La caída de flores y frutos ocurre en diferentes estadios del crecimiento reproductivo, registrándose hasta un 60% de abscisión durante la diferenciación de la flor. También se encuentran daños por bajas temperaturas en yemas florales en los primeros estadios de diferenciación;

otros daños registrados son aquellos que provocan las larvas de insectos, escarabajos y algunas aves sobre los frutos (Lomeli y Pimienta 1993), generando valores de amarre de frutos bajo. No obstante para ser una planta silvestre sin prácticas culturales puede representar una eficiencia muy alta con un gran potencial para su manejo.

La producción mayor de frutos se da durante la época de sequía, (gráfica 16), registrándose la producción mas alta en el mes de mayo (inicio de lluvias) cuando la planta no tiene la necesidad de desarrollar un aparato radicular importante para la toma de agua, por lo que la fisiología MAC representa una estrategia fotosintética óptima en estas condiciones ya que evita la perdida de agua y favorece la ganancia del CO₂, que se canaliza hacia el crecimiento y desarrollo del fruto.

Al buscar una relación entre la actividad fotosintética y la floración de la planta se observó que sólo durante tres meses (Septiembre, Octubre y Noviembre) la planta experimenta ausencia de estructuras florales, siendo la etapa que precede a la época de lluvias y el tiempo restante lo utiliza para la generación de estructuras reproductoras como se aprecia en las gráfica 18 a) y b) lo cual puede estar indicando una especie con potencial y vocación frutícola por desarrollar.

10. CONCLUSIONES

De acuerdo a los valores de precipitación y temperaturas. Este trabajo estableció, que la localidad de Coxcatlán, Puebla, es una zona con las condiciones óptimas para el Metabolismo Acido de las Crasuláceas en ***Escontria chiotilla***.

La evaluación de la acidez titulable en ***Escontria chiotilla*** mostró que la orientación sur y la zona joven presentaron las fluctuaciones de acidez más pronunciados, fase III del metabolismo MAC.

La orientación sur y la zona joven de ***Escontria chiotilla*** mostró valores de incidencia de luz mas altos.

No se apreció una influencia de la temperatura interna de la planta de ***Escontria chiotilla*** sobre la acidez titulable, tomando esta como un indicador del metabolismo MAC.

Se identificó en el fruto de ***Escontria chiotilla***, un patrón de crecimiento doble sigmoide, estableciéndose dos etapas de crecimiento rápido y una lenta.

Se estableció un comportamiento asincrónico durante los meses de diciembre hasta agosto de las estructuras reproductoras de ***Escontria chiotilla*** para la localidad de Coxcatlán, Puebla.

Se obtuvo una eficiencia de Amarre de fruto de 8.2% para ***Escontria chiotilla***, en la Localidad de Coxcatlán, Puebla.

11.0 BIBLIOGRAFIA

- Aguilar, RME, Arteaga, OA, y Rodríguez, S. 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 Mecanismos 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.
- Beltrán E. 1974.
Las zonas áridas del centro y noroeste de México y el aprovechamiento de sus recursos. Ed. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México.
- Bermejo G. S. 1993.
Ecofisiología de plantulas de *Epiphyllum phyllanthus* en la Isla de Barro Colorado, República de Panamá. Tesis de Licenciatura UNAM Iztacala. México.
- Borland, AM, Griffiths, H. 1996.
Variation in the phase of crassulacean acid metabolism and regulation of carboxylation patterns detmrineted by carbon-isotope-discrimination techniques: in Winter K, Smith JAC, eds. *Crassulacean Acid Metabolism. Biochemistry, Ecophysiology and Evolution*, Vol. 114. Berlin: Spring-Verlag
- Borland, AM, Griffiths, H. 1997.
A comparative study on regukation of C₃ and C₄ carboxylation processes in constitutive crassulacean acid metabolism (CAM) plant *Kalanchoe diagreomontiana* and the C₃ -CAM intermediate *Clusia minor*. *Planta* 201: 368-378
- Bravo H. H. 1978.
Las Cactáceas de México. Vol.I 2a. ed. Ed. UNAM. México.p. 743.
- Bravo H. H. y Sánchez M. H. 1991.
Las Cactáceas de México. Vol. III. UNAM. México.p.p.501- 535.

- Briones, V.O. 1994.
Origen de los desiertos mexicanos. *Ciencia* 45 (3) 263-279.
- 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.
- Chang n.k. et al 1981. *****
Nitrate Assimilation and Crassulacean Acid Metabolism in Leaves of ***Kalanchoe fedtschenkoi*** Variety Marginata. *Plant Physiol.* 68" 464-468.
- Cushman, J. C. 2001.
Crassulacean Acid Metabolism. A plastic photosynthetic. Adaptation to arid environments. *Plant Physiol*, 127. 1439-1449.
- Cushman, J. C, Bohnert, H.J. 1999.
Crassulacean acid metabolism: molecular genetics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol.* 50: 305-332.
- Daubenmire F.R. 1982.
Ecología vegetal. 3a edición. Ed. LIMUSA. México.
- Flores, M. A. et al. 1991.
Importancia Ecológica y Económica de ***Escontria chiotilla*** (Weber) Rose en la Porción Este de los Valles Centrales de Oaxaca. *Cac. Suc. Mex.* XXXVI: 16 - 23.
- 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 Environment* 15(7): 821-829.
- García , M. E. 1980.
Apuntes de Climatología. Tercera Edición. Ed. UNAM. México
- Gibson, A.C. y P.S. Nobel. 1986.
The cactus primer. Harvard University Press. U.S.A. 286 p.
- Granados S, D. et al. 1999.
Las pinyas de México. *Ciencia y desarrollo* 25 (145) 58-67
- Gibson C. Arthur. 1982. ***
The Anatomy of Succulence: in Ting, P. I. And Gibbs, M. Crassulacean acid Metabolism. Waverly Press, Baltimore, Maryland. USA. p.p. 1-17.

Hernández, G.O. y M. Mendieta. 1987.
Estudio comparativo de las relaciones iónicas de cactáceas en diferentes zonas del Municipio de Coxcatlán, Puebla. Tesis (Biólogo). E.N.E.P.I. U.N.A.M. México. 100p.

Huerta, P.C. 1998.
Crecimiento y análisis químico del fruto de *Escontria chiotilla* (Weber) Rose y *Stenocereus pruinosus* (Otto) Buxbaum; en Venta Salada, Puebla. Tesis (Biólogo). E.N.E.P.I. U.N.A.M. México. 63p.

Israel A. A. and Nobel S. P. 1994.
Activities of carboxylating enzymes in the CAM species *Opuntia ficus-indica* grown under current and elevated CO₂ concentrations. *Photosynthesis Research* 40: 223-229.

Leon, C. J. y Valiente-Banuet A. 1994.
Las cactáceas: un recurso natural diversos y predominantemente mexicano. *Ciencia y Desarrollo* 1994: 20: (117). 58-66

Lomeli, M.E., Pimienta-Barrios E. 1993.
Demografía reproductiva del pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Web) Buxbaum). *Cact. Suc. Mex.* 38 (1): 13-21.

Jose J. R. 1995.
Estimación de la productividad en *Agave angustifolia* Haw. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados. México

Mandujano P.M. 1988.
Respuesta fotosintética (Metabolismo Acido de las Crasuláceas) En *Escontria chiotilla* (Weber) Rose. en Ambiente controlado. Tesis de licenciatura UNAM-ENEP. Iztacala. México.

Martínez M.D. y R.J. José. 1992.
Efecto de la orientación en la producción de *Escontria chiotilla* (Weber) Rose en la localidad de Venta Salada Municipio de Coxcatlán, Pue. *Cac. Suc. Mex.* XXXVII: 46 - 57.

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 Analyses of Crassulacean Acid Metabolism Plant Tissue.
Commun in Soil Science and Plant Analysis 9(2),127-139.

Meyran G, J. 1980.
Guía Botánica de cactáceas y otras suculentas del valle de Tehuacán.
Segunda edición. ED. Sociedad Mexicana de Cactología A.C. México.
pp. 50

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. 1) :55-70.

Moore P. 1981.
The varied Way plants,.Taps. New. Scientist. 12:394-397

Nieto, P. C. 1980.
La Jiotilla. Ed. INIREB México. (folleto).

Nobel, P.S. y L. Hartsock 1978.
Enviromental influences on Open Stomates of a Crassulacean Acid
Metabolism, **Agave deserti**. Plant Physiol. 63: 63-66.

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 PS. and I Hartsock, 1979.
Shifts in the optimal temperature for nocturnal CO₂ uptake caused by
changes in growth temperature for cacti and agave. Physiol. Plant 53:
523-527.

Nobel P.S, 1981.
Nutrient levels in cacti-relation to Nocturnal Acid Accumulation and
Growth, Amer. J. Bot. 70 (8):1244-1253.

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. et al. 1984.

Influence of Applied NaCl on Crassulacean Acid Metabolism and Ionic Levels in a Cactus *Cereus validus*. Plant Physiol. 75: 799 - 803.

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. et al. 1987.

Nutrient Relations and Productivity of Prickly Pear Cacti. Agron. J. 79: 550 - 555.

Nobel S.P. 1989.

Influence of photoperiod on growth for three desert CAM species. Bot. Gaz. 150(1): 9-14.

Nobel, S. P. 1988.

Environmental Biology of agaves and cacti. Cambridge University Press. New York. p. 175 - 189.

Nobel, S. P. et al. 1992.

Mucilage in cacti: its apoplastic capacitance associated solutes, and influence on tissue water relations. Journal of Botanic Experimental. 43 (250): 641 -648.

Nobel, S. P. 1998. Los Incomparables Agaves y Cactus. Ed. Trillas. México. Pp 211

Nobel, P and Pimienta E. 1995.

Montly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis*: relationships to enviromental conditions, net CO₂ uptake and seasonal variations in sugar content. Enviromental and experimental Botany 35 (1):17-24

Osmond C.B. 1978.

Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. Annu. Rev. Plant Physiol.29: 379-414.

Osmond C.D. y J.A.M. Holtum 1981.

Crassulacean acid metabolism. In the Biochemistry of plant: A Comprehensive.Treactise, ed: M.D. Hatch, N.K. Boardmand,:283-328 London/New York: Academic.

Pimentel G. R. 1984.

Caracterización del pigmento rojo de la jiotilla (*Escontria chiotilla*). Tesis profesional, UNAM Facultad de Química. México.

Pimienta-Barrios E. 1990.

El nopal tunero. Universidad de Guadalajara. Tiempos de ciencia 55-111.

Pimienta B. And Nobel P. 1998.

Vegetative, reproductive, and physiological adaptation to aridity of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*, Cactaceae). Economic Botany. 52: (4): 404-411

Pimienta-Barrios E. Nobel, P.S. 1994.

Pitaya (*Stenocereus spp*; Cactaceae): an ancient and modern fruti crop of México. Economic Botany 48(1):76-83

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-Barrios, E, Zanudo, J. Yépez, E. Pimienta-Barrios E. Nobel, P. 2000. Seasonal variation of net CO₂ uptake for cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) and pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) in semi-arid enviroment. J. Arid Environment 44: 73-83.

Piña - Luján. 1977.

Pitayas y otras cactáceas afines del Estado de Oaxaca. Cact.Suc.Mex. 2283 - 14. p.27.

- Queiroz, O y J. Bruffert 1982.
Photoperiod-Controlled Induction and Enhancement of Seasonal Adaptation to Drought. In: Crassulacean Acid Metabolism, ed Ting, P.I. Gibbs, M. pp 208-230 Rockville: Am Soc. Plant. Physiol.
- Ramos Burgoa V. R. 1983.
Utilización de pigmentos rojos de *E. Chiotilla* como colorantes en alimentos. Tesis Profesional Q.F.B. UNAM. p. 66.
- Rodríguez O, C. 1998.
¿ Explica la morfología de la cubierta de espinas la distribución espacial en el hábitat de algunas especies de cactáceas?: Los casos de *Mammillaria pectinifera* y *M. Carnea* en el valle de Zapotitlan Salinas. Puebla. Tesis de licenciatura. UNAM- Iztacala. México.
- Rzedowski J. 1978.
Vegetación de México. Ed. Limusa. México.
- Rzedowski J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Act. Bot. Mex. 14: 3-21
- Salisbury, B, F y Roos, W. C. 1992. Fisiología Vegetal . Grupo Editorial Iberoamericano S.A. de C. V. México. 759 pp
- 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.R. y I.P. Ting 1975.
Physiological response to Rainfall in *Opuntia basilaris* (Cactaceae). Amer. J. Bot. 62 (6): 602-609.
- Taiz L. and Zeiger E. 1991.
Plant Physiology. The Benjamin/ Cummings, Publishers Co. Inc., USA. p.p. 179-264.
- Taiz L. and Zeiger E. 1998.
Plant Physiology. 2nd ed. Sinauer Associates, Inc., Publishers, USA. p.p. 792.
- Ting P. I. 1989.
Photosynthesis of arid and subtropical succulent plants. Aliso 12(2): 387-406.
- Ting, I. P. 1985.
Crassulacean Acid Metabolism. Ann. Rev. Plant Physiol. 86:595-622.

- Ting, I.P. y L. Rayder, 1982.
Regulation of C3 to CAM shifts: in Crasulacean Acid Metabolism, Ed. I. P. Ting, M. GIBBS. PP 193-207.
- Tobin, A.K. 1992.
Plant organelles. Society for experimental Biology. Seminar Series 50. Cambridge University Press. USA. p140- 167.
- Villaseñor, JL, P. Dávila y F. Chiang, 1990.
Bol Soc Bot Mex 50, 135-149.
- 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 metabolism. Plant Physiol. 69: 300-307.
- Woodhouse R.M., Williams J.G. and Nobel P.S. 1980.
Leaf orientation, radiation interception, and nocturnal acidity increases by the CAM plant **Agave deserti** (Agavaceae). Amer. J. Bot. 67(8): 1179-1185.

12.0 APENDICE

A continuación se presentan las tablas ANOVA, que muestran los resultados del Análisis Estadístico practicado a las variables de respuesta del presente trabajo con un valor de $P < 0.05$

Análisis de varianza para los ciclos de muestreo, definido como ciclo I (1993-94) y ciclo II (1994-95), tomando como variable de respuesta la acidez titulable en tejido fresco de *E. chiotilla*

Muestras	conteo	Suma	Promedio de acidez	Varianza
ciclo I (1993-94)	528	4165.53	7.889261364	23.8346516
ciclo II (1994-95)	372	2145.8	5.76827957	5.92077008

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	Valor de F	Probabilidad α de 0.05
Entre ciclos	981.76	1	981.766557	59.74104	2.89318 ⁻¹⁴
Dentro de ciclos	14757.5	898	16.433705502		
Total	15739.2	899			

Prueba de honestidad de Tukey para los ciclos de muestreo

	Ciclo I	Ciclo II
Promedios	7.889261	5.768280
Ciclo I		.000009
Ciclo II	.000009	

Análisis de varianza para los ciclos de muestreo, definido como ciclo I (1993-94) y ciclo II (1994-95), tomando como variable de respuesta la temperatura interna de *E. chiotilla*

Grupos	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza
cicloI	529	14943.14	28.2479017	55.6537518
cicloII	348	9968.4	28.6448276	75.696198

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	Valor de F	Probabilidad α de 0.05
Entre ciclos	33.0715208	1	33.0715208	0.519976	0.47104453
Dentro de ciclos	55651.7617	875	63.6020133		
Total	55684.8332	876			

Análisis de varianza para la orientación Norte y Sur, tomando como variable de respuesta la acidez titulable en tejido fresco de *E. chiotilla*

Grupos	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza
norte	450	3069.42	6.82093333	12.0741982
sur	450	3241.91	7.20424444	22.906147

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	Valor de F	Probabilidad α de 0.05
Entre orientación	33.0586668	1	33.0586668	1.8901281	0.16953041
Dentro de orientación	15706.175	898	17.4901726		
Total	15739.2337	899			

Análisis de varianza para la orientación Norte y Sur, tomando como variable de respuesta la temperatura interna de *E. chiotilla*

Grupos	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza
norte	439	12386.13	28.2144191	58.267969
sur	438	12525.41	28.5968265	68.9505737

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	Valor de F	Probabilidad α de 0.05
Entre los grupos	32.0620656	1	32.0620656	0.50409543	0.4778953
Dentro de grupos	55652.7711	875	63.603167		
Total	55684.8332	876			

Análisis de varianza para época de lluvia y sequía, tomando como variable de respuesta la acidez titulable en tejido fresco de *E. chiotilla*

Grupos	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza
lluvia	392	3044	7.76530612	25.2676935
sequia	508	3267.33	6.43175197	10.7812232

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	Valor de F	Probabilidad α de 0.05
Entre grupos	393.485364	1	393.485364	23.0259124	1.8711 ⁻⁰⁶
Dentro de grupos	15345.7483	898	17.0888066		
Total	15739.2337	899			

Análisis de varianza para la época de lluvia y sequía, tomando como variable de respuesta la temperatura interna de *E. chiotilla*

Grupos	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza
lluvia	380	10641.4	28.0036842	40.8918597
sequia	497	14270.14	28.7125553	80.803642

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	Valor de F	Probabilidad α de 0.05
Entre grupos	108.211884	1	108.211884	1.70369117	0.19214908
Dentro de grupos	55576.6213	875	63.5161386		
Total	55684.8332	876			

Análisis de varianza para la zona joven y madura, tomando como variable de respuesta la acidez titulable en tejido fresco de *E. chiotilla*

Grupos	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza
maduro	450	2543.21	5.65157778	5.83976165
joven	450	3768.12	8.3736	25.5012574

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	Valor de F	Probabilidad α de 0.05
Entre grupos	1667.11612	1	1667.11612	106.385572	1.1925 ²³
Dentro de los grupos	14072.1175	898	15.6705095		
Total	15739.2337	899			

Análisis de varianza para la zona joven y madura, tomando como variable de respuesta la temperatura interna de *E. chiotilla*

Grupos	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza
maduro	440	12478	28.3590909	61.130632
joven	437	12433.54	28.4520366	66.1619075

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	Valor de F	Probabilidad α de 0.05
Entre grupos	1.89405752	1	1.89405752	0.02976316	0.86306861
Dentro de grupos	55682.9391	875	63.6376447		
Total	55684.8332	876			

Análisis de varianza para la orientación Norte y Sur, tomando como variable de respuesta la intensidad luminosa en *E. chiotilla*

Grupos	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza
Norte	156	1712593	10978.16026	329922216.9
Sur	156	2893900	18550.64103	754366639.6

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	Valor de F	Probabilidad α de 0.05
Entre grupos	4472712270	1	4472712270	8.25003825	0.004356095
Dentro de grupos	1.68065 ¹¹	310	542144428.3		
Total	1.72537 ¹¹	311			