



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**EFFECTO DEL ESTRÉS HÍDRICO
EN LA FISIOLÓGÍA DE PLANTAS JUVENILES
DE *Echinocactus platyacanthus* LINK Y
OTTO (CACTACEAE)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

GABRIELA RAMÍREZ RAMÍREZ

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. MARGARITA COLLAZO ORTEGA

2008





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.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Ramírez
Ramírez
Gabriela
16 64 02 42
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
098022904

2. Datos del tutor

Dra
Margarita
Collazo
Ortega

3. Datos del sinodal 1

Dra
Alicia Enriqueta
Brechú
Franco

4. Datos del sinodal 2

Dra
María del Rocio
Cruz
Ortega

5. Datos del sinodal 3

Dra
Sonia
Vázquez
Santana

6. Datos del sinodal 4

Dra
Ana Laura
López
Escamilla

7. Datos del trabajo escrito

Efecto del estrés hídrico en la fisiología de plantas juveniles de *Echinocactus platyacanthus* Link y Otto (Cactaceae)
65 p
2008

*Para ser exitoso no tienes que hacer
cosas extraordinarias.....haz cosas ordinarias,
extraordinariamente bien.
Anónimo...*

Esta tesis esta dedicada con mucho cariño a las personas más maravillosas que me dieron la vida, la oportunidad de realizar mis sueños y el motivo más grande para seguir adelante día con día.....Mis padres:

 **Luz María y Raymundo** 

A mis hermanos Carlos, Javier y Paco

A mis tías Flor, Euse, Esther y Emy quienes me han apoyado toda mi vida

A mi abuelita Toñita por estar conmigo

A mi cuñada Carol por darnos la alegría más grande de nuestra familia: mi princesa Karla

A mis tíos Toño, Mila, Tello y Mari

A mis amigos: Ari, Chucho, Daniel "Flaquito", D. Hadzakin, Iraís, Lili, Norma, Pedro, Rocío, Sandra y Vane

A mis compañeros del Laboratorio: Hilda, Nax, Viris, Isabel y Victor

A la familia Segura Chama por permitirme ser parte de ella, en especial a Pedro David por estar conmigo incondicionalmente

Agradecimientos

Esta tesis se realizó en el Taller titulado “Biología del desarrollo y función de las estructuras reproductoras en cactáceas” bajo la dirección de la Dra. Margarita Collazo Ortega, a quién le agradezco su paciencia y la oportunidad de realizar este trabajo.

Agradezco a mis sinodales: Dra. Alicia Brechú Franco, Dra. Ma. del Rocío Cruz Ortega, Dra. Sonia Vázquez Santana y Dra. Ana Laura López Escamilla por sus oportunas anotaciones y recomendaciones en la revisión de esta Tesis.

A la Biol. Laura Patricia Olgún Santos, técnico académico de la Unidad de Ambientes Controlados, por facilitar el uso del invernadero de la Facultad de Ciencias, donde se mantuvieron los experimentos de este trabajo.

A la Dra. Rosa Rodés García por sus recomendaciones y ayuda en el montaje de las técnicas necesarias para la realización de este trabajo.

También agradezco a la M. en C. Rosenda Margarita Ponce Salazar por sus maravillosas clases de Embriología y Anatomía Vegetal ya que despertaron aún más mi interés por el estudio de la Biología de Plantas, por sus recomendaciones, por ser una gran persona y amiga. Gracias.

Además agradezco infinitamente a mis amigos que quiero, admiro y respeto con mucho cariño, Ari, Daniel y Chucho, por apoyarme y con quienes compartí muchos momentos agradables de mi vida en el Laboratorio y fuera de él. De corazón muchas gracias.

Y en especial a Pedro David por estar siempre conmigo, por compartir tantos momentos maravillosos, por motivarme a seguir adelante cada día de mi vida y por amarme con la misma intensidad con que yo lo hago. Muchas gracias

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
Las cactáceas	3
Características de las cactáceas	3
Uso de las cactáceas	5
Clasificación de las Cactáceas	6
Subfamilia Pereskioideae Britton y Rose	6
Subfamilia Opuntioideae Britton y Rose	6
Subfamilia Cactoideae Schumann	6
Subfamilia Maihuenioideae Schumann	7
El estrés y su efecto en las plantas	7
Respuestas de las plantas al estrés	8
El estrés hídrico	10
Efectos del estrés hídrico	12
Crecimiento	12
Fotosíntesis	14
Fotosíntesis CAM (Metabolismo Ácido de las Crasuláceas)	15
Descripción y distribución de <i>Echinocactus platyacanthus</i> Link y Otto	19
JUSTIFICACIÓN	21
OBJETIVOS	21
HIPÓTESIS	21
METODOLOGÍA	22
Procedencia de las plántulas de <i>Echinocactus platyacanthus</i>	22
Germinación de las semillas de <i>Echinocactus platyacanthus</i>	22
Tratamiento de estrés hídrico	22
Medición del crecimiento	23
Mediciones fisiológicas	26
Análisis de resultados	26
RESULTADOS	27
Medición del crecimiento	27
Longitud del tallo	27
Diámetro del tallo	27
Superficie del tallo	30
Volumen del tallo	30
Relación S/V del tallo	31

Número de aréolas	31
Biomasa de raíz	36
Biomasa de tallos	36
Relación Raíz/Tallo (R/T)	40
Mediciones fisiológicas	42
Concentración de Ácido Málico	42
Contenido de pigmentos fotosintéticos	46
DISCUSIÓN	51
CONCLUSIONES	57
APÉNDICE	58
BIBLIOGRAFÍA	61

Resumen

Todas las plantas viven sujetas a algún tipo de estrés biótico, abiótico o antropogénico, a las cuales responden a nivel celular y fisiológico provocando un desarrollo limitado en la planta y una lenta velocidad de crecimiento, dicha respuesta va a depender de la intensidad y duración del estrés. Las que habitan en zonas áridas y semiáridas, como las cactáceas, viven sujetas a una insuficiente disponibilidad de agua, sin embargo presentan mecanismos de adaptación, ya sea de tipo morfológico, bioquímico y fisiológico, que les permiten tolerar en mayor o en menor grado los efectos perjudiciales del estrés hídrico.

Particularmente es importante conocer dichos efectos en las fases de germinación, establecimiento y crecimiento juvenil. Es por lo anterior que se estudió el efecto del estrés hídrico en algunos aspectos de la fisiología de plantas juveniles de *E. platyacanthus*, procedentes de la germinación de semillas de tres diferentes poblaciones Tehuacán (Puebla), Vizarrón (Querétaro) y Metztitlán (Hidalgo), México. Plantas de cada una de las poblaciones se sometieron a dos tratamientos en invernadero: control (riego semanal) y estrés (181 días sin riego), evaluando el efecto en el crecimiento: longitud, diámetro, relación superficie/volumen (S/V), número de aréolas y relación raíz/tallo (R/T) y en su fisiología: concentración de ácido málico y cuantificación de pigmentos fotosintéticos.

Los parámetros de crecimiento disminuyeron en las tres poblaciones sometidas a estrés, aunque con variaciones en su comportamiento y se diferenciaron significativamente de las plantas control; las poblaciones de Tehuacán y Metztitlán fueron más susceptibles que la de Vizarrón. El número de aréolas presentes en los tallos disminuyó a partir del primer mes del tratamiento de estrés, pero el número fue posteriormente constante, siendo las poblaciones de Vizarrón y Metztitlán las más susceptibles al tratamiento. La R/T disminuyó en las tres poblaciones, aunque la diferencia sólo fue significativa en la población de Vizarrón. Los parámetros fisiológicos no presentaron diferencias significativas entre tratamientos en las tres poblaciones, resultando contrario a lo que se ha reportado.

El efecto negativo del estrés hídrico fue más evidente en el crecimiento que a los procesos fisiológicos de las plantas de cada población, sin embargo la intensidad del estrés afectó de manera diferente a cada población, determinando diferentes respuestas de tolerancia al estrés, lo cual está posiblemente implicado con factores genéticos.

Introducción

Las plantas están frecuentemente expuestas a diferentes factores de estrés que pueden afectar su normal crecimiento y desarrollo e incluso causarles la muerte (Taiz y Zeiger, 2006).

El estrés puede ser causado por factores abióticos, bióticos y antropogénicos. Entre los tipos de estrés producidos por factores abióticos se encuentra el estrés hídrico, producido por sequías; estrés salino, por exceso de sales en el suelo; el estrés por temperaturas extremas, ya sea calor, frío y congelamiento; el estrés por anaerobiosis, provocado por encharcamiento e inundación; etc. Por otra parte, el estrés puede ser provocado por factores bióticos como: patógenos, herbívoros, sustancias aleloquímicas producidas por otras plantas y densidad poblacional, entre otros. Entre los factores antropogénicos está la contaminación ambiental provocada por diversas actividades industriales y por el cambio en el uso del suelo (Reigosa *et al.*, 2004; Taiz y Zeiger, 2006).

Para adaptarse a los diferentes cambios que ocurren dentro de su hábitat, las plantas han desarrollado mecanismos que les permiten percibir cambios ambientales y así poder responder a ellos. Por tal motivo, cualquier factor de estrés puede dar origen a un número complejo de respuestas, las cuales se manifiestan en cambios a nivel celular, fisiológico y por lo tanto en el desarrollo de la planta. Estas respuestas también dependen del tipo de estrés, de su intensidad y duración, de la especie de la planta, de su estadio de desarrollo, del órgano vegetal y del tipo celular. En las plantas cultivadas los factores de estrés reducen tanto la calidad como su producción (Buchanan *et al.*, 2000).

Sin embargo, muchas plantas no pueden adaptarse al estrés mientras que otras pueden lograrlo exitosamente. Por ejemplo, las cactáceas, que crecen principalmente en zonas áridas y semiáridas, presentan mecanismos de adaptación de tipo fenológico, morfológico y fisiológico-bioquímico, lo cual permite tolerar en mayor o en menor grado los efectos perjudiciales provocados por la falta de agua (Azcón-Bieto y Talón, 2001).

En el presente trabajo se evaluó el efecto del estrés hídrico en la fisiología de plantas juveniles de *Echinocactus platyacanthus*, especie sujeta a protección especial por la Norma Oficial Mexicana **NOM-059-ECOL-2001** (SEMARNAT 2002), provenientes de poblaciones de Tehuacán (Puebla), Vizarrón (Querétaro) y Metztlán (Hidalgo), México.

Las cactáceas

México es un país con una biodiversidad muy basta debido a su amplia variedad de climas, topografía y suelo, así como por la posición geográfica que ocupa. La flora mexicana cuenta con aproximadamente 22 000 especies de plantas vasculares, la cual está constituida por elementos boreales, meridionales y endémicos, siendo los dos últimos de gran importancia en la composición florística del país, ya que a nivel de género y especie representan el 10 y el 52% respectivamente del total de la flora fanerogámica de México (Rzedowski, 1978).

Las cactáceas son endémicas del continente Americano. Se distribuyen desde Canadá hasta el sur de Argentina, la familia comprende aproximadamente entre 100 y 110 géneros y entre 1500 y 2000 especies (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada, 1991; Nobel, 1994; Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995).

En México, la familia Cactaceae se encuentra ampliamente representada, se han reportado 52 géneros y 850 especies, aproximadamente entre 42 y 47% respectivamente del total (Arias, 1993). De éstas, son endémicas el 35% a nivel genérico y el 84% a nivel especie (Hernández y Godínez, 1994). Se distribuyen principalmente en regiones áridas y semiáridas, en matorrales xerófilos (Rzedowski, 1978) el cual representa el 70% de la vegetación de nuestro país (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995).

Características de las cactáceas

La familia Cactaceae posee características anatómicas y fisiológicas que las distinguen de las demás plantas, de las cuales podemos enlistar las siguientes:

- Tallos suculentos que almacenan agua y son fotosintéticos.
- Limbo de las hojas ausente o reducido a escamas pequeñas o a primordios anatómicos grandes, aplanados y carnosos (*Pereskia*, *Peresklopsis* y *Quiabentia*), o bien pequeñas, tubuladas o caducas (*Opuntia*), o ausentes salvo en las primeras etapas en las Cactoideae.
- Espinación diversa en tamaño, forma, consistencia, color y disposición en la aréola y a veces con vaina.
- Modificación de las yemas hasta su conformación en aréolas, situadas en las axilas de las hojas produciendo ramas, flores, espinas, glóquidas, pelos, lana o glándulas, en algunos géneros (*Coryphantha*) existen dos clases de aréolas separadas por un surco.
- Metabolismo de tipo ácido crasuláceo (CAM, por sus siglas en inglés), cuando son adultas y que puede ser facultativo u obligado.
- Poseen un lento crecimiento.
- Formas de vida y dimensiones variadas (Barthlott y Hunt, 1993; León de la Luz y Valiente-Banuet, 1994; Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Arias *et al*, 2001), por ejemplo:
 - ▶ Globosas (como *Echinocactus platyacanthus*, biznagas)

- Columnares como *Neobuxbaumia tetetzo* midiendo hasta los 15 m de altura.
 - Arbóreas: que alcanzan hasta los 18 m de altura, como *Carnegiea gigantea* (saguaro).
 - Candelabriformes; cuyo tallo soporta hasta 50 ramas, como *Myrtillocactus geomentrizans*
 - Epífitas cilíndricas, como *Rhipsalis* o epífitas de tallos aplanados como *Hylocereus undatus*
 - Arbustivas: como *Peniocereus viperinus*
- Flores generalmente sésiles, solitarias, a veces en inflorescencia, hermafroditas. Algunas veces por atrofia de los estambres o del estigma son unisexuales, formando sistemas sexuales dioicos, androdioicos, ginodioicos y trioicos (Anderson, 2001) y con simetría radial, algunas de ellas muy especializadas llamadas cefalios; llegan a medir de 0.5 a 40 cm de largo, de coloraciones brillantes, diurnas o nocturnas. Generalmente presentan muchos estambres insertos en la parte superior interna del pericarpelo.
- El ovario está integrado por varios carpelos; los óvulos son numerosos, campilótropos, anátropos; funiculos a veces ramificados y frecuentemente ensanchados en el arilo (Bravo-Hollis y Sánchez- Mejorada, 1991).
- La mayoría presenta polinización cruzada, pero la autogamia o autopolinización puede ocurrir en algunos grupos (Anderson, 2001). Los agentes polinizadores muchas veces son animales como los murciélagos, algunas aves como los colibríes y ciertos tipos de insectos como abejas, mariposas o palomillas, incluso algunos animales actúan como polinizadores exclusivos de una sola especie de planta. En algunas plantas el agente polinizador es sencillamente el viento (Arias *et al.*, 2001).
- Semillas casi siempre numerosas, embrión curvo, rara vez recto; testa de color negro hasta castaños, lisa, faveolada, tuberculada o reticulada (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991).
- Frutos secos o bayas jugosas, dehiscentes o indehiscentes, a veces cubiertos por aréolas y espinas. Los frutos pueden ser dispersados por animales nocturnos (como los murciélagos) o diurnos (como aves percheras y lagartijas), los cuales toman el fruto directamente de la planta; así como por roedores y hormigas que toman los frutos del suelo (Valiente-Banuet y Arizmendi, 1997).
- Para la germinación de las semillas de algunas especies de cactáceas es indispensable la presencia de plantas nodrizas, las cuales les proporcionarán protección contra la desecación durante dicho proceso, debido a que generan un microhábitat donde la incidencia solar es menor y, por tanto, la temperatura y la humedad es mayor (Franco y Nobel, 1989; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). También en dichos microhábitats hay acumulación de materia orgánica con mayor contenido de nitrógeno que puede cambiar la estructura del suelo y favorecer la germinación (Wallace y Romney, 1980; citado en Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), pero puede producir crecimiento reducido de las plántulas causado por la

sombra y la competencia por el agua (Franco y Nobel, 1989). Estas mismas condiciones favorecen también el establecimiento de plántulas como en el caso de la relación entre *Neobuxbaumia tetetzo* y la planta nodriza *Mimosa luisana* (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Este efecto benéfico también se ha reportado, entre otras plantas, en *Pachycereus hollianus* (Zavala *et al.*, 1999), *P. pringlei* (Carrillo-García *et al.*, 2000), *Mammillaria crucigera* (Contreras, 2000), *Opuntia tomentosa* (Olvera, 2001) y en *Echinocactus platyacanthus* (Arizaga y Ezcurra, 1999), la cual es objeto de estudio en este trabajo.

Uso de las cactáceas

Las cactáceas han jugado un papel fundamental en la cultura de distintos grupos étnicos de México, ya que han sido empleadas para la alimentación, para curar enfermedades, para la construcción de viviendas y además como plantas de ornato; incluso algunas de ellas fueron consideradas como plantas sagradas (Bravo-Hollis y Sánchez- Mejorada, 1991).

Por las diferentes formas de vida y sus llamativas flores las cactáceas han sido objeto de una nefasta cactofilia debido a su valor ornamental; sumado al saqueo y su tráfico al extranjero están las actividades humanas, como el cambio en el uso del suelo, lo cual aumenta su vulnerabilidad provocando que muchas especies, aproximadamente el 36% del total de las especies, se encuentren bajo peligro de extinción (Arias *et al.*, 2005). Por tal motivo, en México existe un dispositivo legal para la protección, aprovechamiento y comercio de la flora silvestre nativa, Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT 2002), la cual reconoce a las especies de flora y fauna silvestre en riesgo y se agrupan en un listado.

Debido a que existen incongruencias a varios niveles en la taxonomía de las cactáceas, Arias *et al.* (2005) realizaron una comparación entre el listado de la SEMARNAT con el de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, Página en red: IUCN, 2004), que compila información sobre el estado de conservación de las especies amenazadas y en peligro; y con el de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestre (CITES) (Inskipp y Gilliett, 2003 citado en Arias *et al.*, 2005), cuya función es establecer un marco de referencia legal internacional para la prevención del comercio de especies amenazadas y así poder estandarizar la información para su protección legal a nivel nacional e internacional. Como resultado de este análisis depuraron sinónimos y sinonimias, verificando la nomenclatura correcta y los nombres de uso actual tomando como base el catálogo de cactáceas de Guzmán *et al.* (2003) y generaron una lista de especies y categorías infraespecie de las tres listas. De esta forma redujeron a 239 especies más 16 subespecies reasignadas en la NOM-059-ECOL-2001: repartidas en tres categorías, 27 en peligro de extinción, 81 amenazadas y 157 sujetas a protección especial en la que se encuentra *Echinocactus platyacanthus*.

Clasificación de las Cactáceas

La familia *Cactaceae* se divide, de acuerdo a Bravo-Hollis (1978), en 3 subfamilias: *Pereskioideae*, *Opuntioideae* y *Cactoideae*. Recientemente se ha agregado la subfamilia *Maihuenioideae* (Anderson, 2001).

Subfamilia *Pereskioideae* Britton y Rose.

Es el tipo ancestral de la familia *Cactaceae*, está constituida por arbustos y árboles que tienen ramas crasas, cilíndricas, con espinas, sin glóquidas, poseen hojas carnosas, a veces caducas; flores solitarias o en inflorescencia; óvulos con funículo corto; testa de la semilla delgada; baya emergente, sin restos del perianto. Los individuos de esta tribu tienen una amplia distribución geográfica, sin embargo se encuentran en las regiones tropicales. Comprenden un solo género, *Pereskia* (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991).

Subfamilia *Opuntioideae* Britton y Rose.

Son plantas suculentas, ramosas; con tallos cilíndricos o aplanados; hojas por lo común caducas, pequeñas y cilíndricas, aréolas provistas de glóquidas (aguates), espinas rectas y delgadas, a veces con vaina; flores sésiles, diurnas, una en cada aréola; el fruto es una baya carnosa denominada "tuna"; semillas blancas o negras, aplanadas, con testa muy dura; cotiledones alargados. De los siete géneros que comprende esta subfamilia, cuatro son propios de México (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991).

Subfamilia *Cactoideae* Schumann.

Son plantas pequeñas hasta arbóreas, terrestres o epífitas. Tallos integrados en un solo artículo o ramosos; los artículos globosos, oblongos, cilíndricos o en cladodios, con tubérculos, costillas o ángulos; el limbo de las hojas está ausente o reducido a una escama; aréolas en el ápice de los tubérculos, con o sin lana, pelos, cerdas o espinas. No poseen glóquidas. Las espinas casi siempre presentes, sin vainas, con estructura, forma, color y disposición variadas. Flores diurnas o nocturnas, generalmente una en cada aréola, sésiles, radiadas o zigomorfas, grandes o muy pequeñas; tubo receptacular largo o muy corto, cuando es largo infundiliforme, campanulado o tubular, con o sin podarios. Los frutos son bayas más o menos grandes, desnudos o con aréolas, con o sin lana, pelos y espinas, a veces secos abriéndose por un poro basal. Semillas generalmente pequeñas, con testa negra y con ornamentaciones, con o sin endospermo. Se distribuyen en las zonas tropicales y templadas del continente y en condiciones topográficas y climáticas muy diversas. La subfamilia comprende numerosos géneros (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991). De acuerdo con la clasificación de Barthlott y Hunt (1993, citado por Núñez, 2004) está dividida en 9 tribus: *Echinocereeae*, *Hylocereeae*, *Cereeae*, *Trichocereeae*, *Notocactaeae*, *Rhipsalideae*, *Browningieae*, *Pachycereeae* y *Cactaeae*, en el cual se encuentra el género *Echinocactus*.

Subfamilia Maihuenioideae Schumann.

Plantas pequeñas, cespitosas. Tallos segmentados o insegmentados, suculentos, globosos, coloración verde olivo llegando a ser café con la edad. Hojas pequeñas, redondas en secciones transversales y persistentes. Numerosas aréolas pequeñas con suaves pelos. Las espinas usualmente 3 de color blanco o café con las puntas oscurecidas, una espina central, algunas veces ausente, más resistente que las laterales, dos espinas laterales raramente ausentes. Flores solitarias, de color blanco o amarillo. Frutos subglobosos, oblongos, con numerosas brácteas carnosas. Semillas casi circulares, color negro brillante. Se distribuyen en Sudamérica y mejor representada en la Patagonia (Anderson, 2001).

El estrés y su efecto en las plantas

El concepto de estrés implica cualquier factor biótico o abiótico, así como antropogénico (**Tabla 1**), que cambia o reduce los rangos de los procesos fisiológicos de la planta y que ejerce una influencia negativa sobre su desarrollo por debajo del que la planta podría mantener en condiciones óptimas (Lambers *et al.*, 1998; Taiz y Zeiger, 2006). También se considera al estrés como un conjunto de condiciones que pueden causar un cambio negativo en los procesos fisiológicos que da como resultado un daño (Nilsen y Orcutt, 1996) o como un cambio en la fisiología que ocurre cuando las especies se someten a cambios extremadamente desfavorables sin que necesariamente represente una amenaza, pero que induce una respuesta de alarma (Larcher, 1991). Los factores abióticos son de naturaleza física y química y los bióticos son causados por diversos tipos de organismos. Los antropogénicos (causados por actividad humana) son la principal causa de la degradación del medio y de los recursos naturales (Nilsen y Orcutt, 1996; Azcón-Bieto y Talón, 2001).

Las plantas viven sujetas a situaciones de estrés que afectan su normal desarrollo y fisiología debido a que son organismos incapaces de moverse de un lugar a otro en busca del ambiente más adecuado para su crecimiento. Debe señalarse que la inmovilidad es la causa última de que las plantas hayan adquirido y perfeccionado, a lo largo de miles de años de evolución, mecanismos de autodefensa que les permiten vivir en ambientes muy diversos (Azcón-Bieto y Talón, 2001).

Antes de ser expuestas a cualquier tipo de estrés, las plantas poseen niveles estándar fisiológicos que se pueden considerar óptimos dentro de los límites impuestos por el crecimiento, la luz y la disponibilidad de nutrientes de su hábitat.

El estrés puede conducir a una desestabilización inicial de las funciones fisiológicas de la planta, producto de las crecientes demandas a las que es sometida, seguida de un estado de normalización y una mejora de la resistencia;

en caso de que el estrés exceda los límites de la tolerancia y sobrepase la capacidad de aclimatación, el resultado puede ser un daño permanente o incluso la muerte (Larcher, 1991). En la mayor parte de los casos las plantas pueden regenerarse, si el daño es reversible y el agente estresante cesa (Reigosa *et al.*, 2004).

Tabla 1. AGENTES ESTRESANTES DE LAS PLANTAS (Tomado y modificado de Reigosa *et al.*, 2004).

Factores Ambientales		Factores antropogénicos
Abiótico	Biótico	
Temperatura extremas ➤ Frío y congelamiento ➤ Calor Agua ➤ Déficit hídrico (sequía, bajo potencial hídrico) ➤ Exceso hídrico (largos periodos de lluvia, encharcamiento, anoxia o hipoxia) Radiación(deficiencia/exceso) ➤ Infrarrojo, UV-A, UV-B Naturaleza química ➤ Iones ➤ Salinidad ➤ Deficiencia o exceso minerales ➤ Acidez o alcalinidad Otros ➤ Viento, suelo compacto, etc (estrés mecánico) ➤ Lesiones o heridas (estrés físico)	Patógenos ➤ Virus ➤ Hongos ➤ Bacterias Animales ➤ Pastoreo ➤ Pisoteo ➤ Insectos Otras plantas ➤ Parasitismo ➤ Alelopatía ➤ Competencia	➤ Herbicidas, fungicidas y pesticidas ➤ Polución ➤ Lluvia ácida ➤ Suelos ácidos ➤ Contaminación por metales pesados ➤ Incremento de CO ₂ , cambio climático global ➤ Fuego provocado

Respuestas de las plantas al estrés

De acuerdo a Larcher (1991) y Reigosa *et al.* (2004) se inducen las siguientes fases de respuesta en una planta sometida a estrés (**Fig. 1**):

1. Fase de respuesta: reacción de **alarma** (comienzo del estrés):
 - Desviación de la norma funcional, reducción o aumento anormal de la actividad fisiológica.
 - Disminución de la vitalidad.
 - Los procesos catabólicos exceden a los anabólicos.
2. Fase de restitución. Estado de **resistencia** (el estrés continúa):
 - Procesos de aclimatación.
 - Procesos de reparación.
 - Endurecimiento (reactivación y ajuste que conduce a la estabilidad).

3. Fase final: estado de **agotamiento** (estrés de larga duración)
 - Intensidad excesiva del estrés.
 - Sobrecarga de la capacidad de aclimatación.
 - Inicio del proceso de senescencia.
 - Daño crónico, muerte celular.
4. Fase de regeneración: **regeneración** parcial o completa del funcionamiento fisiológico cuando el agente estresante es eliminado y el daño no ha sido muy intenso.

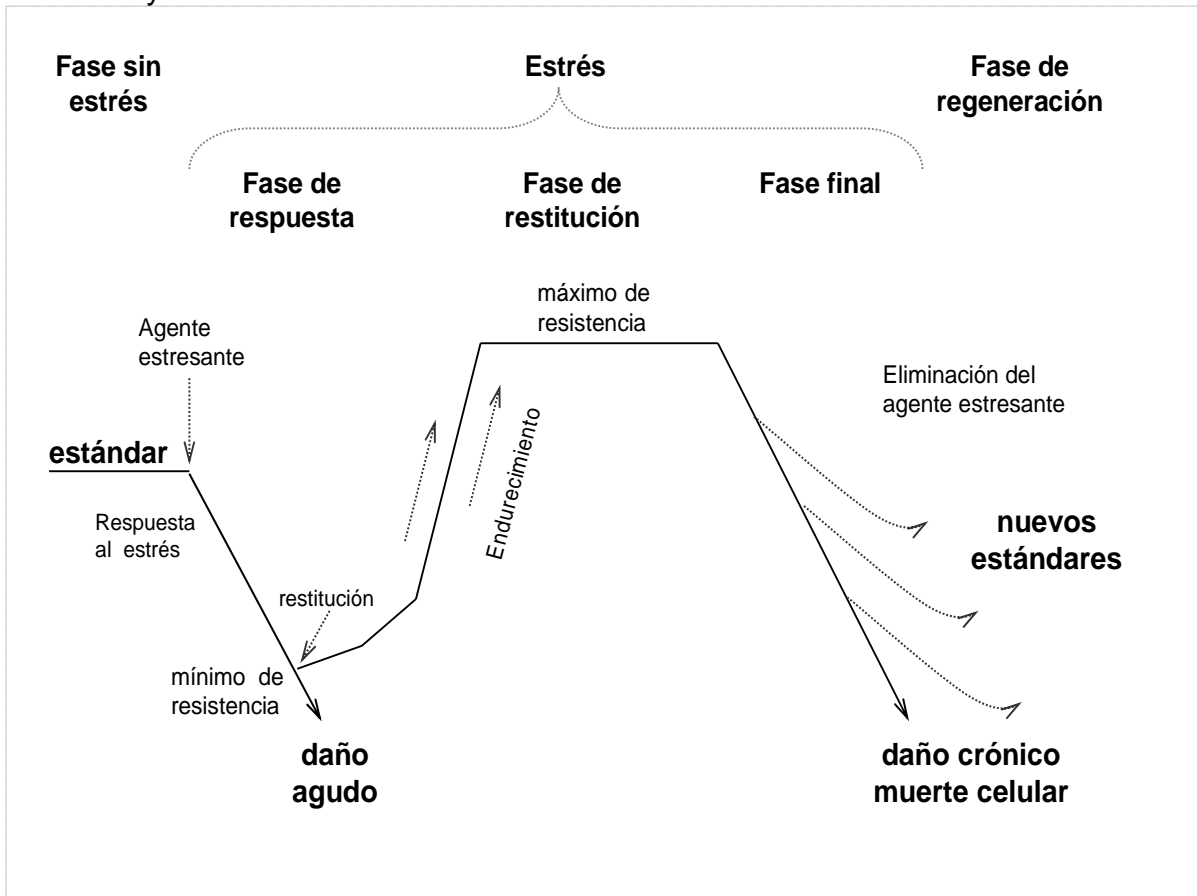


Figura 1. Secuencia de fases y respuestas inducidas en las plantas por la exposición a un agente estresante. Tomado y modificado de Reigosa *et al.*, 2004.

La respuesta al estrés conduce a una alteración tanto estructural como funcional de las plantas (Salisbury y Ross, 1994). De tal manera, que el tipo de respuesta está en función del tipo de estrés, su intensidad y su duración, así como del estadio de desarrollo y genotipo de la planta. Por lo tanto esta interacción “estrés-planta” determinará que la planta resista, evitando o tolerando el estrés, o bien, que no tolere y muera.

La resistencia al estrés no es un fenómeno simple, ni existe un solo mecanismo de resistencia ante cualquier tipo particular de estrés, ya que generalmente las plantas no están sujetas a un solo tipo de estrés (Bidwell, 1979).

El estrés hídrico

De todos los recursos que la planta necesita para crecer y desarrollarse, el agua es el más importante y limitante. El agua es el componente mayoritario de las plantas debido a que constituye el 90% del peso fresco en las especies herbáceas y más del 50% en las leñosas (Taiz y Zeiger, 2006). El estrés hídrico está asociado a los ambientes con baja pluviometría o con distribución irregular de lluvias (Azcón-Bieto y Talón, 2001).

Las plantas son capaces de absorber agua del suelo gracias al flujo que se establece en el sistema suelo-planta-atmósfera, y el ascenso de la raíz a las hojas es por los vasos del xilema. En dicho sistema el agua se mueve debido a diferencias en su estado termodinámico; el agua, no importando su estado físico, posee energía que puede ser utilizada para su movimiento en el suelo, en la planta o en la atmósfera (Buchanan *et al.*, 2000).

Puesto que el agua se difunde de mayor a menor concentración, las plantas sólo podrán absorber agua cuando su energía potencial, o potencial hídrico (Ψ_H) sea menor en las raíces que en el suelo (Ψ_H más negativo), y por lo tanto el movimiento del agua en la planta dependerá de un gradiente del Ψ_H a lo largo de ella (Buchanan *et al.*, 2000).

El estrés hídrico puede presentarse con distinta intensidad y duración, en consecuencia la respuesta de las plantas tendrá diferente carácter y magnitud. Por tanto, se han distinguido tres escalas de tiempo de acuerdo al tipo de respuesta (**Fig. 2**) (Lambers *et al.*, 1998):

- ✓ **Respuesta inmediata al estrés:** es una reducción rápida de uno o varios procesos fisiológicos y ocurre en una escala de tiempo desde segundos hasta días, tiempo en el cual las plantas resisten el estrés.
- ✓ **Aclimatación:** es el ajuste homeostático a través de cambios en la actividad o síntesis de nuevos constituyentes bioquímicos, que se origina por la resistencia que tiene la planta al estrés, la cual incrementará como resultado de dicho evento.
- ✓ **Adaptación.** Es una modificación heredable, es decir, se determina a nivel genético como resistencia adquirida a través de varias generaciones, y por lo tanto aumenta la probabilidad de que una planta sobreviva y se reproduzca en un ambiente particular.

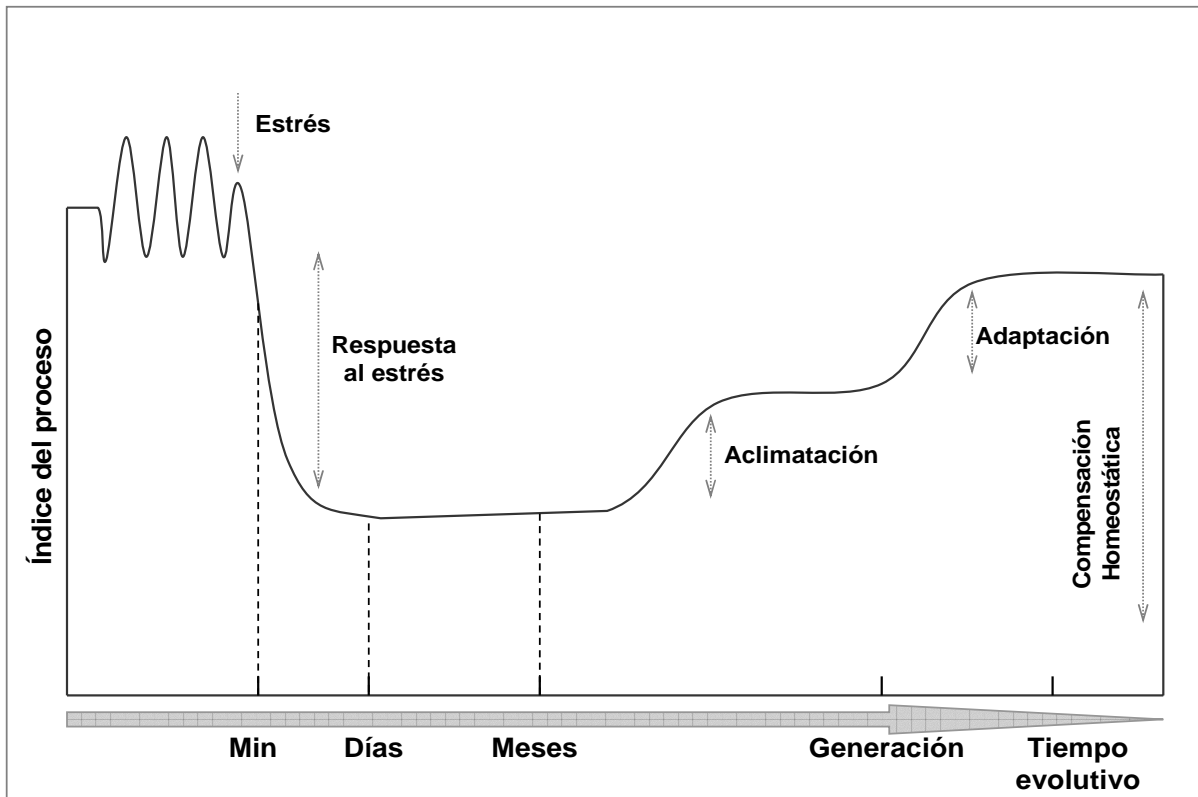


Figura 2. Tiempo típico de respuesta de la planta al estrés ambiental, modificado de Lamberts *et al.*, 1998.

El estrés hídrico es uno de los que más afectan a las cactáceas así como a otras plantas que se distribuyen en hábitats con escasez de agua, ya sea porque la precipitación se concentre en poco tiempo o porque tenga una distribución irregular.

La resistencia de las plantas al estrés hídrico puede clasificarse en tres categorías, sin embargo, ninguna de estas es excluyente ya que dependen de otros mecanismos para resolver la limitación de agua (Taiz y Zeiger, 2006):

1. **Las que posponen la desecación** (habilidad de mantener los tejidos hidratados).
2. **Las que toleran la desecación** (habilidad de mantener la actividad fisiológica aún cuando los tejidos están deshidratados).
3. **Las que evaden la sequía** completando su ciclo de vida durante la temporada de lluvias antes de que ocurra nuevamente una sequía.

Entre las plantas que posponen la desecación existen las ahorradoras y gastadoras de agua; las primeras preservan agua en sus tejidos para su posterior uso durante su ciclo de vida (como las cactáceas), mientras que las gastadoras de agua consumen demasiada, ya que desarrollan sistemas radiculares profundos como el mezquite (*Prosopis laevigata*) y la alfalfa (*Medicago sativa*), evitando la sequía. Las tolerantes enfrentan la sequía con algunos cambios fisiológicos, por

ejemplo, pierden las hojas, suspenden el crecimiento y entran en letargo. Las que evaden la sequía, son muchas plantas que no son suculentas del desierto que poseen otros mecanismos de adaptación para reducir la pérdida de agua, como los arbustos y otras plantas del desierto que tienen hojas pequeñas (Salisbury y Ross, 1994).

Las estrategias de las cactáceas para tolerar el estrés hídrico incluyen: reducción del tamaño de las superficies evapotranspirantes, reducción de las hojas hasta convertirlas en espinas y fotosíntesis de tipo metabolismo del ácido de las crasuláceas (CAM, por sus siglas en inglés: Crassulacean Acid Metabolism), que se realiza en las células corticales del tallo. El tallo se convierte así en un órgano de aspecto carnoso o suculento que almacena agua y tiene parénquima clorofílico. En general las plantas xerófitas también suelen presentar un tejido epidérmico formado por varios estratos celulares y cutículas muy gruesas; de esta forma consiguen reducir la pérdida de agua por transpiración cuticular, en particular las cactáceas poseen una epidermis monoestratificada y una cutícula poco gruesa. Además, los estomas se encuentran frecuentemente hundidos en cavidades de la superficie fotosintética o protegidos del ambiente árido externo por una densa trama de tricomas, es decir, en espacios con una elevada saturación de vapor de agua (Azcón-Bieto y Talón, 2001).

Efectos del estrés hídrico

La respuesta al estrés puede medirse en relación al crecimiento, acumulación de biomasa, o al proceso de asimilación primario, toma de CO₂ y minerales, los que están relacionados con el crecimiento total de la planta (Taiz y Zeiger, 2006).

Crecimiento

Uno de los primeros efectos del déficit hídrico se traduce en la reducción del crecimiento del tallo y de la raíz (Hopkins, 2004). Respecto al tallo, una característica importante en las cactáceas es mantener un mayor volumen para almacenar agua y una menor superficie evapotranspirante. De manera que se establece una relación superficie/volumen (S/V) en sus diferentes etapas de desarrollo. En el caso de los cactus globosos, la relación es más favorable que en los columnares porque en las primeras se alcanza el volumen máximo de almacenamiento de agua combinado con una superficie muy reducida proporcionalmente, lo cual les permite ser menos susceptibles a la deshidratación y tener cambios en la proporción superficie volumen menos drásticos (Porembski *et al.*, 1991). En plántulas, ésta relación es alta posterior a la germinación, pero conforme ésta crece, la S/V disminuye considerablemente (Altesor *et al.*, 1992), y conforme crecen hasta llegar a ser adultas el área del tallo tiende a ser constante (Mauseth, 2000). Por lo que un déficit hídrico severo provocará cambios en la relación, y si el volumen disminuye habrá mayor superficie expuesta a evapotranspiración.

Respecto a la raíz, Dubrovski y Gómez-Lomelí (2003) mencionan que en temporadas de sequía el Ψ_H del suelo puede ser bajo, lo cual provoca en las raíces un efecto de aceleración de su diferenciación, pero si continua disminuyendo hasta ser muy bajo, las raíces comienzan a perder agua ya que el Ψ_H de la planta es mayor. Nobel (1994) menciona que las plantas CAM necesitan menos tejidos en la raíz para absorber agua; aunque durante la sequía la tasa de pérdida de agua podría llegar a ser excesiva, las plantas CAM presentan, como un mecanismo de adaptación: 1) muerte de raíces, especialmente las raíces laterales más delgadas; 2) disminución de la conductividad hídrica debido al colapso parcial de las células del córtex por la deshidratación de las capas de la peridermis suberizada de la raíz cuando el período de sequía se prolonga. Dicho déficit, induce la entrada de aire en el xilema provocando un embolismo, interrumpiendo la conductividad del agua y, por tanto, su flujo en el xilema. Después de que las raíces se hidratan, el embolismo se revierte y pueden desarrollarse nuevas raíces y restaurarse la capacidad de captación de agua del sistema radical.

Sin embargo, Dubrovsky y Gómez-Lomelí (2003) mencionan que si durante la germinación de *Pachycereus pringlei*, en situaciones de estrés, se detiene el crecimiento de la raíz principal, aunque esta raíz comienza a generar raíces laterales pequeñas, que incrementan la superficie de la raíz para promover la captura de agua y solutos. Por lo tanto la formación de nuevas raíces laterales es un proceso para resistir el déficit hídrico durante la germinación.

Aguilar (1991) menciona que el engrosamiento y el crecimiento longitudinal y transversal de los cladodios de nopal (*Opuntia ficus-indica*) disminuye cuando las plantas permanecen por períodos prolongados en sequía, la coloración verde clara del cladodio cambió a verde oscura, se endurece y forma la capa cerosa en su superficie externa. Al agudizarse el déficit de agua en el suelo disminuye el crecimiento y el cladodio se colapsa debido a la traslocación del agua del tejido medular al tejido clorenquimático, con déficit más severo ocurre abscisión de órganos y cambio de la coloración verde oscura a amarillenta.

Así mismo, se ha reportado que la pérdida de agua de la planta durante la sequía está generalmente acompañada por diferentes cambios en las dimensiones externas del tallo de las cactáceas, además produce cambios en el metabolismo de los carbohidratos (Sutton *et al.*, 1981; Barcikowski y Nobel, 1984). Rosas (2002) reportó que en plántulas sometidas a estrés hídrico hay una reducción considerable del crecimiento e incremento de la relación S/V en *Echinocactus platyacanthus* y *Polaskia chichipe* a los 98 días de edad.

Hernández (2007) evaluó la respuesta germinativa a distintas calidades de luz y de temperatura de *E. platyacanthus*, las semillas fueron colectadas en los estado de Tehuacán (Puebla), Vizarrón (Querétaro) y Metztitlán (Hidalgo); y comparó las diferencias que existían entre las poblaciones. Reportó que la población de Vizarrón presentó los menores porcentajes de germinación en las distintas calidades de luz y en la oscuridad, además de una velocidades de germinación muy baja, no alcanzando el 50% de germinación, a diferencia de las

poblaciones de Tehuacán (30%) y Metztlán (60%) que en general presentaron porcentajes promedio muy parecidos. En cuanto a la respuesta en las diferentes temperaturas, observó que la población de Vizarrón presentó los menores porcentajes de germinación máximos, y sus mayores respuestas fueron a 30° y 35° C, mientras que la de Tehuacán los mayores porcentajes fueron a los 25° y 30° C y en la Metztlán 25° y 35° C. Cabe señalar que estas plantas fueron tomadas para realizar el presente trabajo (Ver Metodología).

Fotosíntesis

Aguilar y Peña (2006), observaron los cambios fisiológicos provocados en el nopal (*Opuntia ficus-indica*) en 3 tratamientos: sin estrés, estrés moderado y estrés severo y compararon su efecto en los niveles de clorofila, la fluorescencia inducida por la luz en la clorofila, la actividad de la fosfoenol-piruvato-carboxilasa (PEPCasa) y el transporte fotosintético de electrones. En las plantas bajo sequía severa (sin ningún riego en un período de 180 días) se redujo significativamente la concentración de clorofilas: en el clorénquima la clorofila *a+b* disminuyó en 42.3%, la clorofila *a* en 34.2% y la clorofila *b* 31.4%; en el parénquima, los decrementos fueron de 39.6%, 35.8% y 23.6%. La actividad de la PEPCasa disminuyó significativamente 19.6% en el tejido clorénquimático y 60% en el parenquimático; el transporte fotosintético de electrones se redujo en 29.5% en el tejido clorénquimático, mientras que en el parénquima aumentó 150%. La sequía redujo la fluorescencia de la clorofila tanto en el clorénquima como en el parénquima. En cambio, las características fisiológicas en plantas con sequía intermedia (dos riegos) se afectaron ligeramente.

El estrés hídrico puede generar la interrupción de fotosíntesis y de otros procesos metabólicos generando un daño en la planta, debido a la muerte celular (Barcikowski y Nobel, 1984). von Willert *et al.*, (1992) estudiaron la sequía en plantas CAM aplicando viento seco y altas temperaturas, durante un periodo corto las plantas generaron respuestas rápidas: la condición de estrés se presentó a cualquier hora del día o de la noche y duró varias horas o días; hubo reducción nocturna de la acumulación de ácido málico, entre 60 y 80% debido a la casi nula incorporación de CO₂ causada a su vez por una modificación de la actividad de la (PEPCasa) y por el cierre de estomas. Al mismo tiempo indujeron la pérdida paulatina de agua en el suelo para generar una sequía durante un período prolongado, con lo cual las plantas se adaptaron gradualmente al estrés con modificaciones bioquímicas y cambios morfológicos, como el cierre de los estomas, disminución de la acumulación de CO₂, caída de la actividad de la PEPCasa, reducción de la síntesis de ácido málico, detención en el crecimiento, reducción de la superficie foliar y traslocación de agua del tejido medular al tejido clorénquimático.

Rosas (2002) reportó que en plántulas de *Echinocactus platyacanthus* y *Polaskia chichipe* el estrés hídrico no modificó la tasa de intercambio de CO₂ y transpiratoria a los 98 días de edad, además no presentaron un comportamiento fotosintético C₃ o CAM definido sino una alternancia de ambos.

Fotosíntesis CAM (Metabolismo Ácido de las Crasuláceas)

En las zonas áridas las condiciones ambientales son muy severas debido a la baja precipitación que reciben y/o su distribución irregular, para contrarrestar dichas condiciones, las cactáceas utilizan una vía fotosintética CAM. Dicha vía tiene una importancia ecofisiológica, ya que los estomas fijan el CO₂ durante la noche, tiempo en el cual la temperatura es muy baja y la humedad relativamente es mayor, evitando así la pérdida de agua por transpiración (Cushman y Bohnert, 1997; Lüttge, 2004).

El metabolismo CAM fue descrito por primera vez en una especie de la familia Crassulaceae (Cushman, 2001), actualmente se conoce que ocurre en aproximadamente el 7% de las plantas vasculares, desde pteridofitas, hasta angiospermas, en este último grupo tanto en dicotiledóneas como en monocotiledóneas, abarcando 33 familias y 328 géneros (Cushman, 2001; Winter y Smith, 1996 citado por Geydan y Melgarejo, 2005).

Este tipo de fotosíntesis, es un mecanismo concentrador de CO₂ en el sitio de la Rubisco (Ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa) y ahorrador de agua (**Fig. 3**) que se presenta generalmente en plantas con características anatómicas que reducen la pérdida de agua como baja relación superficie/volumen y baja frecuencia estomática y comprende 4 fases (Taiz y Zeiger, 2006) (**Fig. 4**):

Fase I. Asimilación nocturna de CO₂ vía apertura estomática, el cual es fijado en el fosfoenol pirúvico (PEP) con participación de la enzima fosfoenol-piruvato-carboxilasa (PEPCasa) dando lugar a la formación de ácidos orgánicos (aspártico y principalmente málico) que se acumula en la vacuola. En este periodo hay una disminución de azúcares.

Fase II. Asimilación de CO₂ durante el amanecer por la apertura fotoactiva de los estomas.

Fase III. Removilización diurna de los ácidos orgánicos almacenados en la vacuola, que se descarboxilan fijándose el carbono, más el que se pudo haber absorbido en la fase II, vía ciclo de Calvin-Benson, por lo que disminuye la concentración de ácidos orgánicos y aumenta la de azúcares.

Fase IV. En el atardecer se puede reiniciar la absorción de CO₂ cuando se ha agotado el proveniente de la descarboxilación de los ácidos orgánicos, siempre y cuando los estomas se abran, y se inicia de nuevo el ciclo de su fijación vía PEP.

Las fases II y IV responden de manera sensible a parámetros ambientales adversos, como una sequía prolongada y por tanto no ocurre apertura estomática (Cushman, 2001; Lüttge, 2004 y Geydan y Melgarejo, 2005).

Debido a la apertura nocturna de los estomas y su cierre durante la mayor parte de la fase diurna, las plantas CAM no sólo concentran CO_2 , sino que ahorran agua, de la cual hay una pérdida mínima. Por otra parte, la característica de la PEPCasa de no tener afinidad por el O_2 , al contrario de la Rubisco, determina que la fotorrespiración sea mínima o nula. Estas plantas poseen tasas de eficiencia del uso del agua (WUE por sus siglas en inglés) cinco a diez veces más altas que las plantas C_4 , que también tienen mecanismo concentrador de CO_2 , lo cual resulta una ventaja competitiva en ambientes en la que el agua es el factor limitante, como en los desiertos (Han y Felker, 1997; Cushman, 2001). Ya que la adaptación a la sequía es una tendencia principal en la evolución de las suculentas, la WUE tiene prioridad sobre la optimización de la asimilación de carbono y flujos físicos de energía (von Willert *et al.*, 1992). En las cactáceas, la eliminación de hojas funcionales y desarrollo de tejidos externos altamente engrosados evita la pérdida de agua, pero consecuentemente se reduce la superficie fotosintética, y el crecimiento es lento (Boke, 1980).

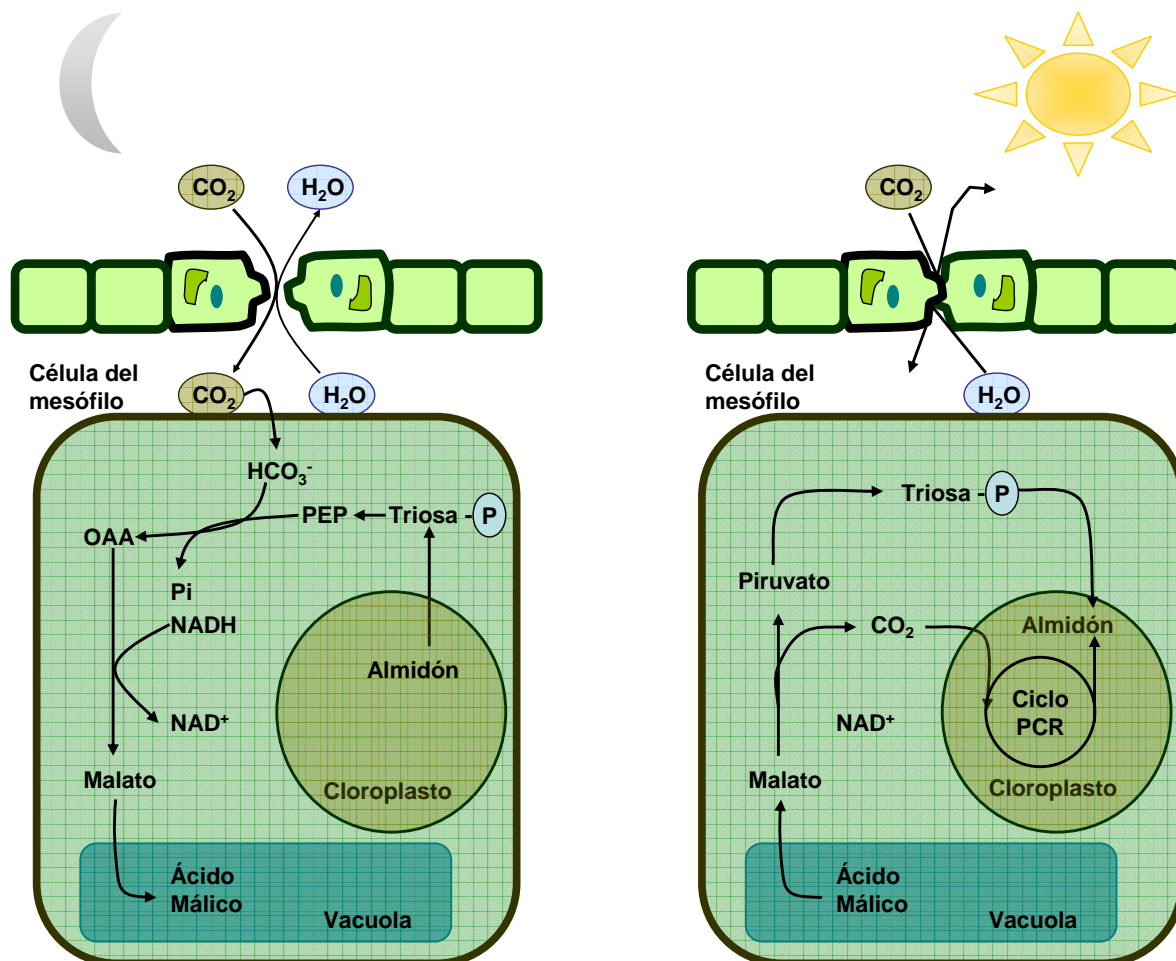


Figura 3. Ciclo del Metabolismo Ácido de las Crasuláceas. La alternancia de la fijación nocturna del CO_2 , vía PEPC, y almacenamiento en forma de ácidos orgánicos en la vacuola y su posterior descarboxilación para su reducción vía ciclo de Calvin-Benson durante el día, ocurren en la misma célula (Tomado y modificado de Hopkins *et al.*, 2004). Nota: PCR = Ciclo de Reducción del Carbono (Ciclo de Calvin).

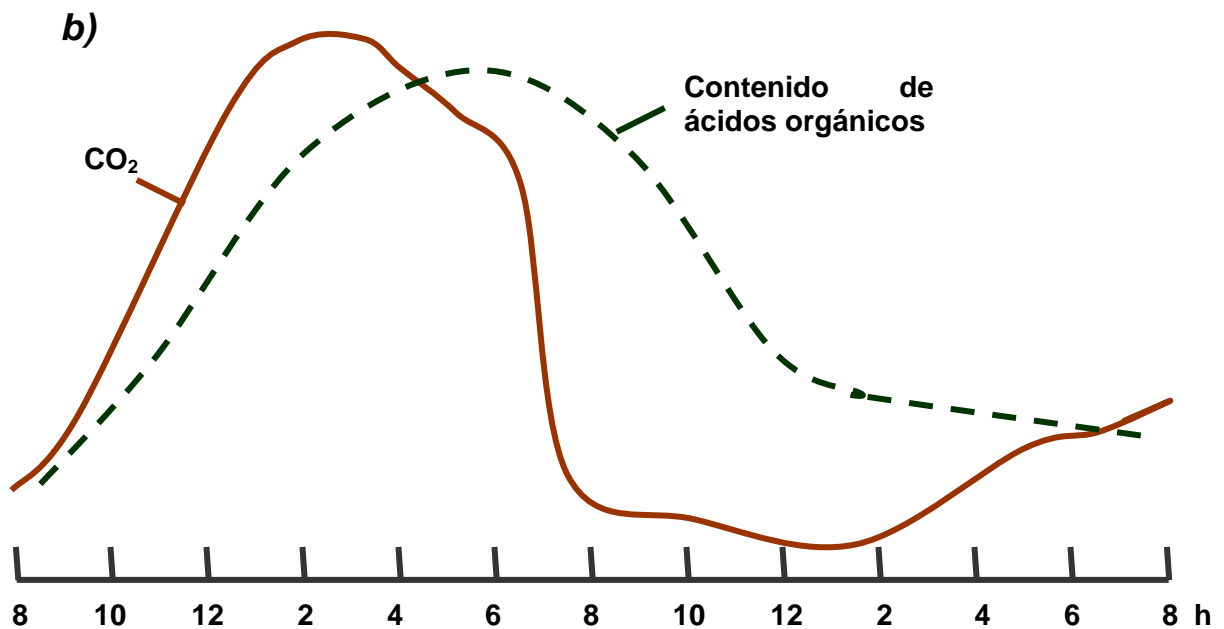
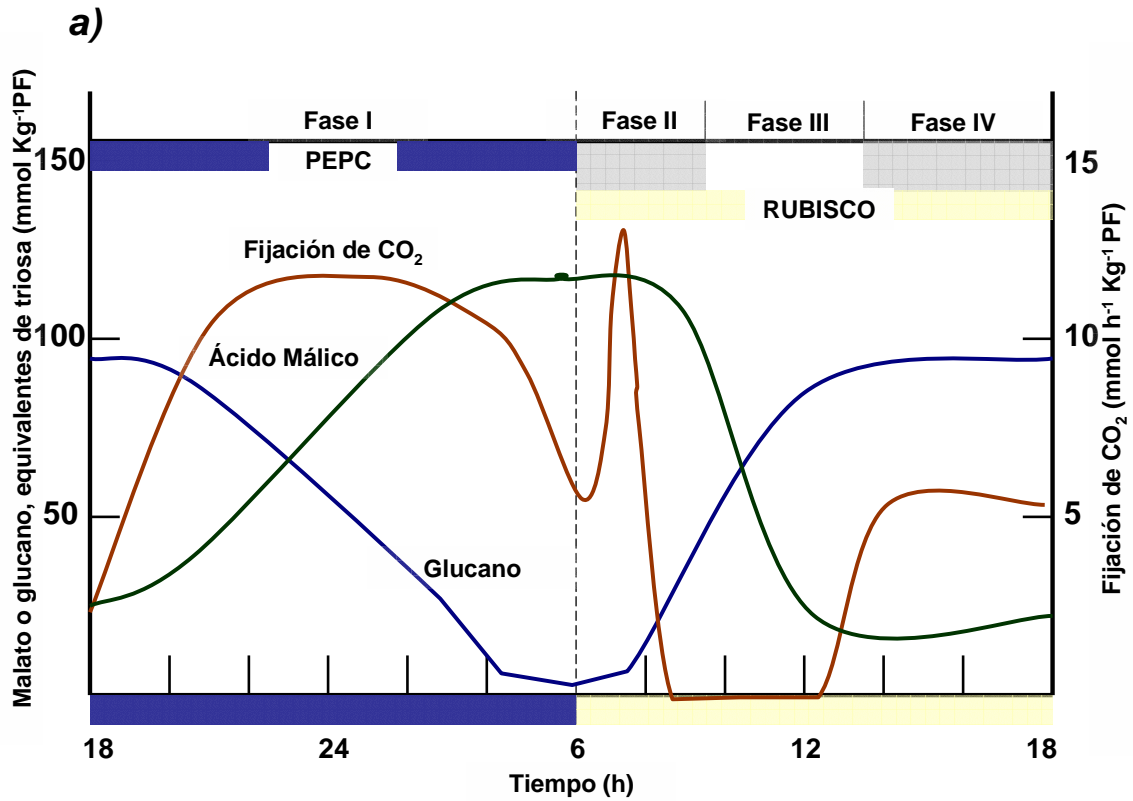


Figura 4. **a)** Fases generales del metabolismo CAM durante el ciclo día-noche que se lleva a cabo en las células del mesófilo; **b)** Ampliación de las curvas de asimilación nocturna del CO_2 y contenido de ácidos orgánicos durante la noche y el día en un período de 24 h (Tomado y modificado de **a)** Cushman y Bohnert, 1997; **b)** Hopkins, 2004).

Las fases descritas para el metabolismo CAM son generales y existe una gama de comportamientos que describen la flexibilidad de este mecanismo que va desde extremos en los que la planta no fija CO₂ en 24 horas, hasta su asimilación continua durante el mismo periodo. Esta plasticidad se encuentra íntimamente ligada al medio ambiente, y puede ser modificada o perturbada por la temperatura, la intensidad de luz, el estatus nutricional, la humedad ambiental relativa y la disponibilidad de agua (Geydan y Melgarejo, 2005; Taiz y Zeiger, 2006). Se reconocen los siguientes tipos de CAM:

- a) **CAM obligado:** la captura de CO₂ ocurre predominantemente en la fase I con alguna toma en la fase II y fase IV (dependiendo del estatus hídrico) y una gran fluctuación de ácidos orgánicos de cuatro carbonos (Dodd *et al.*, 2002; Lüttge, 2004).
- b) **CAM alternativo:** representa la mayor plasticidad en la expresión de CAM ya que las plantas pueden tener alternancia C₃-CAM, al poseer una capacidad inherente de inducir CAM dependiendo de los factores medioambientales presentes (Dodd *et al.*, 2002). Por ejemplo en la especie *Mesembryanthemum crystallinum* el cambio de C₃ a CAM se observa cuando se induce estrés hídrico u osmótico (Geydan y Melgarejo, 2005).
- c) **“CAM-cíclico”:** en este caso las plantas llevan a cabo la toma diurna de CO₂ durante las primeras horas del día y refijación nocturna de CO₂ respiratorio, acompañado por una pequeña fluctuación de ácidos orgánicos de cuatro carbonos.
- d) **“CAM inútil”:** bajo condiciones de estrés hídrico severo algunas especies mantienen los estomas cerrados día y noche previniendo la captura de CO₂ y la pérdida de agua, mostrándose todavía pequeñas fluctuaciones de ácidos de cuatro carbonos, debido a la fijación de CO₂ respiratorio. Por lo tanto, la inducción de CAM es considerada como una respuesta al estrés que mantiene un balance positivo del carbono (Dodd *et al.*, 2002).

Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes (2000) mencionan que las cactáceas tienen metabolismo CAM, sin embargo existe muy poca información acerca de cómo y cuándo las plantas pasan de ser C₃ a CAM. Al respecto, Altesor *et al.*, (1992) mencionan que las plántulas de la subfamilia Cactoideae tienen un metabolismo C₃ cuando germinan y que conforme avanza el crecimiento, entre los 70 y 140 días de edad pasan a CAM. Por su parte, Rosas (2002) reportó que *E. platyacanthus* no presenta un comportamiento fotosintético C₃ o CAM definido, sino una alternancia de ambos hasta los 98 días de edad.

Descripción y distribución de *Echinocactus platyacanthus* Link y Otto

Echinocactus platyacanthus pertenece a la familia *Cactaceae*, subfamilia *Cactoideae*, tribu *Cacteae*, género *Echinocactus*. Es una planta con tallos globosos, mide de 0.5 a 3 m de altura y hasta 2.5 m de diámetro con epidermis color verde claro (**Figs. 5 y 6**). Ápice hundido con lana amarillenta. Costillas gruesas y duras cuyo número aumenta con la edad, de 5 a 8 en las formas juveniles hasta alrededor de 60 en las formas columnares viejas.

Aréolas grandes, espinas de color amarillento con tintes rojizos, pasando a grisáceas con la edad. Espinas radiales de 3 a 4, de 8 a 16 mm de longitud, rígidas anuladas. Espinas centrales de 1 a 3, a veces 4, de 3 cm de longitud. Flores que emergen entre la lana del ápice, diurnas, de 5 a 7 cm de diámetro, de color amarillo.

Frutos secos elípticos, de 3 cm de longitud, amarillentos, portando escamas, lana y pelos (**Fig. 7**). Las semillas negras, obovoides, de 2.5 mm de longitud, numerosas, con testa reticulada. Se le conoce como “*biznaga de dulce*”, “*biznaga gigante*”, “*biznaga tonel grande*” (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Scheinvar, 2004)



Figura 5. Planta adulta de *E. platyacanthus*.



Figura 6. Planta juvenil de *E. platyacanthus*



Figura 7. Flores de *E. platyacanthus*

E. platyacanthus es endémica de México y se localiza en los estados de Coahuila, Guanajuato, Hidalgo, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Zacatecas (Guzmán *et al.*, 2003) (**Fig. 8**).



Figura 8. Distribución de *Echinocactus platyacanthus* Link y Otto. (Tomado y modificado de Guzmán *et al.*, 2003).

Justificación

Las plantas que viven en zonas áridas, como las cactáceas, presentan características que les permiten sobrevivir y reproducirse en dichos ambientes donde el principal tipo de estrés es el hídrico. Por tal motivo es importante evaluar el efecto de dicho estrés en la fisiología y crecimiento de especies que se encuentran en peligro de desaparecer, como es el caso de *Echinocactus platyacanthus*; catalogada bajo protección especial por la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT, 2002), lo que permitirán interpretar las adaptaciones de las cactáceas desde un punto de vista ecofisiológico.

Objetivos

General

- Estudiar, en condiciones de invernadero, el efecto del estrés hídrico en la fisiología (crecimiento y fotosíntesis) de plantas juveniles de *Echinocactus platyacanthus* Link y Otto procedentes de tres poblaciones: Tehuacán (Puebla), Vizarrón (Querétaro) y Metztlán (Hidalgo), México; así como definir si hay diferencias en la respuesta al estrés entre las poblaciones estudiadas.

Particulares

- Evaluar en cada una las tres poblaciones el efecto del estrés hídrico en:
 - 1) Crecimiento: longitud, diámetro, relación Superficie/Volumen, número de aréolas y relación Raíz/Tallo.
 - 2) Concentración de ácido málico.
 - 3) Concentración de pigmentos fotosintéticos.

Hipótesis

Ho: El estrés hídrico no afecta los caracteres morfológicos o fisiológicos en ninguna de las tres poblaciones

Ha: Al menos una población presenta una respuesta diferente al efecto del estrés hídrico en algún caracter morfológico o fisiológico.

Metodología

☀ Procedencia de las plántulas de *Echinocactus platyacanthus*

Las plántulas se obtuvieron a partir de semillas germinadas que fueron colectadas en la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán (Puebla y Oaxaca), Vizarrón (Querétaro) y en la Reserva de la Biosfera “Barranca de Metztitlán” (Hidalgo) por Hernández Aguilar Alejandra en 2001, Rosas López Ulises 2001 y López Escamilla Ana Laura en 2002.

☀ Germinación de las semillas de *Echinocactus platyacanthus*

La germinación de las semillas colectadas de las tres poblaciones fue realizada por Hernández (2007), quién en junio del 2003 las sometió a las siguientes condiciones: siembra en sustrato agua-agar 1% en cajas Petri a diferentes tratamientos de calidad de luz (Blanca, Roja, Roja Lejana y Oscuridad) y temperatura constante (15°, 20°, 25°, 30° y 35° C); las cajas Petri se colocaron en cámaras de ambiente controlado Biotronette 844 (Lab-line Instruments) con fotoperiodo 12/12 h en el Laboratorio de Ecofisiología Tropical del Instituto de Ecología de la UNAM.

Las plántulas obtenidas de dicho estudio fueron transplantadas a charolas de plástico con sustrato tierra-tepojal (2:1) y se mantuvieron con riego a capacidad de campo en el invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM, hasta el inicio del presente estudio. Las condiciones del invernadero tuvieron iluminación difusa y una temperatura de entre 10° y 36 °C, rango que se debe en gran parte a las condiciones climáticas del ambiente externo al invernadero.

☀ Tratamiento de estrés hídrico

De las plantas juveniles que se mantuvieron en el invernadero, con riego, se seleccionaron, en noviembre del 2004, 500 individuos de 1.5 años de edad, fecha en la cual se tomaron las mediciones iniciales de crecimiento. El tratamiento de estrés comenzó en diciembre, mes a partir del cual las plantas ya no fueron regadas; por lo tanto los tratamientos fueron: control (riego semanal) y estrés (sin riego durante 181 días). En la **Tabla 2** se indica la distribución de los tratamientos y el número de individuos por población, y en la **Fig. 9** se presentan las imágenes de las plantas con y sin riego a los 90 días de tratamiento. En el **Esquema 1** se presenta el resumen de la metodología aplicada.

Tabla 2. Distribución de individuos por población y tratamientos

	Tratamiento de estrés hídrico		
	Total de individuos	Individuos Control	Individuos Con Estrés
Tehuacán	160	80	80
Vizarrón	140	70	70
Metztitlán	200	100	100

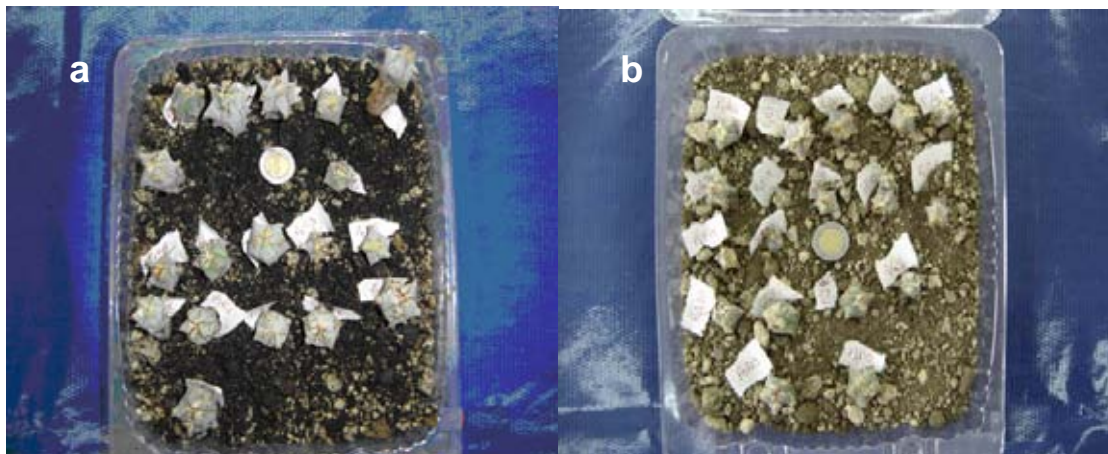


Figura 9. Plantas juveniles de *E. platyacanthus*: a) Tratamiento control (riego semanal) y b) Tratamiento con estrés (181 días sin riego).

☀ **Medición del crecimiento**

Las mediciones de crecimiento se realizaron mensualmente entre noviembre del 2004 a mayo del 2005, los parámetros medidos fueron los siguientes:

- ☀ Longitud del tallo: de la base al ápice (flexómetro)
- ☀ Diámetro del tallo: en la parte media del mismo (vernier digital) (**Fig. 10**)

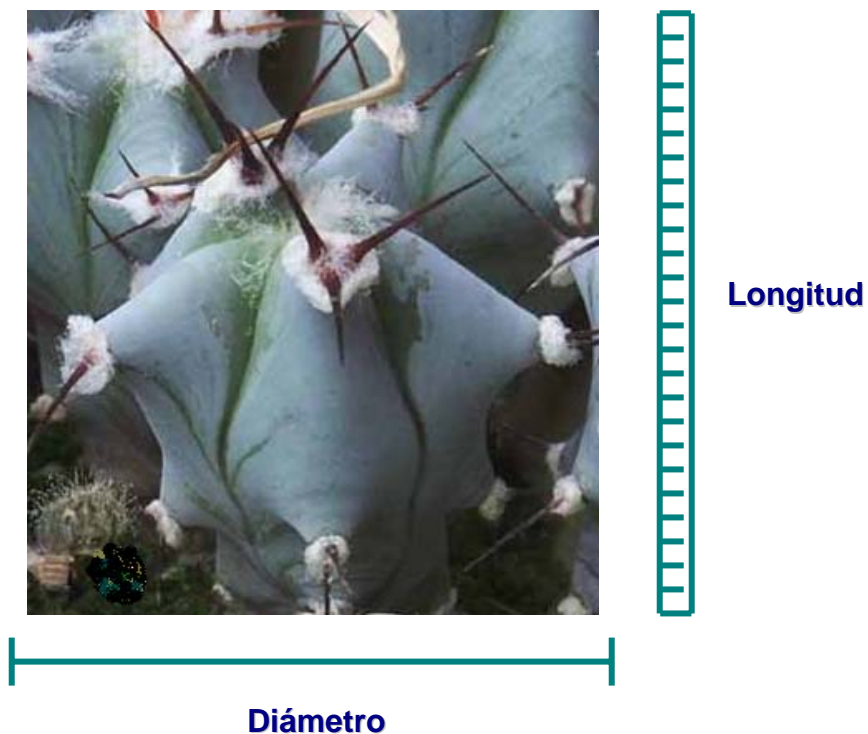


Figura 10. Medición del crecimiento (longitud y diámetro) de las plantas de *E. platyacanthus*.

☀ Relación Superficie/Volumen (S/V)

El cálculo más sencillo para conocer las dimensiones de una plántula de cactáceas fue propuesta por Mauseth (2000), al considerar a los cactus como cilindros, por lo que la determinación de la relación entre el perímetro y el área de una sección transversal del cactus, es igual al de la relación superficie/volumen (Fig.11).

Con los datos obtenidos de las mediciones anteriores se calculó la superficie y volumen de las plántulas por población y por tratamientos, considerando que las plántulas tienen una forma cilíndrica:

$$S = 2 \pi r L$$

Donde S = superficie
2 = constante
 $\pi = 3.1416$
r = radio
L = longitud

$$V = \pi r^2 L$$

Donde V = Volumen
 $\pi = 3.1416$
r = radio
L = longitud

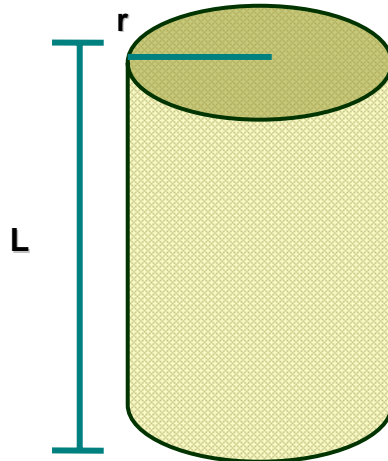


Figura 11. Relación de los parámetros para el cálculo de la relación S/V

La relación superficie/volumen de las plántulas (S/V) se calculó empleando la siguiente fórmula:

$$S/V = 2 \pi r L / \pi r^2 L$$

☀ Número de aréolas

Se realizó el conteo del número de aréolas presentes en los tallos de las plantas juveniles por poblaciones (**Fig. 12**).



Figura 12. Conteo de aréolas por tallo

☀ Biomasa: relación Raíz/Tallo

De cada población y tratamiento se seleccionaron al azar 5 individuos los meses de diciembre 2004, febrero y junio del 2005, a los cuales se les separó el tallo y las raíces (**Fig. 13**), se pesaron en una balanza analítica, se pusieron a secar en una estufa a 50°C hasta que se alcanzara peso constante. Se determinó la diferencia entre peso fresco y peso seco.

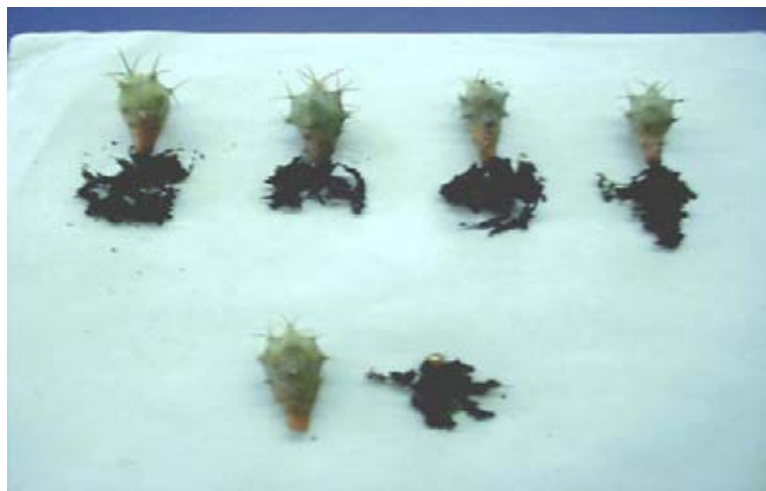


Figura 13. Corte en la base de los tallos para obtener la relación Raíz/Tallo de las plantas de *E. platyacanthus*.

☀ Mediciones fisiológicas

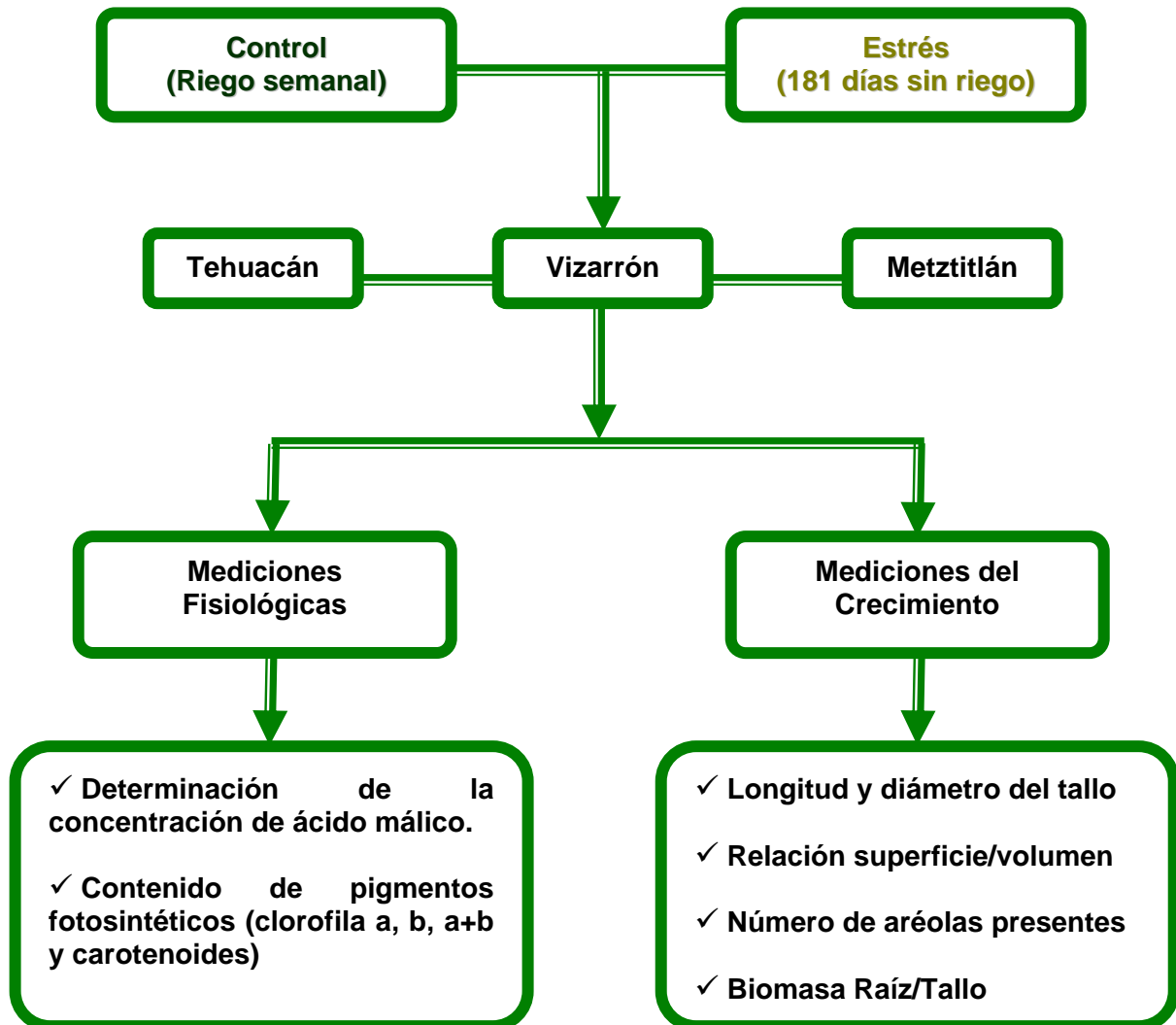
Con el material colectado en diciembre 2004, febrero y junio del 2005 se realizaron las siguientes determinaciones:

- ☀ Concentración de ácido málico en 4 tiempos: de 4 a 8 am, 12 a 14 pm, 18 a 20 pm y a las 22 pm de acuerdo a la metodología de Rodés y Collazo (2006) **(Apéndice1)**.
- ☀ Contenido de pigmentos fotosintéticos: Clorofilas a, b, a+b y carotenoides de acuerdo a la metodología de Rodés y Collazo (2006) **(Apéndice1)**.

☀ Análisis de los resultados

Los resultados se sometieron a un análisis estadístico ANOVA y cuando hubo diferencias significativas se aplicó la prueba de Fisher. Se utilizó el paquete estadístico Statview 4.57 (1996).

Esquema 1. Diagrama de flujo de la metodología general



Resultados

☀ Medición del crecimiento

Longitud del tallo

Se registraron diferencias significativas entre las plantas control y las del tratamiento con estrés ($F= 380.366$, $p< 0.0001$). En cada población la diferencia entre tratamientos tuvo un efecto significativo a partir de diferentes meses, Enero para Tehuacán ($p< 0.0001$), Febrero para Vizarrón ($p< 0.0001$) y Diciembre para Metztlán ($p< 0.0001$) (**Gráfica 1**).

Las plantas del tratamiento control de las tres poblaciones crecieron en todo el periodo de estudio; las de Vizarrón presentaron las tallas más pequeñas en comparación con las Tehuacán y Metztlán ($p< 0.0001$); el incremento en longitud se inició a partir de Diciembre; los valores de ANOVA para cada población fueron: Tehuacán ($F= 49.488$; $p= 0.0057$), Vizarrón ($F= 32.141$; $p= 0.0159$) y Metztlán ($F= 271.553$; $p= 0.0002$).

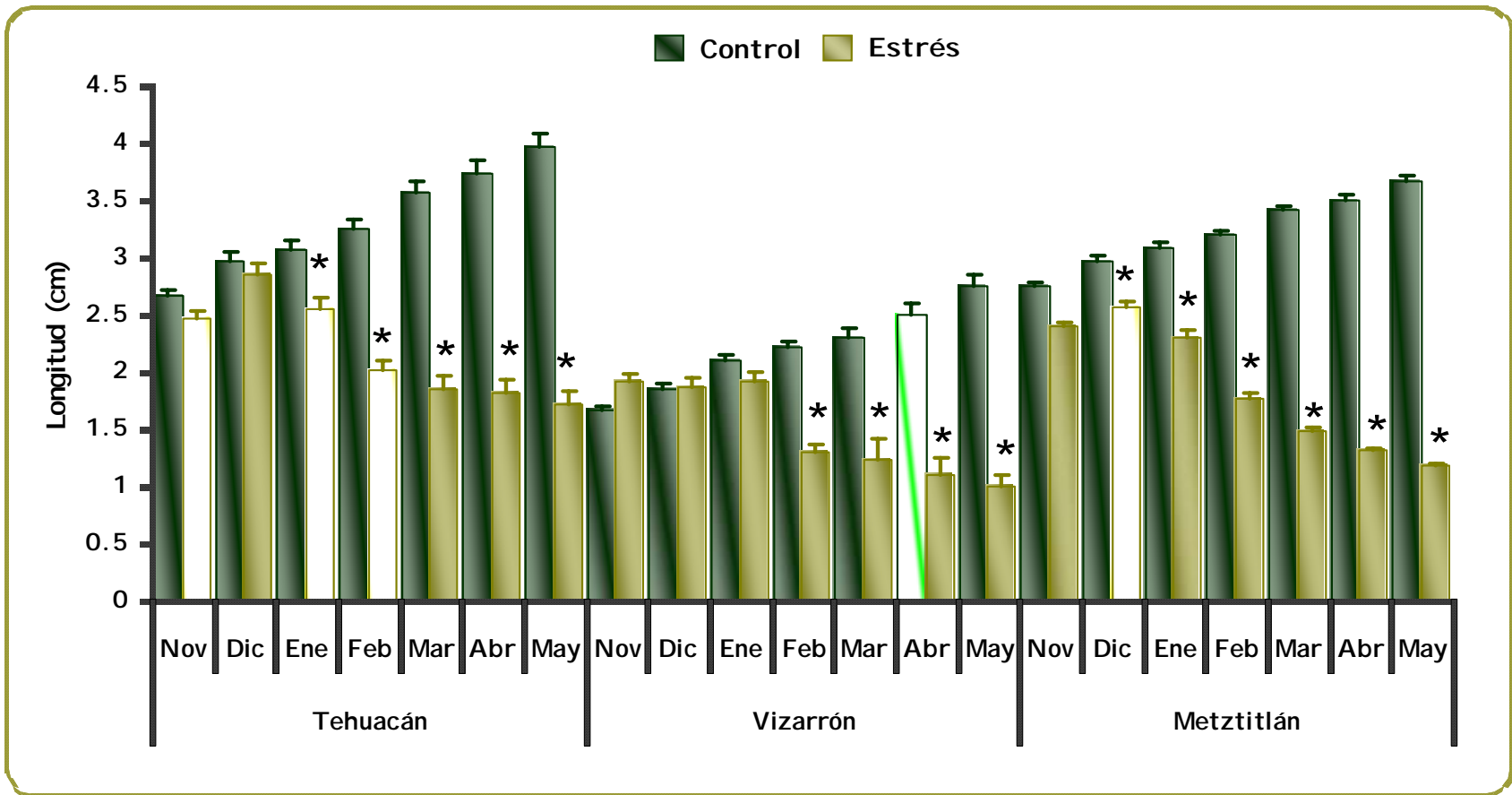
Por otra parte, en el tratamiento con estrés se observó en las tres poblaciones un decremento significativo en la longitud de los tallos respecto al control, pero la afectación fue de diferente magnitud entre las poblaciones y comenzó a partir de los dos meses de sequía (Febrero) ($p< 0.0001$); entre meses las diferencias para cada población fueron: Tehuacán ($F= 49.488$; $p< 0.0001$), Vizarrón ($F= 32.141$; $p< 0.0001$) y Metztlán ($F= 271.553$; $p< 0.0001$).

Diámetro del tallo

Se registraron diferencias significativas entre las plantas control y las del tratamiento con estrés ($F= 457.241$; $p< 0.0001$). En cada población la diferencia entre tratamientos tuvo un efecto significativo a partir del mes de Diciembre para las poblaciones de Tehuacán y Metztlán ($p< 0.0001$) y Enero para Vizarrón ($p= 0.0294$) (**Gráfica 2**).

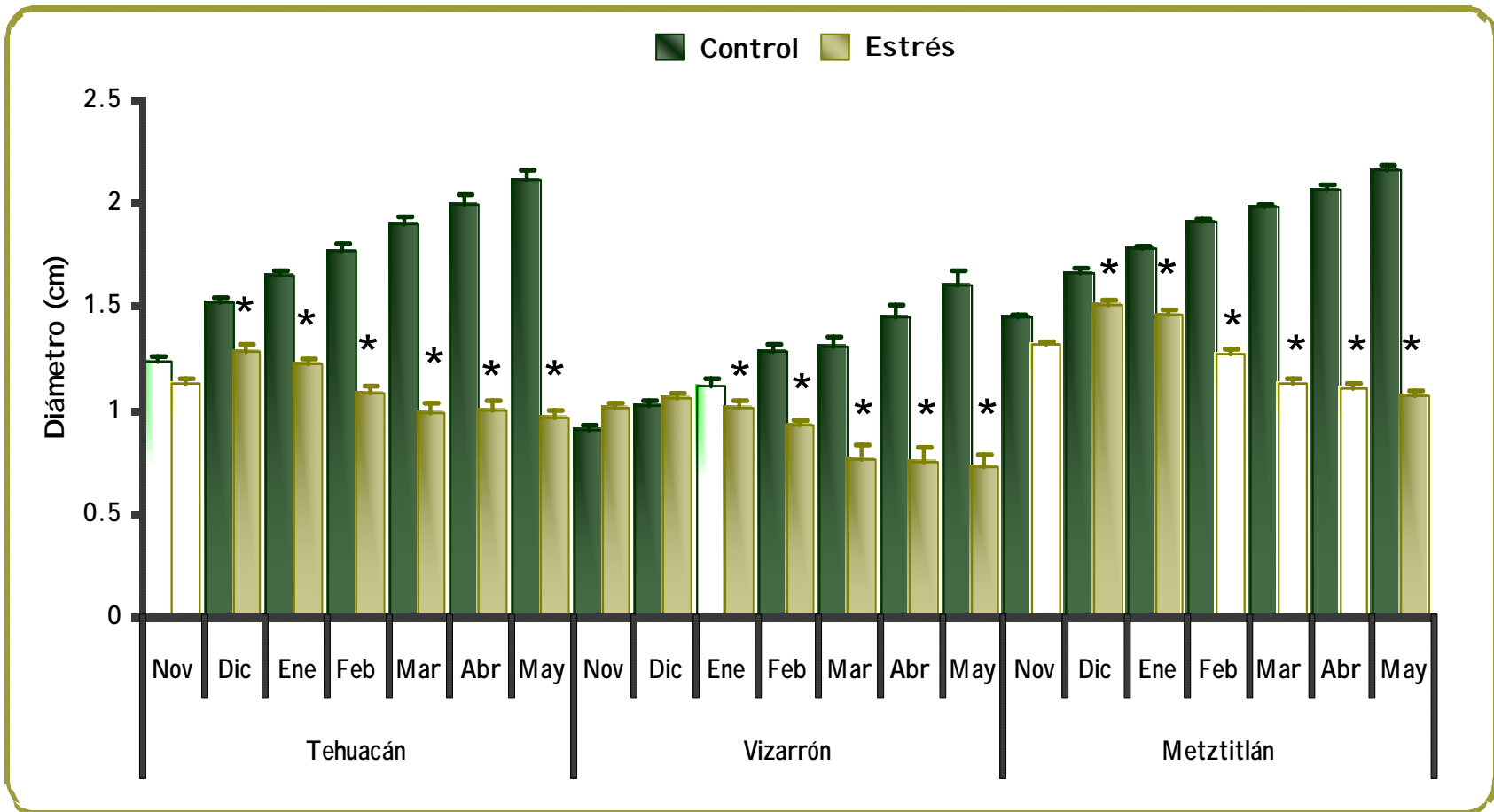
Las plantas del tratamiento control de las tres poblaciones presentaron un crecimiento significativo, el cual fue diferente entre éstas; la población de Vizarrón presentó un diámetro menor en comparación con Tehuacán y Metztlán. El crecimiento comenzó a partir de Diciembre, los valores de ANOVA para cada población fueron: Tehuacán ($F= 122.465$; $p< 0.0001$), Vizarrón ($F= 37.110$; $p= 0.0038$) y Metztlán ($F= 226.557$; $p< 0.0001$).

En el tratamiento con estrés el diámetro disminuyó significativamente en las tres poblaciones, el tratamiento las afectó con diferente intensidad. El efecto comenzó a partir de los 3 meses de sequía (Marzo), los valores de ANOVA para cada población fueron los siguientes: Tehuacán ($F= 122.465$; $p= 0.0025$), Vizarrón ($F= 37.110$; $p= 0.0009$) y Metztlán ($F= 226.557$; $p< 0.0001$).



Gráfica 1. Longitud del tallo de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos a través del tiempo; control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). El asterisco negro indica diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre los dos tratamientos a través del tiempo en cada población. En la parte inferior se presentan las diferencias entre poblaciones para cada tratamiento (letras diferentes indican diferencias significativas, $p < 0.0001$).

□ Control	Tehuacán	(a)	□ Estrés	Tehuacán	(a)
	Vizarrón	(b)		Vizarrón	(b)
	Metztlán	(a)		Metztlán	(c)



Gráfica 2. Diámetro del tallo de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos a través del tiempo; control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). El asterisco negro indica diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre los dos tratamientos a través del tiempo en cada población. En la parte inferior se presentan las diferencias entre poblaciones para cada tratamiento (letras diferentes indican diferencias significativas, $p < 0.0001$).

Control	Tehuacán (a)	Estrés	Tehuacán (a)
	Vizarrón (b)		Vizarrón (b)
	Metztlán (c)		Metztlán (c)

Superficie del tallo

Se registraron diferencias significativas entre las plantas control y las del tratamiento con estrés ($F= 468.658$; $p< 0.0001$). En cada población la diferencia entre tratamientos tuvo un efecto significativo a partir del mes de Diciembre para las poblaciones de Tehuacán ($p= 0.0017$) y Metztlán ($p< 0.0001$) y Enero para Vizarrón ($p= 0.0378$) (**Gráfica 3**).

Las plantas del tratamiento control de las tres poblaciones mostraron un incremento significativo en la superficie, el cual fue diferente entre ellas; la de Vizarrón presentó una superficie menor en comparación con las de Tehuacán y Metztlán ($p< 0.0001$). El incremento se generó a partir del mes de Diciembre, los valores de ANOVA para cada población fueron: Tehuacán ($F= 105.575$; $p< 0.0001$), Vizarrón ($F= 40.068$; $p= 0.0126$) y Metztlán ($F= 328.358$; $p< 0.0001$).

En el tratamiento con estrés se observó en las tres poblaciones un decremento significativo en la superficie de los tallos, el cual afectó con mayor intensidad a las poblaciones de Tehuacán y Metztlán. Dicho efecto comenzó a ser evidente a partir de los dos meses de sequía (Febrero), los valores de ANOVA para cada población fueron los siguientes: Tehuacán ($F= 105.575$; $p= 0.0138$), Vizarrón ($F= 40.068$; $p= 0.0002$) y Metztlán ($F= 328.358$; $p< 0.0001$).

Volumen del tallo

Se registraron diferencias significativas entre las plantas control y las del tratamiento con estrés ($F= 126.759$; $p< 0.0001$). En cada población la diferencia entre tratamientos tuvo un efecto significativo a partir del mes de Diciembre en las poblaciones de Tehuacán ($p= 0.0006$) y Metztlán ($p< 0.0001$) y Febrero en Vizarrón ($p< 0.0001$) (**Gráfica 4**).

Las plantas del tratamiento control de las tres poblaciones presentaron un incremento significativo en el volumen, el cual fue diferente entre las poblaciones; la de Tehuacán presentó el mayor volumen y la de Vizarrón el menor. Este incremento se generó a partir del mes de Diciembre, los valores de ANOVA en cada población fueron los siguientes: Tehuacán ($F= 119.564$; $p< 0.0001$) y Metztlán ($F= 292.492$; $p< 0.0001$); y a partir del mes de Enero en la población de Vizarrón ($F= 37.142$; $p< 0.0001$).

En el tratamiento con estrés se observó en las tres poblaciones un decremento del volumen de los tallos, siendo diferente significativamente sólo entre las poblaciones de Vizarrón y Metztlán ($F= 126.759$; $p= 0.0174$) a los 5 meses de sequía (Mayo), los valores de ANOVA en cada población fueron los siguientes: Tehuacán ($F= 119.564$; $p= 0.0212$); y a partir de los dos meses de sequía (Febrero) para las poblaciones de Vizarrón ($F= 37.142$; $p= 0.0305$) y Metztlán ($F= 292.4292$; $p= 0.0005$).

Relación S/V del tallo

Se registraron diferencias significativas entre las plantas control y las del tratamiento con estrés ($F= 355.252$; $p< 0.0001$). En cada población la diferencia entre tratamientos tuvo un efecto significativo, a partir del mes de Diciembre para las poblaciones de Tehuacán ($p< 0.0001$) y Metztitlán ($p= 0.0004$) y en Febrero para Vizarrón ($p< 0.0001$) (**Gráfica 5**). Recordemos que la relación S/V está en función de la longitud y el diámetro del tallo.

Las plantas de las tres poblaciones del tratamiento control tuvieron una reducción de la relación S/V a través del tiempo, la cual fue diferente entre ellas; la de Vizarrón presentó una mayor relación y en comparación a las de Tehuacán y Metztitlán. La disminución de la relación S/V comenzó a partir del mes de Diciembre, los valores de ANOVA para cada población fueron: Tehuacán ($F= 73.646$; $p< 0.0001$); Vizarrón ($F= 33.887$; $p= 0.0002$) y Metztitlán ($F= 135.958$; $p< 0.0001$).

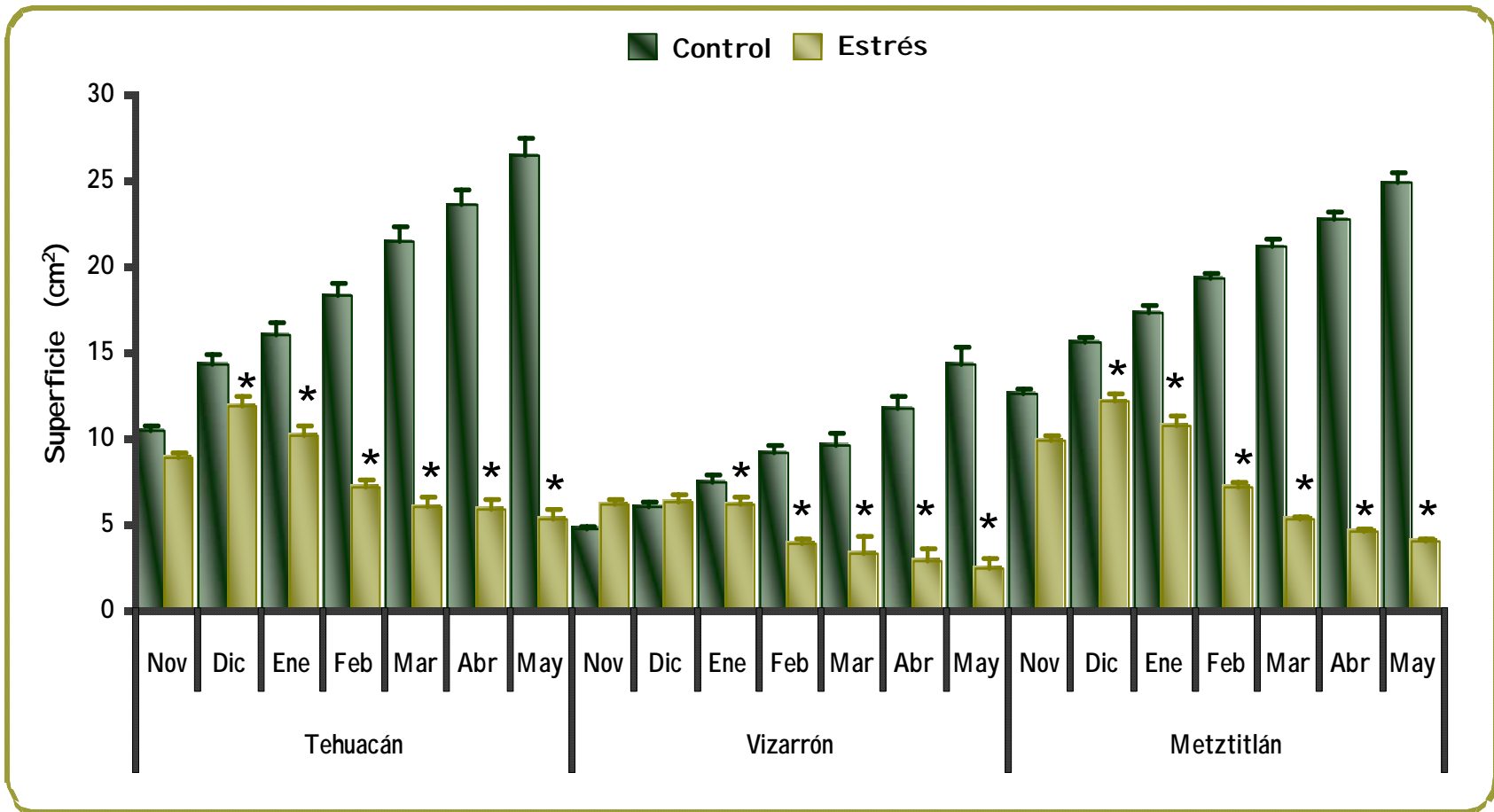
En el tratamiento con estrés las tres poblaciones tuvieron un incremento significativo en la relación S/V en el tiempo, siendo nuevamente la de Vizarrón quien presentara el mayor valor. El efecto del estrés comenzó a partir de los 4 meses de sequía (Marzo), los valores de ANOVA para cada población fueron los siguientes: Tehuacán ($F= 73.646$; $p< 0.0001$); Vizarrón ($F= 33.887$; $p< 0.0001$) y Metztitlán ($F= 135.958$; $p< 0.0001$).

Número de aréolas

Se registraron diferencias significativas entre las plantas control y las del tratamiento con estrés ($F= 261.431$; $p< 0.0001$). En cada población la diferencia entre tratamientos tuvo un efecto significativo a partir del mes de Enero para la población de Tehuacán ($p= 0.0384$) y en Diciembre para las poblaciones de Vizarrón ($p= 0.0002$) y Metztitlán ($p< 0.0001$) (**Gráfica 6**).

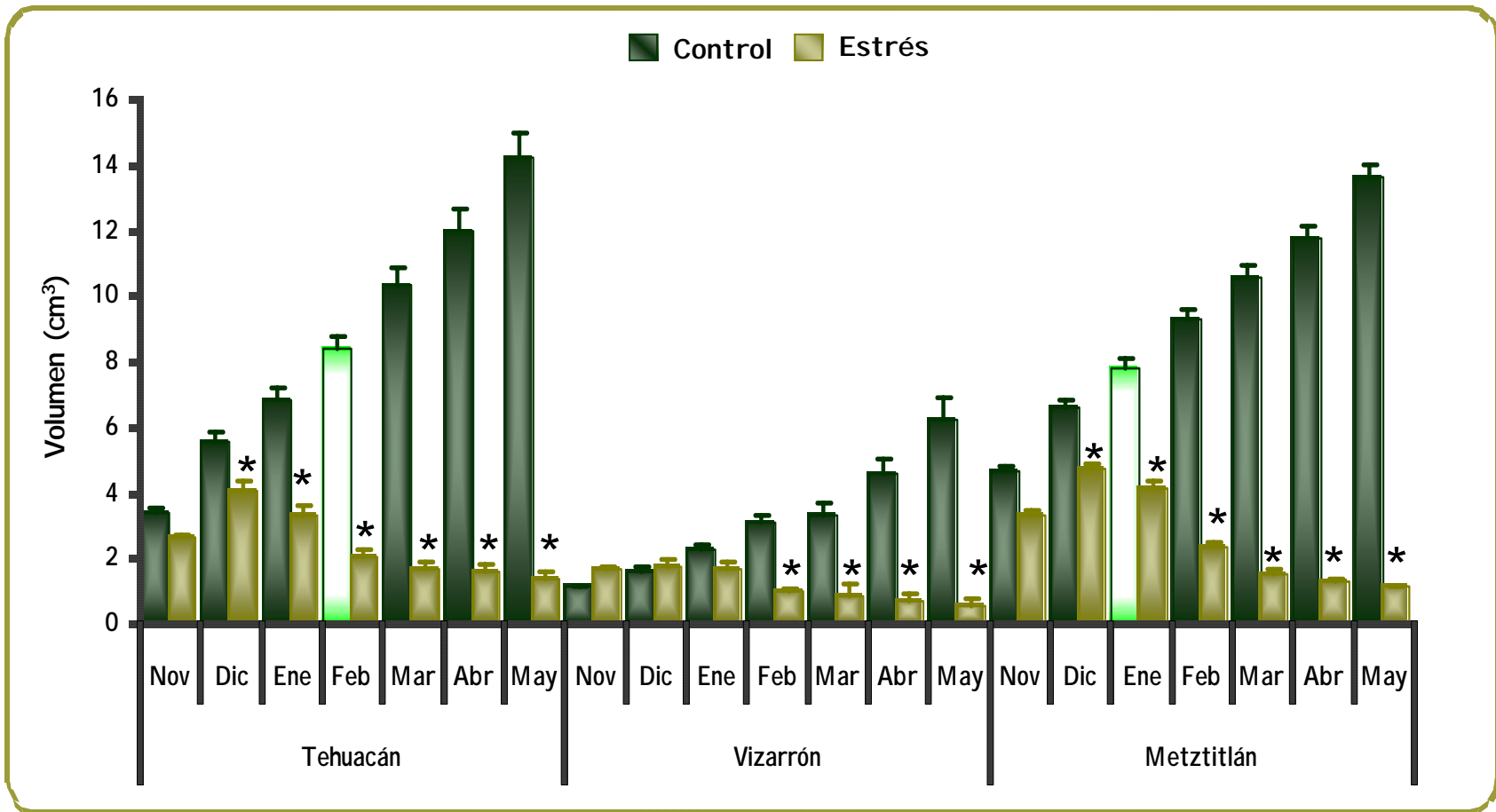
Las plantas del tratamiento control de las tres poblaciones mostraron un incremento en el número de aréolas en el tiempo, variando éste entre poblaciones, el mayor fue en Metztitlán y el menor en Vizarrón. Entre meses el incremento del número de aréolas comenzó a partir del mes de Diciembre para las poblaciones de Tehuacán y Metztitlán y en Enero en Vizarrón. Los valores de ANOVA para cada población fueron: Tehuacán ($F= 11.985$; $p= 0.0258$), Metztitlán ($F= 105.674$; $p= 0.0184$) y Vizarrón ($F= 18.031$; $p= 0.0038$).

En el tratamiento con estrés se observó una tendencia a mantener un número constante de aréolas, la población de Tehuacán fue la que presentó el mayor número de aréolas y se diferenció significativamente ($p< 0.0001$) de las de Vizarrón y Metztitlán. No se observó un efecto significativo del tratamiento a través del tiempo, debido a la disminución del crecimiento.



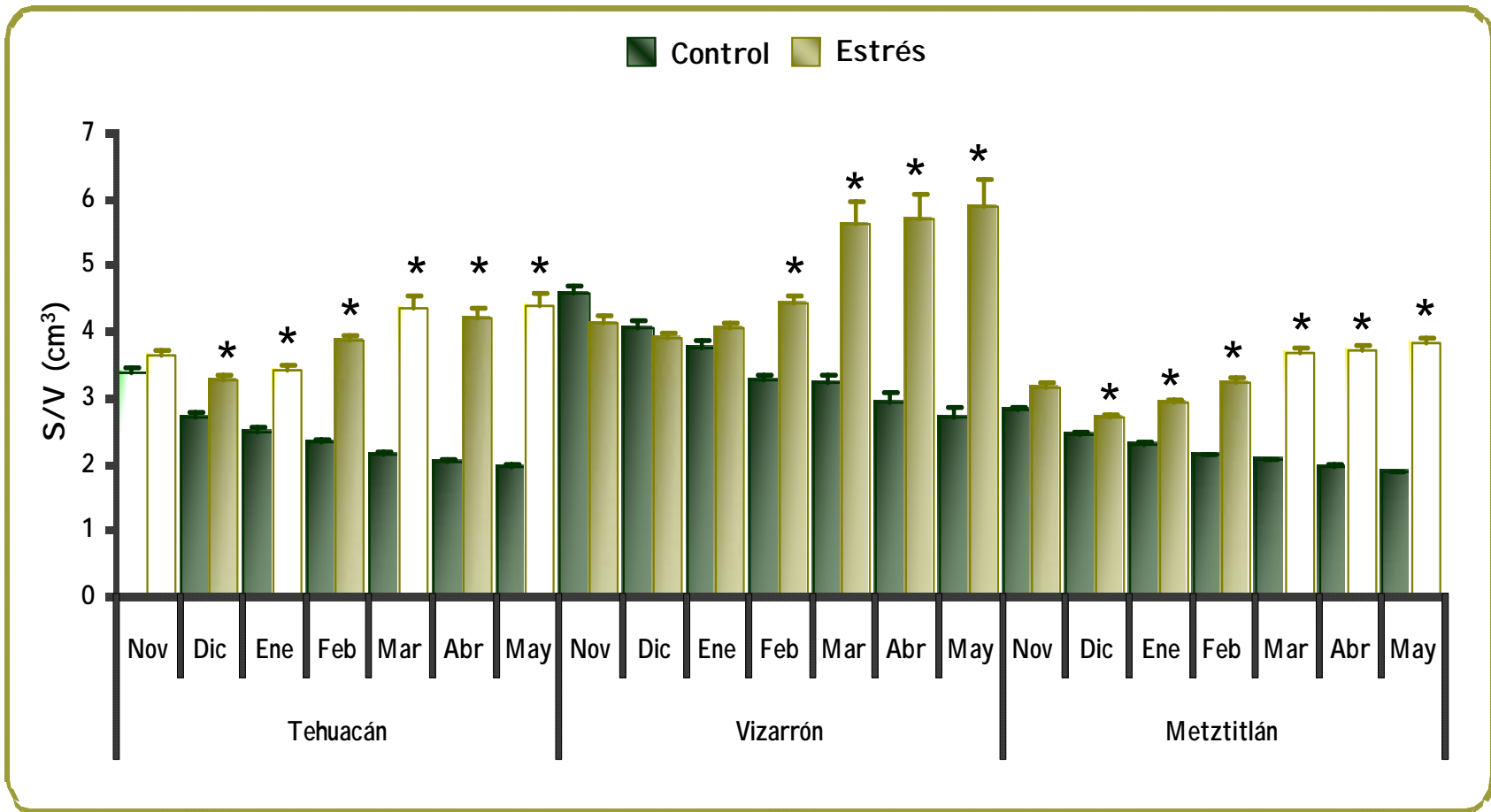
Gráfica 3. Superficie del tallo de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos a través del tiempo; control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). El asterisco negro indica diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre los dos tratamientos a través del tiempo en cada población. En la parte inferior se presentan las diferencias entre poblaciones para cada tratamiento (letras diferentes indican diferencias significativas, $p < 0.0001$).

■ Control	Tehuacán (a)	■ Estrés	Tehuacán (a)
	Vizarrón (b)		Vizarrón (b)
	Metztlán (c)		Metztlán (a)



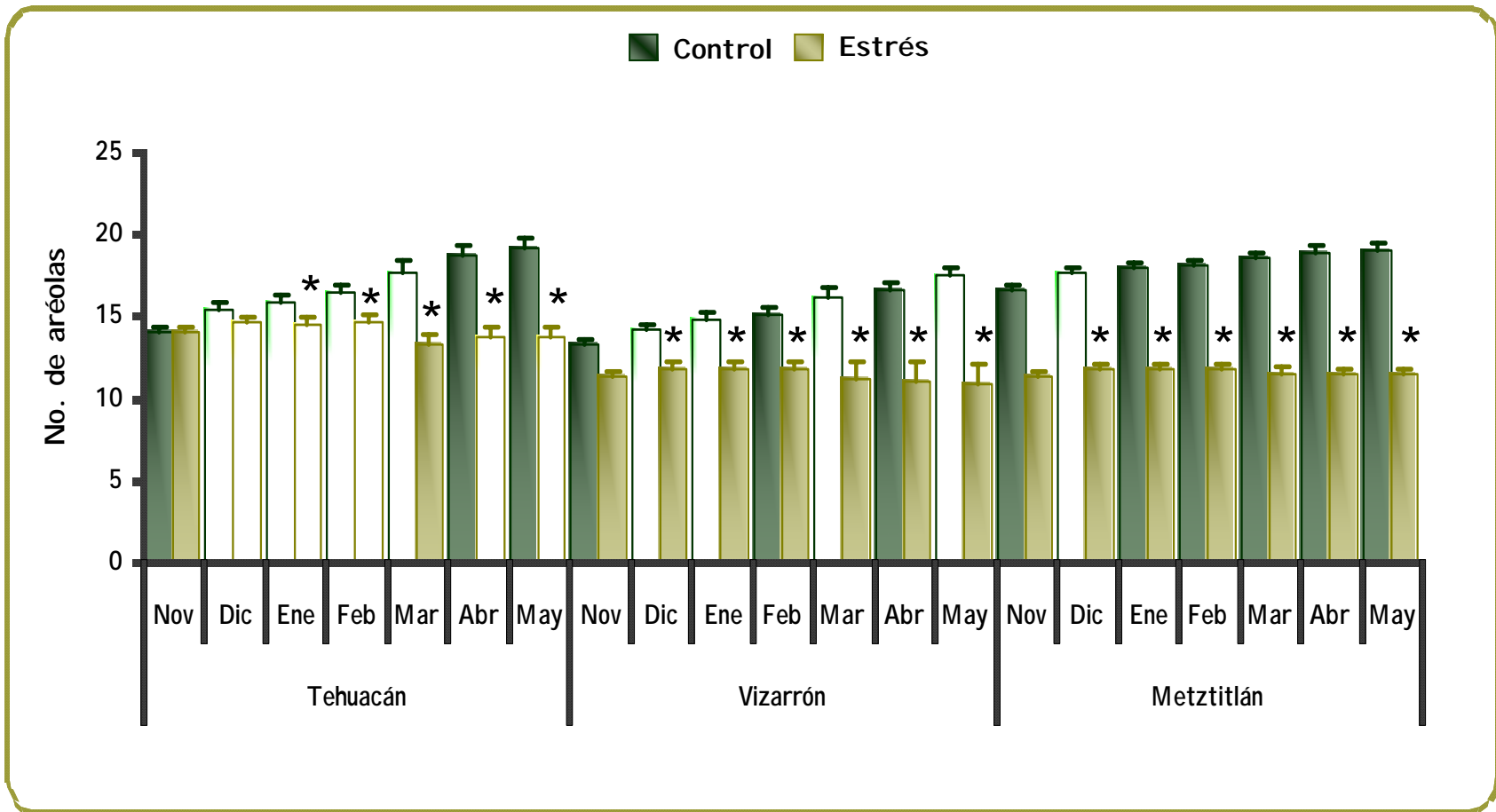
Gráfica 4. Volumen del tallo de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos a través del tiempo; control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). El asterisco negro indica diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre los dos tratamientos a través del tiempo en cada población. En la parte inferior se presentan las diferencias entre poblaciones para cada tratamiento (letras diferentes indican diferencias significativas, $p < 0.0001$).

 Control	Tehuacán (a) Vizarrón (b) Metztlán (c)	 Estrés	Tehuacán (ab) Vizarrón (b) Metztlán (a)
--	--	---	---



Gráfica 5. Relación S/V del tallo de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos a través del tiempo; control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). El asterisco negro indica diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre los dos tratamientos a través del tiempo en cada población. En la parte inferior se presentan las diferencias entre poblaciones para cada tratamiento (letras diferentes indican diferencias significativas, $p < 0.0001$).

■ Control	Tehuacán (a)	■ Estrés	Tehuacán (a)
	Vizarrón (b)		Vizarrón (b)
	Metztlán (c)		Metztlán (c)



Gráfica 6. Número de aréolas presentes en los tallos de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos a través del tiempo; control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). El asterisco negro indica diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre los dos tratamientos a través del tiempo en cada población. En la parte inferior se presentan las diferencias entre poblaciones para cada tratamiento (letras diferentes indican diferencias significativas, $p < 0.0001$).

Control	Tehuacán (a)	Estrés	Tehuacán (a)
	Vizarrón (b)		Vizarrón (b)
	Metztlán (c)		Metztlán (b)

Biomasa de raíz

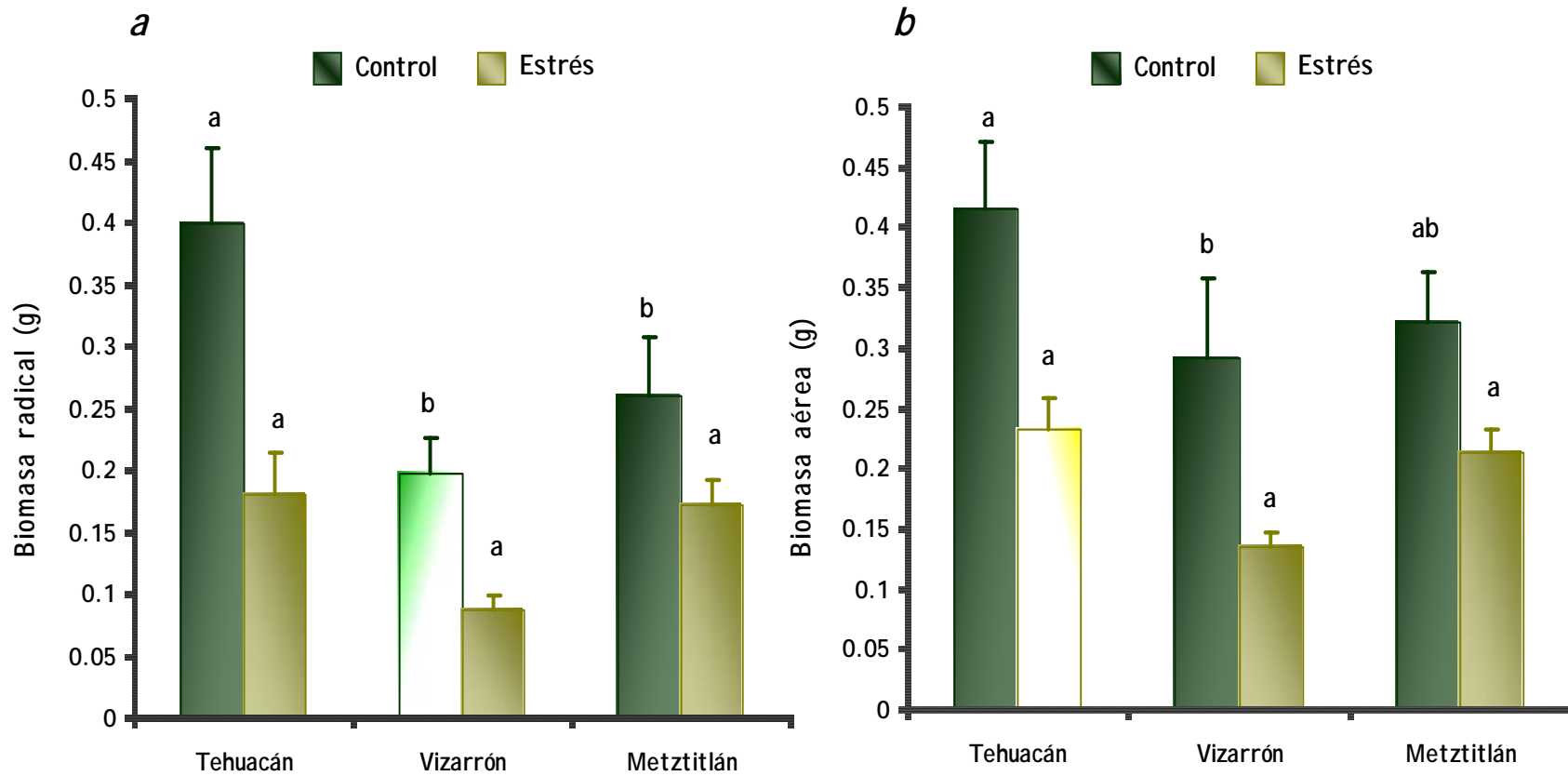
Se registraron diferencias significativas entre tratamientos ($F= 6.744$; $p < 0.0001$). En el tratamiento control la población de Tehuacán se diferenció de las otras dos, la que tuvo la mayor biomasa y Vizarrón la menor (**Gráfica 7**), la población de Tehuacán tuvo la mayor biomasa en Diciembre y Junio ($F= 4.853$; $p= 0.0142$), y en las poblaciones de Vizarrón y Metztlán en Diciembre ($F= 15.660$; $p < 0.0001$) (**Gráfica 8**).

En el tratamiento con estrés se observó en las tres poblaciones una biomasa radical menor a las control (**Gráfica 7**), sin embargo, este decremento no fue significativamente diferente entre poblaciones, pero si lo comparamos con las del tratamiento control hubo un efecto significativo del estrés en la población de Tehuacán en el mes de Diciembre y Junio ($F= 4.853$; $p= 0.0032$, $p= 0.0021$); y durante el mes de Diciembre para las poblaciones de Vizarrón ($F= 15.660$; $p < 0.0001$) y Metztlán ($F= 11.682$; $p < 0.0001$) (**Gráfica 8**).

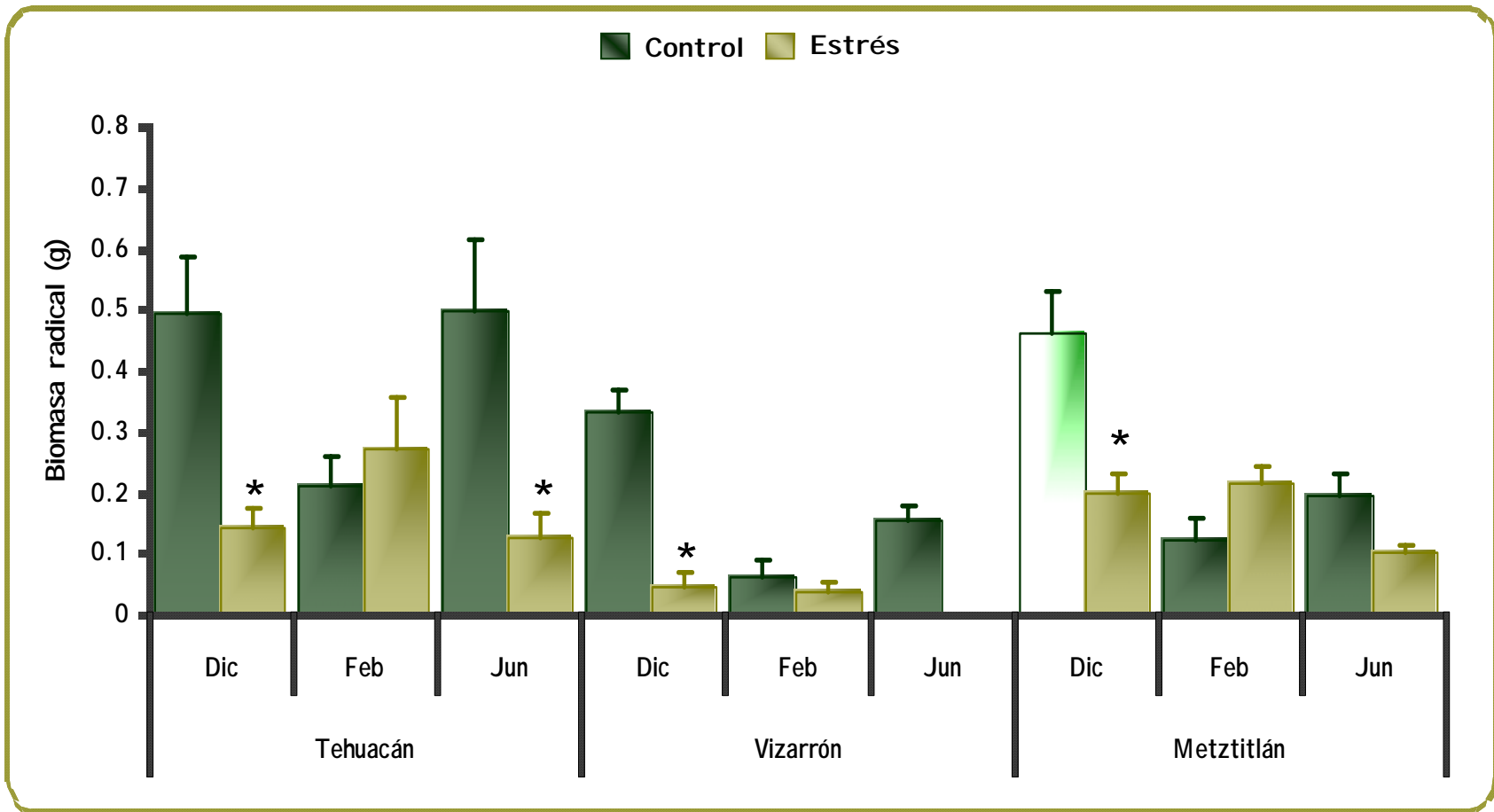
Biomasa de tallos

Entre tratamientos hubo diferencias significativas en las poblaciones de Tehuacán y Vizarrón ($F= 4.327$; $p= 0.0016$) (**Gráfica 7**). En las plantas control hubo un incremento de la biomasa con el tiempo en las tres poblaciones (**Gráfica 9**). Entre meses en las tres poblaciones hubo un incremento significativo de biomasa en el mes de Junio para Tehuacán ($F= 11.025$; $p < 0.0001$), Vizarrón ($F= 20.172$; $p < 0.0001$) y Metztlán ($F= 4.768$; $p= .0009$).

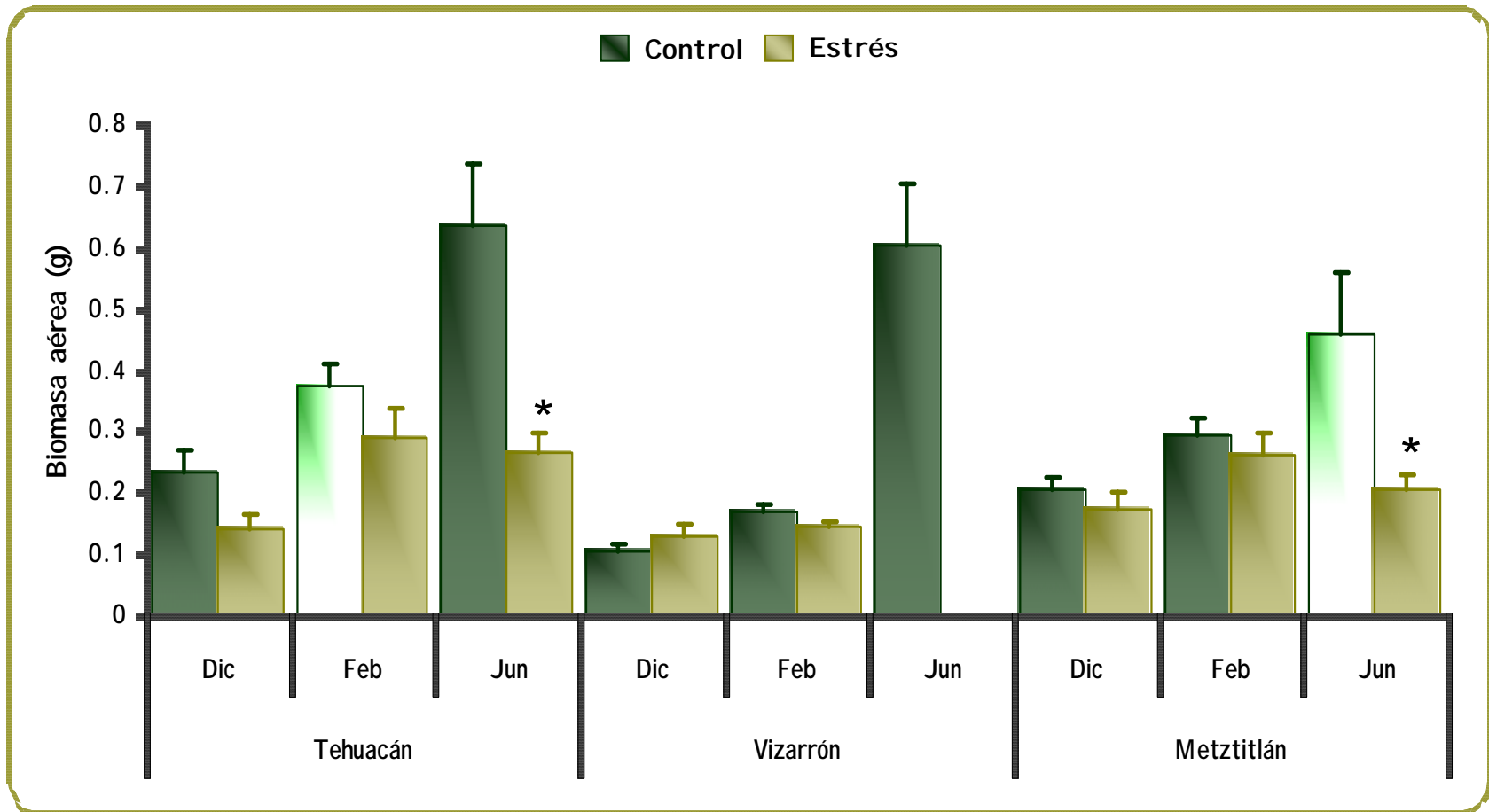
En las del tratamiento con estrés, las tres poblaciones presentaron un decremento en la biomasa aérea respecto a los controles (**Gráfica 7**), se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en el mes de Junio para las poblaciones de Tehuacán ($p < 0.0001$) y Metztlán ($p= 0.0009$) (**Gráfica 9**).



Gráfica 7. Biomasa radical (a) y aérea (b) promedio de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos; control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre las poblaciones en cada tratamiento.



Gráfica 8. Biomasa radical de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos a través del tiempo; control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). El asterisco negro indica diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre los dos tratamientos a través del tiempo en cada población.

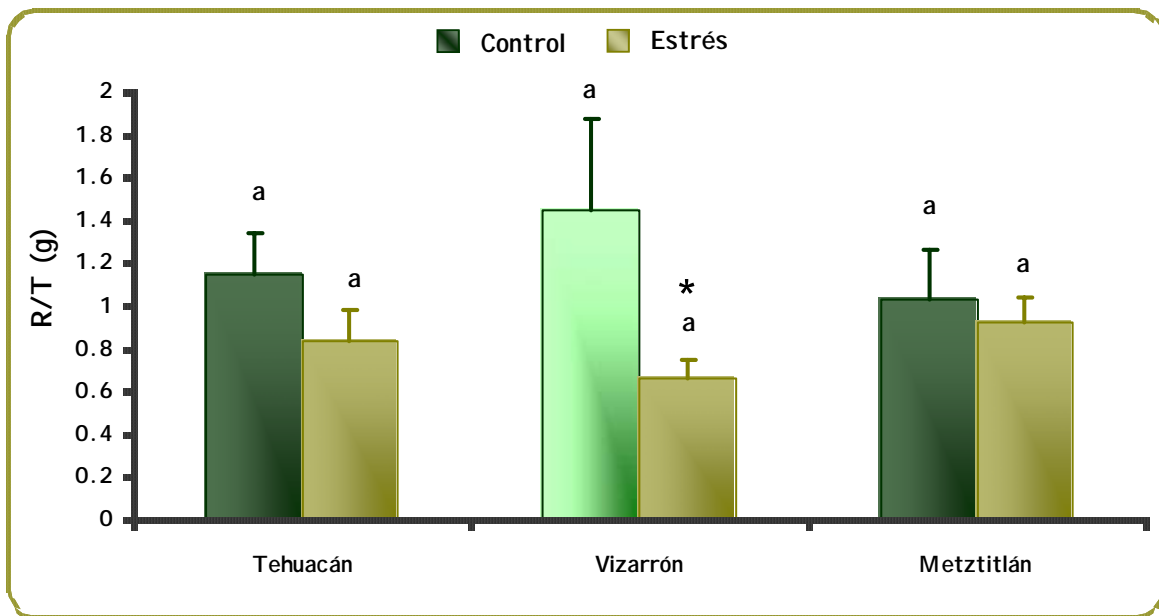


Gráfica 9. Biomasa aérea de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos a través del tiempo; control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). El asterisco negro indica diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre los dos tratamientos a través del tiempo en cada población.

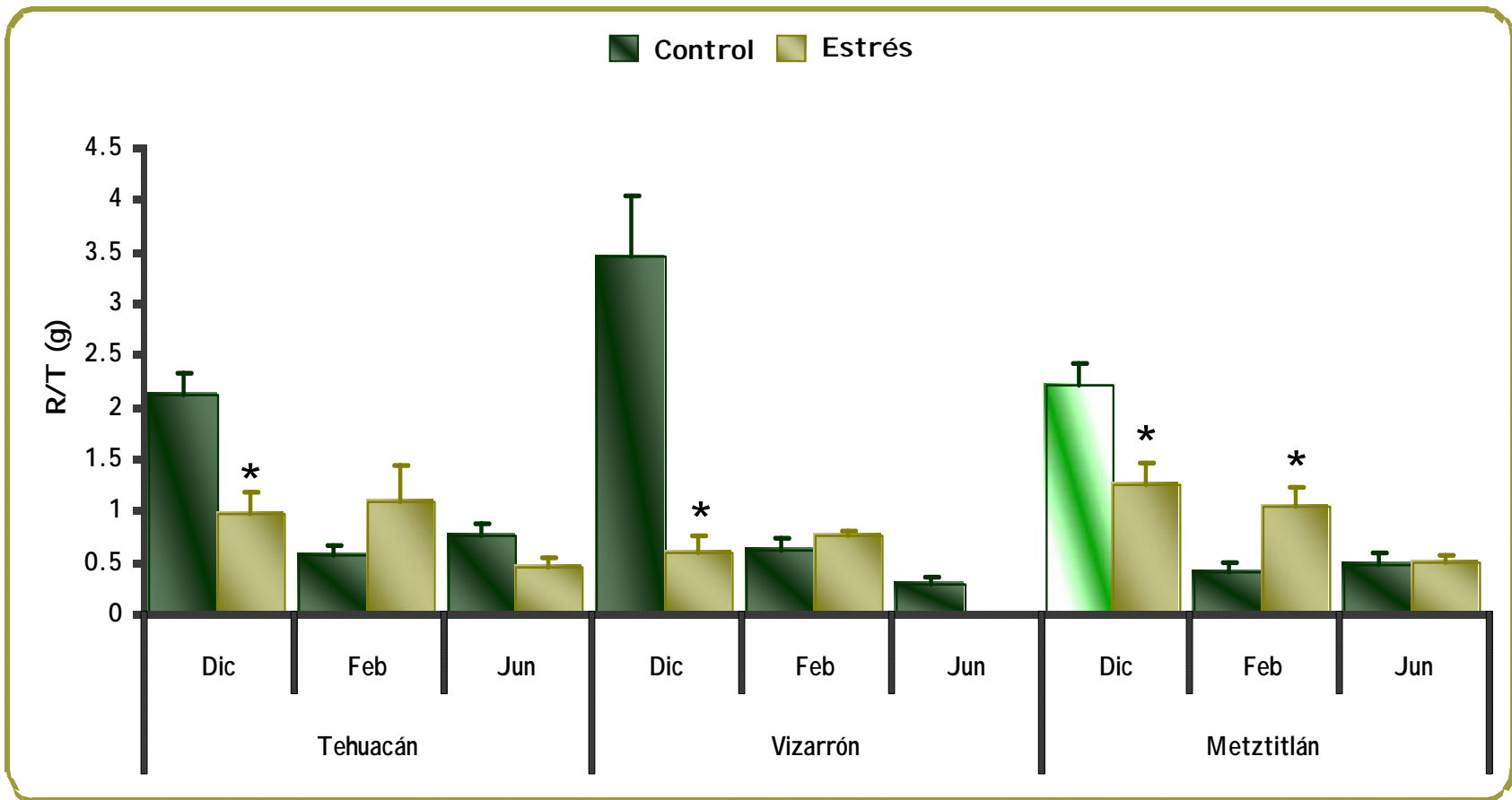
Relación Raíz/Tallo (R/T)

En las plantas del tratamiento control se observó en las tres poblaciones un incremento en R/T, a pesar de que estadísticamente no hubo diferencias entre poblaciones, se observó que la de Vizarrón presentó el mayor valor y Metztlán el menor (**Gráfica 10**). Entre meses, en las tres poblaciones la R/T fue significativamente mayor en Diciembre: Tehuacán (F= 8.948; $p < 0.0001$), Vizarrón (F= 21.823; $p < 0.0001$) y Metztlán (F= 19.553; $p < 0.0001$) (**Gráfica 11**).

Las plantas del tratamiento con estrés de las tres poblaciones presentaron un decremento en R/T respecto a las control (**Gráfica 10**), aunque estadísticamente no hubo diferencias entre poblaciones, la de Vizarrón tuvo un valor menor (contrario a lo que sucedió en el control) respecto a las otras poblaciones. Entre meses se observó que en la población de Tehuacán la R/T fue significativamente menor durante el mes de Junio (F= 8.948; $p = 0.0357$) con respecto al mes de Febrero; la población de Vizarrón no presentó diferencias, y en Metztlán la R/T fue significativamente menor durante el mes de Junio (F= 19.553; $p = 0.0028$). Entre los dos tratamientos hubo diferencias significativas a partir del mes de Diciembre para las tres poblaciones: Tehuacán ($p = 0.0005$), Vizarrón ($p < 0.0001$) y Metztlán ($p = 0.0002$) y Febrero sólo para Metztlán ($p = 0.0084$) (**Gráfica 11**).



Gráfica 10. Relación raíz/tallo (R/T) promedio de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos: control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). Las letras diferentes indica diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre las poblaciones por cada tratamiento.



Gráfica 11. Relación raíz/tallo (R/T) de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos a través del tiempo: control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). El asterisco negro indica diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre los dos tratamientos a través del tiempo en cada población.

✿ Mediciones fisiológicas

Concentración de Ácido Málico

Las plantas del tratamiento control de las tres poblaciones presentaron valores promedio similares (**Gráfica 12**) sin diferencias significativas: Tehuacán (0.031 meq g^{-1}), Vizarrón (0.032 meq g^{-1}), y Metztitlán (0.035 meq g^{-1}). Entre los meses y las horas en que se tomaron las muestras se registraron diferencias significativas. A continuación se describe el comportamiento para cada población:

Tehuacán: en Diciembre tuvo una concentración significativamente mayor de 4 a 8 h (0.053 meq g^{-1}) respecto al resto del tiempo ($F= 5.467$; $p= 0.0001$), dicha concentración disminuyó a partir de las 12 a 14 h (0.022 meq g^{-1}), aumentando nuevamente a partir de 18 a 20 h (0.027 meq g^{-1}); el mes de Febrero no presentó diferencias significativas en las concentraciones en función de las distintas horas en que se tomaron las muestras, aunque se observó que la concentración aumentó a partir de 12 a 14 h (0.043 meq g^{-1}) y disminuyó a las 22 h (0.03 meq g^{-1}), siendo esta la menor concentración de este mes, y en el mes de Junio a pesar de que no se registraron diferencias significativas se observó una concentración ligeramente mayor de 4 a 8 h (0.024 meq g^{-1}), la cual disminuyó de 18 a 20 h (0.02 meq g^{-1}) y volvió a aumentar a las 22 h (0.025 meq g^{-1}), siendo esta última concentración la mayor obtenida para este mes (**Gráfica 13 a**).

Vizarrón: en Diciembre registró una concentración significativamente mayor de 4 a 8 h (0.048 meq g^{-1}) ($F= 2.951$; $p= 0.0015$), disminuyendo a partir de 12 a 14 h (0.044 meq g^{-1}), la mínima concentración fue la obtenida de 18 a 20 h (0.02 meq g^{-1}), finalmente la concentración volvió a incrementar a partir de las 22 h (0.032 meq g^{-1}); en Febrero no hubo diferencias significativas, sin embargo sucedió lo mismo que en Tehuacán, la concentración aumentó de 12 a 14 h (0.038 meq g^{-1}) y disminuyó a las 22 h (0.024 meq g^{-1}), siendo esta la menor concentración de este mes, y en Junio a pesar de que no hubo diferencias significativas, se obtuvo una mayor concentración de 4 a 8 h (0.033 meq g^{-1}), disminuyendo de 12 a 14 h (0.027 meq g^{-1}), siendo esta última la menor concentración (**Gráfica 13 b**).

Metztitlán: en Diciembre se registró una concentración significativamente mayor de 4 a 8 h (0.052 meq g^{-1}) ($F= 5.880$; $p< 0.0001$), disminuyendo de 12 a 14 h (0.02 meq g^{-1}), siendo esta la menor, nuevamente la concentración aumentó de 18 a 20 h (0.026 meq g^{-1}); en el mes de Febrero no hubo diferencias significativas, sin embargo esta disminuyó a partir de 12 a 14 h (0.036 meq g^{-1}), la menor concentración registrada fue de 18 a 20 h (0.032 meq g^{-1}) e incrementa nuevamente a las 22 h (0.047 meq g^{-1}), alcanzando esta última la mayor concentración, y en el mes de Junio a pesar de que no hubo diferencias significativas, se observó que la mayor concentración fue de 4 a 8 h (0.037 meq g^{-1}), y disminuyó a partir de 12 a 14 h (0.028 meq g^{-1}) (**Gráfica 12 c**).

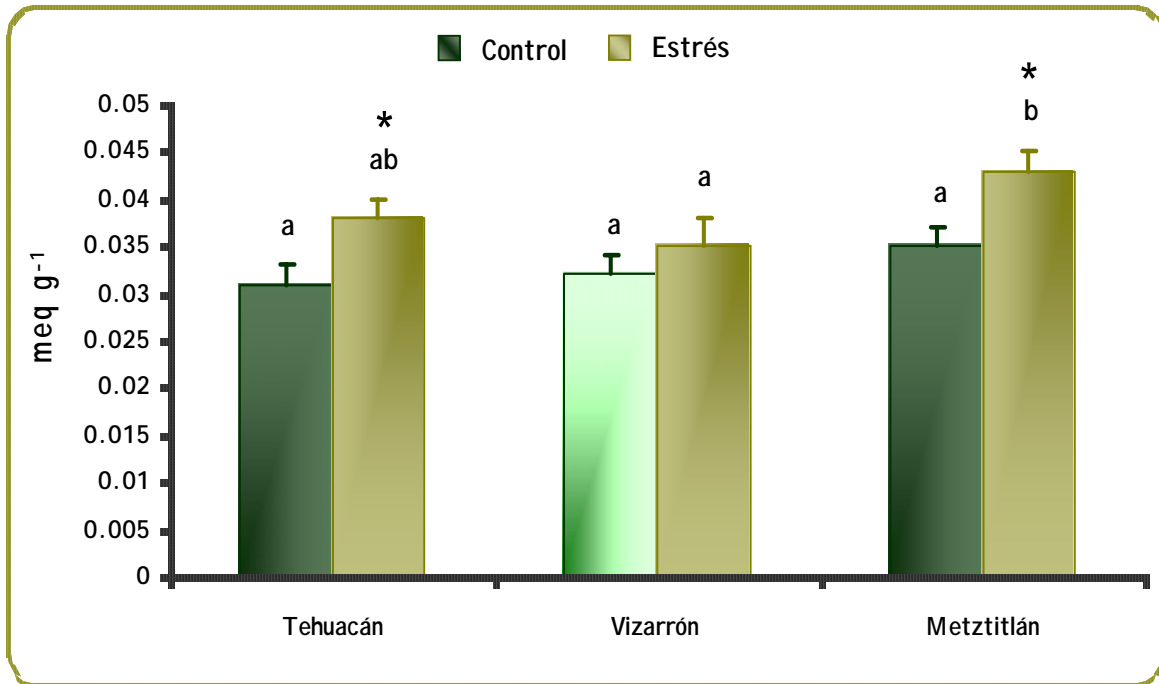
Por otro lado, las plantas del tratamiento con estrés de las tres poblaciones presentaron una concentración promedio diferente significativamente entre las poblaciones de Vizarrón (0.035 meq g^{-1}) y Metztlán (0.043 meq g^{-1}) ($F= 4.221$; $p= 0.0182$). A diferencia de las plantas del tratamiento control, la concentración del ácido málico fue significativamente mayor en este tratamiento para las poblaciones de Tehuacán ($p= 0.0188$) y Metztlán ($p= 0.0105$) (**Gráfica 12**). Entre los meses y las horas en que se tomaron las muestras se registraron diferencias significativas. A continuación se describe el comportamiento para cada población:

Tehuacán: en Diciembre registró una concentración significativamente mayor de 4 a 8 h (0.047 meq g^{-1}) ($F= 5.467$; $p= 0.0001$), la que disminuyó a partir de las 12 a 14 h (0.015 meq g^{-1}), nuevamente aumentó a partir de las 18 a 20 h (0.023 meq g^{-1}); en Febrero hubo diferencias significativas entre las concentraciones de las 12 a 14 (0.029 meq g^{-1}) y las 22 h (0.049 meq g^{-1}) ($p= 0.0051$), siendo esta última la mayor concentración de este mes, y en Junio se observó una concentración significativamente mayor de 4 a 8 h (0.058 meq g^{-1}) ($p= 0.0130$), la que disminuyó a partir de 12 a 14 h (0.041 meq g^{-1}). Se registraron diferencias significativas entre este tratamiento y el control, en el mes de Febrero en la concentración tomada a las 22 h ($p= 0.0077$) y en el mes de Junio en la concentración tomada a las 4 a 8 h ($p < 0.0001$), 12 a 14 h ($p= 0.0088$), 18 a 20 h ($p= 0.0029$) y a las 22 h ($p= 0.0130$) (**Gráfica 13 a**).

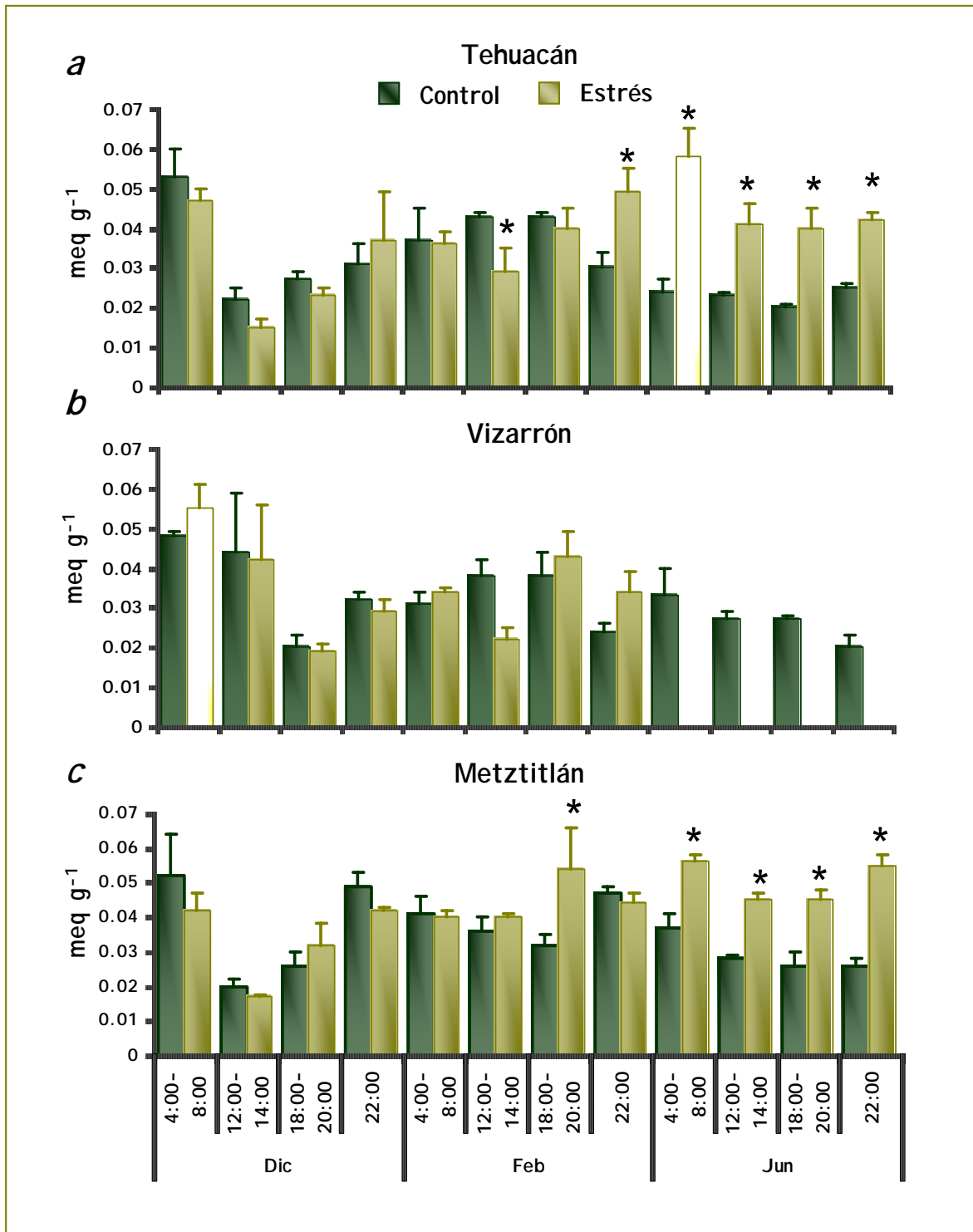
Vizarrón: en Diciembre la concentración fue significativamente mayor de 4 a 8 h (0.055 meq g^{-1}) ($F= 2.951$; $p= 0.0001$), disminuyó a partir de 12 a 14 h (0.042 meq g^{-1}), la mínima concentración fue la obtenida de 18 a 20 h (0.019 meq g^{-1}), finalmente la concentración incrementó a partir de las 22 h (0.029 meq g^{-1}); en Febrero se observó que la concentración tomada de 4 a 8 h (0.034 meq g^{-1}) disminuyó de 12 a 14 h (0.022 meq g^{-1}), siendo ésta la concentración menor durante este mes, sin embargo hubo un aumento significativo de 18 a 20 h (0.043 meq g^{-1}) ($p= 0.0128$) con respecto a la medición anterior, siendo la mayor para este mes, nuevamente la concentración disminuyó a las 22 h (0.034 meq g^{-1}); y en Junio para esta población y este tratamiento no se registró ninguna medición, a causa de la muerte de los individuos. No hubo diferencias significativas para esta población entre este tratamiento y el control (**Gráfica 13 b**).

Metztlán: en Diciembre presentó una máxima concentración de 4 a 8 h (0.042 meq g^{-1}), disminuyendo significativamente de 12 a 14 h (0.017 meq g^{-1}) ($p= 0.0003$), siendo este la menor valor, nuevamente la concentración aumentó de 18 a 20 h (0.032 meq g^{-1}), a las 22 h alcanzó la concentración inicial (0.042 meq g^{-1}); en Febrero las concentraciones de 4 a 8 h y de 12 a 14 h fueron iguales (0.04 meq g^{-1}), aumentó significativamente de 18 a 20 h (0.054 meq g^{-1}), siendo esta la mayor concentración de este mes, nuevamente disminuyó a las 22 h (0.044 meq g^{-1}); y en Junio, a pesar de que no se presentaron diferencias significativas, se pudo observar que la mayor concentración fue la registrada de 4 a 8 h (0.056 meq g^{-1}), ésta fue disminuyendo de 12 a 14 h (0.045 meq g^{-1}) y aumentó a las 22 h (0.055 meq g^{-1}). Se registraron diferencias significativas entre

este tratamiento y el control en los meses de: Febrero en la concentración registrada de 18 a 20 h ($p= 0.0013$) y en Junio a las 4 a 8 h ($p= 0.0043$), 12 a 14 h ($p= 0.0145$), 18 a 20 h ($p= 0.0043$) y a las 22 h ($p< 0.0001$) (**Gráfica 13 c**).



Gráfica 12. Valor promedio de la concentración de ácido málico (meq g^{-1}) de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos; control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). Las letras diferentes muestran diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre las poblaciones por cada tratamiento.



Gráfica 13. Concentración de ácido málico (meq g^{-1}) de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos a través del tiempo; control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). El asterisco negro indica diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre los dos tratamientos.

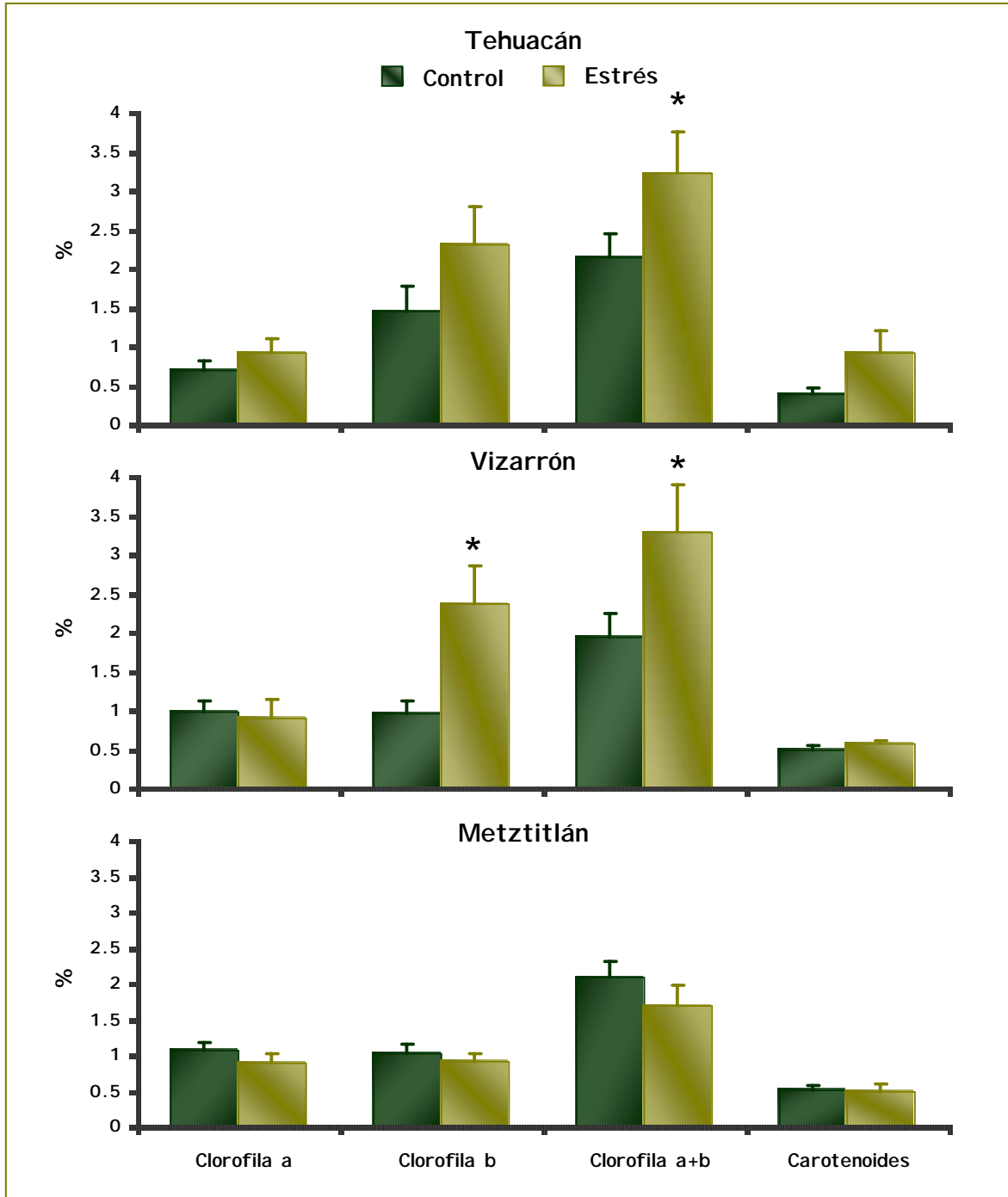
Contenido de pigmentos fotosintéticos

El porcentaje promedio de **clorofila a** no registró diferencias significativas entre poblaciones en ambos tratamientos. La **clorofila b** de las plantas control no mostraron diferencias significativas entre poblaciones, pero si las del tratamiento con estrés entre las poblaciones de Metztlán (0.92%) con las de Tehuacán (2.31%) ($p= 0.004$) y Vizarrón (2.37%) ($p= 0.002$). La **clorofila a+b** de las plantas control no presentaron diferencias significativas entre poblaciones, pero si en las plantas del tratamiento con estrés entre las poblaciones de Metztlán (1.7%) con las de Tehuacán (3.23%) ($p= 0.0096$) y Vizarrón (3.28%) ($p= 0.0077$). El porcentaje de **carotenoides** de las plantas control no presentaron diferencias significativas entre poblaciones, y si las del tratamiento con estrés entre la población de Tehuacán (0.91%) con Metztlán (0.49%) ($p= 0.0402$) (**Gráfica 14**).

A continuación se describe el comportamiento de las plantas en ambos tratamientos para cada población en los tiempos en que se registraron los valores:

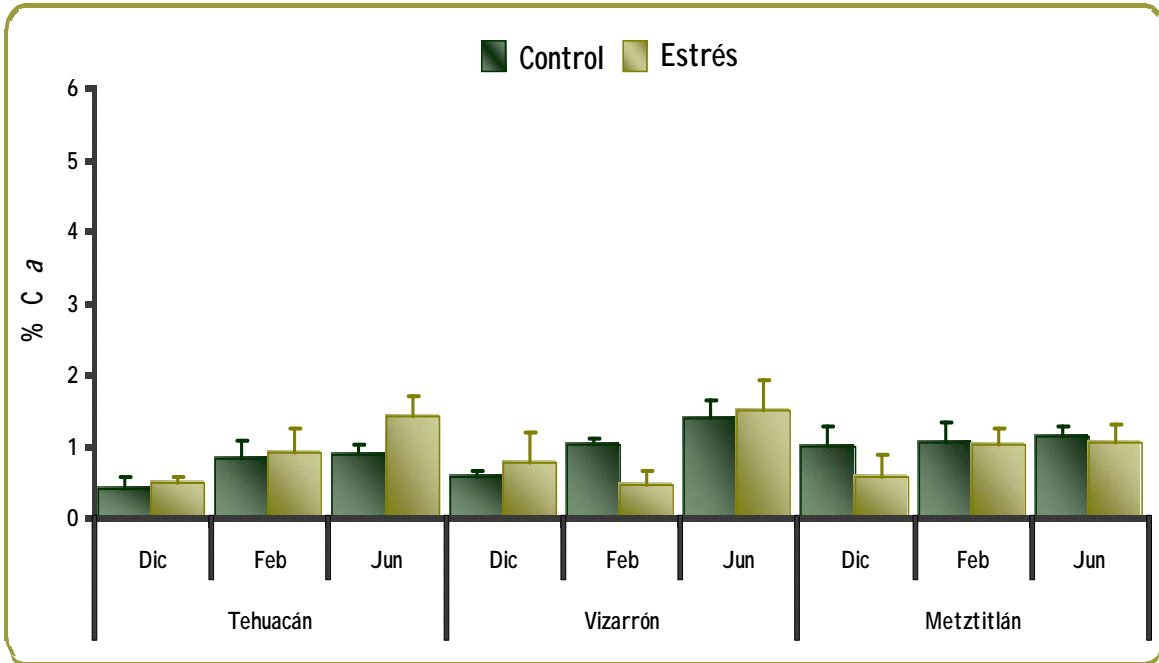
Clorofila a: No se registraron diferencias significativas entre tratamientos. El tratamiento control de las tres poblaciones no presentó diferencias significativas entre meses, sin embargo coincidieron con que el mayor porcentaje fue registrado durante el mes de Junio: Tehuacán (0.88%), Vizarrón (1.37%) y Metztlán (1.126%). Aunque en el tratamiento con estrés para la población de Tehuacán si hubo diferencias significativas entre los meses de Diciembre (0.48%) y Junio (1.4%) ($p= 0.0171$); la población de Vizarrón tuvo diferencias significativas entre los meses de Febrero (0.44%) y Junio (1.5%) ($p= 0.0185$) y en Metztlán no se observaron diferencias significativas entre los meses, sin embargo el mayor porcentaje fue registrado durante Junio (1.05%) coincidiendo con las otras dos poblaciones (**Gráfica 15**).

Clorofila b: Se registraron diferencias significativas entre tratamientos en las poblaciones de Tehuacán en Febrero ($F= 2.856$; $p< 0.0422$) y en Vizarrón en Diciembre ($F= 9.581$; $p< 0.0001$). En el tratamiento control la población de Tehuacán registró diferencias significativas entre los meses de Diciembre (2.64%) con Febrero (0.78%) ($p= 0.0494$), siendo Diciembre el mes en el que se registró el mayor porcentaje; Vizarrón y Metztlán no presentaron diferencias significativas entre meses, sin embargo Junio fue el que tuvo mayor porcentaje. En las plantas del tratamiento con estrés la población de Vizarrón presentó diferencias significativas entre los meses de Diciembre (3.94%) con Febrero (1.15%) ($p= 0.0003$) y Junio (2.03%) ($p= 0.0052$), ya que Diciembre tuvo el mayor porcentaje. Tehuacán y Metztlán no registraron diferencias significativas a lo largo del tiempo (**Gráfica 16**).

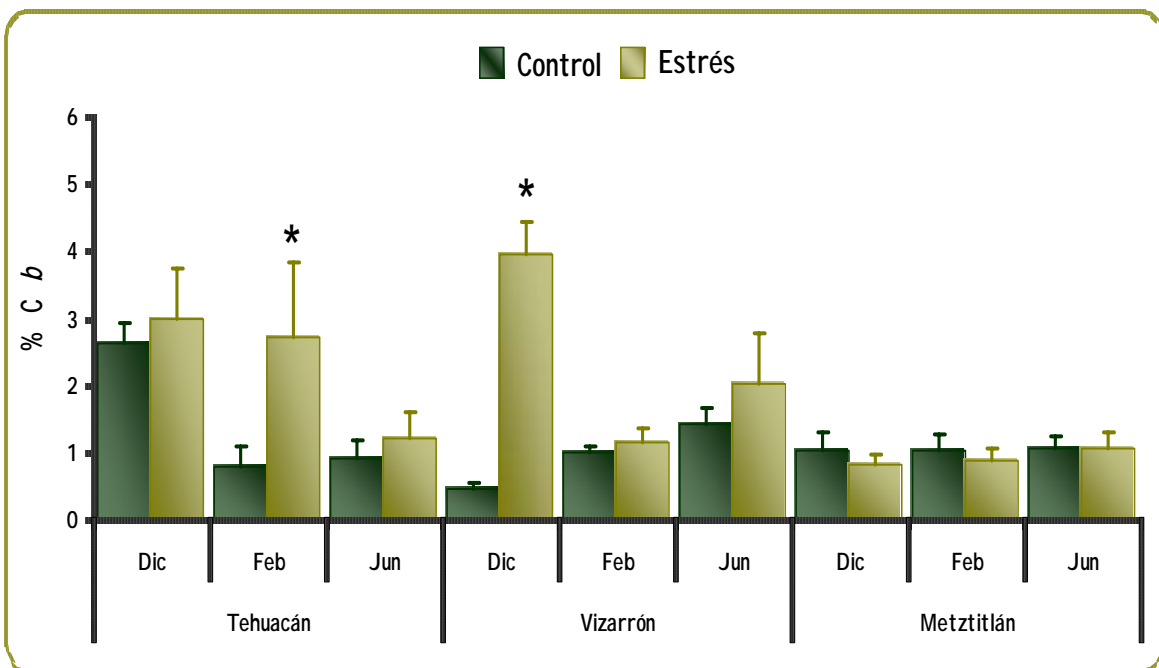


Gráfica 14. Promedio del porcentaje de pigmentos fotosintéticos de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos; control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). El asterisco negro indica diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre los dos tratamientos. En la parte inferior se presentan las diferencias entre poblaciones para cada tratamiento (letras diferentes indican diferencias significativas, $p < 0.0001$).

	Control			Estrés		
	Tehuacán	Vizarrón	Metztlán	Tehuacán	Vizarrón	Metztlán
% Clorofila a	a	a	a	a	a	a
% Clorofila b	a	a	a	a	a	b
% Clorofila a+b	a	a	a	a	a	b
% Carotenoides	a	a	a	a	ab	b

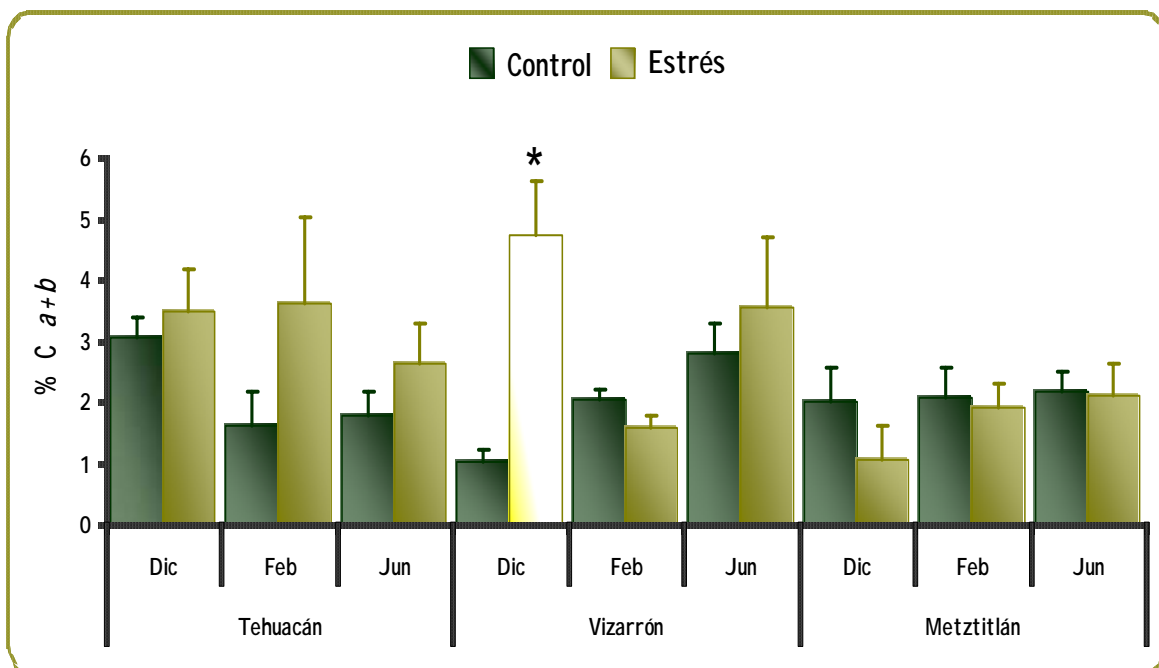


Gráfica 15. Porcentaje de clorofila *a* de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos a través del tiempo; control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego).



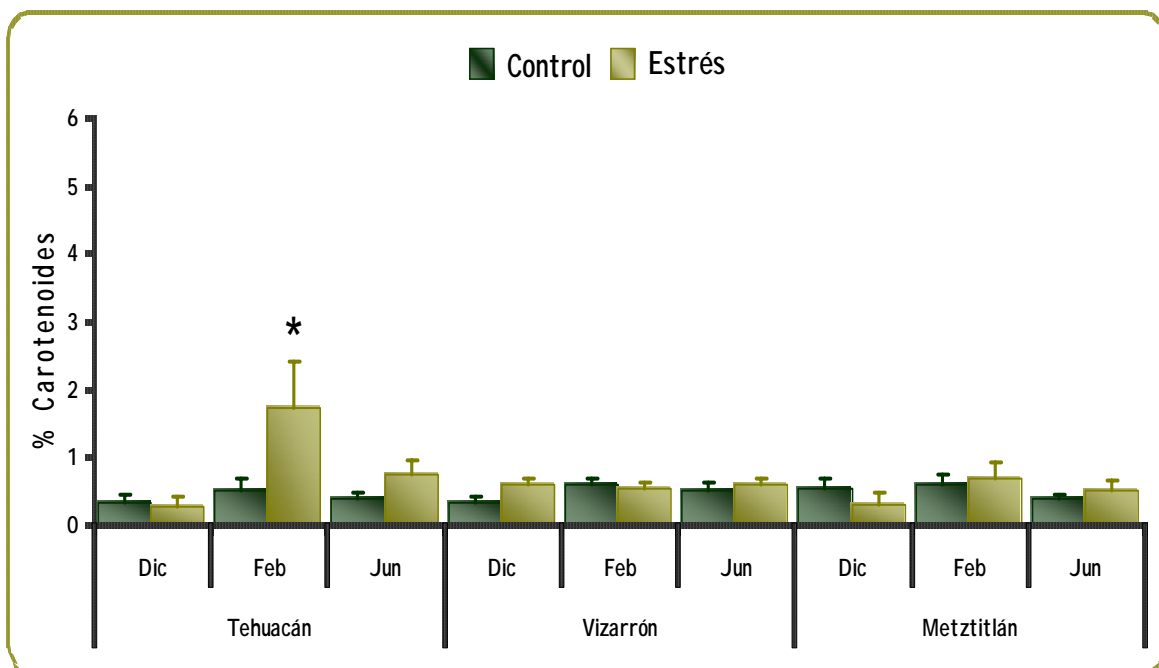
Gráfica 16. Porcentaje de clorofila *b* de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos a través del tiempo; control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). El asterisco negro indica diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre los dos tratamientos a través del tiempo en cada población.

Clorofila a+b: Sólo se registraron diferencias significativas entre tratamientos en la población de Vizarrón en el mes de Diciembre (F= 4.455; p= 0.0016). En el tratamiento control no se registraron diferencias significativas entre meses en las tres poblaciones, sin embargo en la de Vizarrón (2.78%) y Metztlán (2.18%) coincidieron con que el mayor porcentaje fue registrado durante el mes de Junio, mientras que Tehuacán tuvo el mayor porcentaje en el mes de Diciembre (3.03%). En el tratamiento con estrés sólo la población de Vizarrón presentó diferencias significativas entre el mes de Diciembre (4.71%) con el de Febrero (1.59%) (p= 0.0049) (**Gráfica 17**).



Gráfica 17. Porcentaje de clorofila a+b de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos a través del tiempo; control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). El asterisco negro indica diferencias significativas (p< 0.0001) entre los dos tratamientos a través del tiempo en cada población.

Carotenoides: Sólo se obtuvieron diferencias significativas entre tratamientos en la población de Tehuacán en el mes de Febrero ($F= 2.954$; $p= 0.0186$). Las plantas del tratamiento control de las tres poblaciones no registraron diferencias significativas durante los meses en que se llevó a cabo el tratamiento, no obstante, coincidieron en registrar el mayor porcentaje durante el mes de Febrero: Tehuacán (0.49%), Vizarrón (0.6%) y Metztitlán (0.6%). En el tratamiento con estrés sólo la población de Tehuacán presentó diferencias significativas entre el mes de Febrero (1.72%) con el de Diciembre (0.28%) ($p= 0.0077$) y Junio (0.73%) ($p= 0.0483$) (**Gráfica 18**).



Gráfica 18. Porcentaje de *carotenoides* de las plantas juveniles por poblaciones en los dos tratamientos a través del tiempo; control (riego semanal) y con estrés (181 días sin riego). El asterisco negro indica diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre los dos tratamientos a través del tiempo en cada población.

Discusión

En las plantas el estrés hídrico provoca una serie de cambios en algunos procesos fisiológicos, dentro de los más importantes está la inhibición del crecimiento, de la síntesis de la pared celular, de las proteínas, de la clorofila, de la germinación, de la apertura estomática, de la asimilación de CO₂, de la respiración y de la conductividad del xilema.

El crecimiento de la planta está básicamente determinado genéticamente, pero también está sujeto a las condiciones ambientales. Uno de los primeros efectos del déficit hídrico es la reducción del crecimiento vegetativo y posteriormente se inducen multitud de respuestas de toda la planta.

El crecimiento en las plantas está controlado por los coeficientes de división y elongación de las células y por el abastecimiento de compuestos orgánicos e inorgánicos, necesarios para la síntesis de protoplasma y paredes celulares nuevas. La elongación de la célula depende especialmente del agua, la cual debe mantener un grado mínimo de turgencia para su funcionamiento, y el alargamiento del tallo y la hoja es controlado o detenido rápidamente por el déficit hídrico (Aguilar, 1991; Reigosa *et al.*, 2004).

La pérdida de agua provoca que el contenido hídrico en la planta decrezca, que las células disminuyan su volumen y las paredes celulares se relajen, al mismo tiempo la pérdida de agua aumenta con la contracción de la membrana plasmática, lo cual provoca que ésta cubra una menor área. En células en crecimiento éste puede cesar por un aumento en la proporción proteínas extensinas, fuertemente ligadas a las hemicelulosas, que disminuye la extensibilidad de la pared, lo cual es importante ya que durante la sequía mantiene la presión de turgencia, modificando el volumen celular (Taiz y Zeiger, 1991; Reigosa *et al.*, 2004).

En el presente trabajo se observó que el crecimiento en longitud y diámetro de los tallos de plantas juveniles de *E. platyacanthus* disminuyó por el estrés hídrico, generando una respuesta semejante entre las tres poblaciones, efecto que se fue haciendo más evidente conforme aumentó el tiempo al cual las plantas estuvieron expuestas al estrés, particularmente a partir del segundo mes para Tehuacán, Febrero para Vizarrón y el primer mes para Metztitlán. Sin embargo, aún cuando la respuesta al estrés fue la misma entre poblaciones, fueron más susceptibles las de Tehuacán y Metztitlán.

De la misma forma, Aguilar (1991) menciona que el engrosamiento y el crecimiento longitudinal y transversal de los cladodios del nopal (*O. ficus-indica*) disminuyó cuando las plantas permanecen por períodos prolongados en sequía. Este autor, también señala que si el déficit de agua en el suelo se agudiza, se genera una disminución del crecimiento y un colapso severo del cladodio, esto último se debe a la traslocación del agua del tejido medular al tejido

clorénquímico, y si persiste la falta de agua ocurre abscisión de órganos y el cambio de la coloración verde oscura a amarillenta.

Así mismo, se ha reportado que la pérdida de agua de la planta durante la sequía está generalmente acompañada por diferentes cambios en las dimensiones externas del tallo de las cactáceas, y además produce cambios en el metabolismo de los carbohidratos (Sutton *et al.*, 1981; Barcikowski y Nobel, 1984).

La estructura suculenta de las cactáceas confiere una reducción de la relación superficie/volumen; dicha relación es importante ya que en los ambientes secos en donde se desarrollan estas plantas, les permite almacenar agua y que la pérdida por transpiración sea mínima debido a que la superficie se reduce proporcionalmente (Mauseth, 2000).

En este trabajo se observó que la superficie y el volumen de los tallos de las plantas juveniles de *E. platyacanthus* también se afectaron por el estrés. En las tres poblaciones hubo una disminución en la superficie, que comenzó a ser evidente a partir del primer mes para las poblaciones de Tehuacán y Metztitlán y en el segundo mes para Vizarrón; esta respuesta fue semejante entre las poblaciones, sin embargo, de nuevo las más susceptibles fueron las de Tehuacán y Metztitlán. El volumen de los tallos disminuyó debido a la pérdida de turgencia, efecto observado en las tres poblaciones y que comenzó a ser evidente a partir del primer mes para las de Tehuacán y Metztitlán y en el tercer mes para Vizarrón, siendo de nuevo las poblaciones más susceptibles las de Tehuacán y Metztitlán.

Esto comprueba que si la planta tiene buena disponibilidad de agua, el tallo incrementa su volumen y con ello tiene un ritmo de crecimiento normal, pero si se encuentra bajo estrés hídrico, el volumen es menor debido a la pérdida de la turgencia y tiene mayor superficie que provoca una mayor incidencia de la radiación solar en mayor parte de la planta. Esta última condición, a su vez, genera un aumento de temperatura de la planta y mayor pérdida de agua, la cual puede ser nivelada hasta el punto en que los estomas se cierran completamente. Como resultado de ello, la relación superficie/volumen fue mayor en las plantas estudiadas, e incrementó con el tiempo a partir de los tres meses de tratamiento (Marzo). A pesar de que la respuesta fue la misma para las tres poblaciones, la de Vizarrón tuvo un valor mayor. Este aumento se debió a la disminución del volumen de los tallos, lo cual indica que el volumen es el factor más importante en dicha relación. Rosas (2002) evaluó el efecto del estrés hídrico en el crecimiento de brotes y raíz de *E. platyacanthus* y *Polaskia chichipe*, y reportó que la relación superficie/volumen tendió a ser constante durante los primeros 98 días de edad de las plántulas y que aumentó en condiciones de estrés hídrico.

Se debe tomar en cuenta que no todas las cactáceas presentan la misma forma debido a que tienen diferentes formas de vida (globosa o columnar), provocando una diferencia en sus relaciones superficie/volumen. En las columnares esta relación se afecta considerablemente en periodos prolongados de sequía por la pérdida de agua y el plegamiento de las costillas dado por la

forma cilíndrica. En cambio, la forma de los cactus globosos esferoidales, como *Echinocactus grusonii*, alcanza el máximo volumen de almacenamiento de agua combinado con la superficie reducida proporcionalmente, lo cual disminuye la deshidratación y a tener cambios en la relación superficie-volumen (Porembski *et al.*, 1991). En las plántulas de cactus dicha relación es alta, pero a medida que van creciendo ésta decrece (Altesor *et al.*, 1992). Cuando la planta es adulta, el área del tallo tiende a ser constante, pero también está determinado por la cantidad de agua en la planta (Mauseth, 2000).

Una medida del crecimiento de las plantas es el número de aréolas presentes en los tallos, en el presente trabajo el número en las plantas juveniles fue menor en las sujetas a estrés debido a la disminución del crecimiento de los tallos. De manera que no hubo incremento de éstas en el tiempo. Si bien ya se han mencionado las causas por las cuales se detiene el crecimiento de la parte aérea de la planta, debe considerarse que ello está fuertemente ligado con la disminución de la extensibilidad de la pared celular, así como también con la pérdida de turgencia de los tejidos.

Los incrementos en la profundidad y extensión de las raíces son una respuesta muy común al estrés hídrico en el suelo; lo cual permite maximizar el abastecimiento hídrico, ya que permiten explorar un volumen mayor del suelo, que pueden llegar en ciertas ocasiones hasta capas freáticas profundas, en la que el agua está siempre disponible; al mismo tiempo, la raíz funciona como almacén de recursos, que podrán ser utilizados en la construcción de biomasa aérea una vez que cese el estrés. Sin embargo, las cactáceas presentan un sistema radicular dual, con una capa densa de raíces superficiales que exploran la parte superior del suelo, y algunas raíces profundas que exploran capas bajas del suelo. El crecimiento de las raíces es menos sensible al estrés hídrico que la parte aérea, lo cual se interpreta como un mecanismo de la planta para optimizar la captación de agua cuando ésta es escasa (Reigosa *et al.*, 2004), sin embargo, en el presente trabajo se observó que la biomasa de las raíces tuvo una mayor disminución que la del los tallos en el tratamiento de estrés. Aunque esta disminución no fue significativa entre poblaciones, entre tratamientos si hubo efectos, tanto en la biomasa del tallo como la de la raíz.

La biomasa del tallo depende de la síntesis de fotosintatos y de las condiciones del clima, principalmente de la disponibilidad de agua, la biomasa radical también es muy variable. La proporción de la biomasa raíz/tallo suele relacionarse con la disponibilidad hídrica, ya que a medida que ésta disminuye las plantas deben asignar mayor proporción de sus recursos a raíces. De tal manera que la raíz y el tallo dependen uno del otro en varios aspectos, y si el crecimiento de uno se encuentra afectado, lo probable es que al otro le suceda lo mismo (Kramer, 1980).

En el caso de la relación raíz/tallo (R/T) se observó que en la plantas con estrés fue menor debido a que la biomasa de las raíces disminuyó en comparación con la de los tallos. Lo anterior se ha reportado en plantas CAM que requieren de

menos tejido en la raíz para absorber agua, aún cuando la pérdida de ésta sea excesiva debido a los mecanismos de adaptación que presentan, tal como lo menciona Nobel (1994). En situaciones de estrés se ha observado en *Pachycereus pringlei* que el crecimiento de la raíz principal se detiene, aunque de esta se comienzan a generar raíces laterales pequeñas que incrementan la superficie de la raíz para promover la captura de agua y solutos; por lo tanto la formación de nuevas raíces laterales es un proceso para resistir el déficit hídrico durante la germinación (Dubrovsky y Gómez-Lomelí, 2003).

Se observó que en las plantas sometidas a estrés las raíces laterales comenzaron a morir antes que la raíz principal (datos no reportados), lo cual fue una de las causas de la disminución de la biomasa radical. A este respecto González-Monterrubio *et al.*, (2005) señalan que un sistema radicular pequeño (bajo condiciones de estrés severas) permite a las cactáceas mantener sus reservas de energía por la presencia de hongos micorrizógenos, ya que al llevar a cabo el forrajeo de recursos del suelo, el hongo es energéticamente menos costoso que desarrollar un alto cociente raíz/tallo ya que el micelio aumenta el área de captura de iones y agua. De hecho, las raíces pueden detectar condiciones difíciles en el suelo, tales como suelo compacto o deshidratado y enviar señales inhibitorias (por ejemplo el ABA) a las partes aéreas, que pueden influir sobre la conductancia estomática, la expansión celular, la división celular para proteger a la planta contra la disminución de su estado hídrico (Reigosa *et al.*, 2004).

En cuanto a la concentración de ácido málico, se observó que la mayor acumulación se generó en las plantas con estrés. La respuesta fue similar entre las poblaciones, sin embargo la de Metztlán acumuló una mayor cantidad durante todo el periodo de estudio. De acuerdo al comportamiento de las curvas de acumulación de ácido málico en el tiempo, se observó una plasticidad en el tipo de metabolismo CAM. Las tres poblaciones mostraron en el primer mes un comportamiento "CAM obligado", ya que la mayor cantidad se almacenó durante la noche; en el tercer y séptimo mes la tendencia fue hacia "CAM cíclico" porque hubo pequeñas fluctuaciones durante el día y la noche. Este comportamiento nos indica que esta plasticidad se encuentra íntimamente ligado a las condiciones hídricas de la planta, en función del tiempo en que duró el tratamiento, es decir, si el tratamiento hubiera sido más severo, tal vez hubieran llegado a presentar "CAM inútil". von Willert *et al.* (1992) caracterizaron el efecto de la sequía en plantas CAM, observaron que en las plantas hubo una reducción nocturna de la acumulación de ácido málico, entre 60 y 80%, debido a la casi nula incorporación de CO₂ causada, a su vez, por una modificación de la actividad PEPCasa y por el cierre de estomas.

La relación superficie/volumen fue mayor en las plantas estudiadas, debido a la pérdida de volumen de los tallos, por lo cual se incrementó proporcionalmente la superficie fotosintética de los tallos, ocasionando que la concentración de ácido málico aumentara en las tres poblaciones, probablemente porque al acumular grandes cantidades de éste la planta está reservando gran cantidad de energía

que puede ser utilizada una vez que cese el estrés hídrico para continuar y restablecer su crecimiento normal. Como ya se ha mencionado, el metabolismo CAM es una estrategia que presentan las cactáceas, que les permite fijar el CO₂ durante la noche mientras los estomas se abren y la transpiración es mínima, sin embargo, sabemos que la apertura estomática está mediada por el estatus hídrico de la planta, al permanecer estresada, los estomas permanecerán cerrados evitando la pérdida de agua por transpiración, sin embargo en este proceso, a su vez se limita la entrada de CO₂ (que es la molécula que se requiere para incorporar al carbono a la biomasa por medio del proceso fotosintético) lo que conduce a la reducción del crecimiento vegetal (Salisbury y Ross, 1994), afectando con ello la relación R/T. Sin embargo, al margen del cierre de los estomas, el estrés hídrico también podría provocar la inhibición de la fotosíntesis debido a la acumulación de carbohidratos en las hojas estresadas, que no pueden ser exportados, lo cual explica los diferentes efectos que tiene el estrés hídrico en las plantas, como son: disminución de la capacidad de carboxilación de la Rubisco (Ribulosa 1,5-bisfosfato carboxilasa-oxigenasa) y reducción de la cantidad de Rubisco funcional (Reigosa *et al.*, 2004).

El contenido de los pigmentos fotosintéticos no disminuyó por el tratamiento con estrés, al contrario, se pudo observar un incremento en las proporciones de clorofila *b* y clorofilas *a+b* en las poblaciones de Tehuacán y Vizarrón, mientras que en Metztlán el porcentaje de pigmentos disminuyó aunque no fue significativo; el porcentaje de clorofila *a* fue menor que las otras dos. Se ha reportado que bajo sequía severa plantas de *Opuntia ficus-indica*, disminuye significativamente la concentración de pigmentos fotosintéticos (Aguilar-Becerril, 2006). Por su parte, Demming *et al.*, (1988), señalan que la clorofila *a* disminuye cuando se impone un estrés hídrico, y es más evidente cuando éste se agudiza, en ese momento también se inicia la disminución de la clorofila *b*. Lo cual indica que los niveles de clorofilas disminuyen como respuesta al estrés hídrico (Ludwing y Matthews, 1993).

El estrés hídrico afecta progresivamente la fotosíntesis de las plantas, empezando por una limitación estomática del suministro de CO₂ cuando el estrés es moderado, y terminando por una completa inhibición de los procesos metabólicos relacionados con la fotosíntesis cuando el estrés hídrico es muy severo; aunque la causa por la cual ocurre esto no es clara, una posibilidad está en la disminución del volumen celular debido a la desecación, lo cual conlleva un aumento en la concentración de muchos iones, lo cual puede inducir la inhibición de la actividad enzimática. Otra posibilidad es que la disminución progresiva de la disponibilidad de CO₂ sea la causa de la inhibición de las enzimas. Se ha demostrado la inhibición mediante reducción de CO₂ disponible de la actividad catalítica de tres enzimas relacionadas con la fotosíntesis: la nitrato reductasa, la sacarosa fosfato sintasa y la Rubisco. También el transporte electrónico es inhibido en condiciones de baja concentración de CO₂ (Azcón-Bieto y Talón, 2001).

Un aspecto importante de lo observado en estos resultados es que la fotosíntesis es menos sensible al estrés hídrico que el crecimiento, ya que los procesos metabólicos como la fotosíntesis y la respiración, en ese orden, son los últimos que se afectan cuando el estrés es más severo. También puede ocurrir que hay una producción excesiva de carbohidratos, que no pueden destinarse a crecimiento, sino a la formación de metabolitos secundarios de carbono, lo que se traduce en mayor resistencia a fitófagos, pero menor capacidad de reconstrucción de las partes que éstos consumen y más soporte estructural.

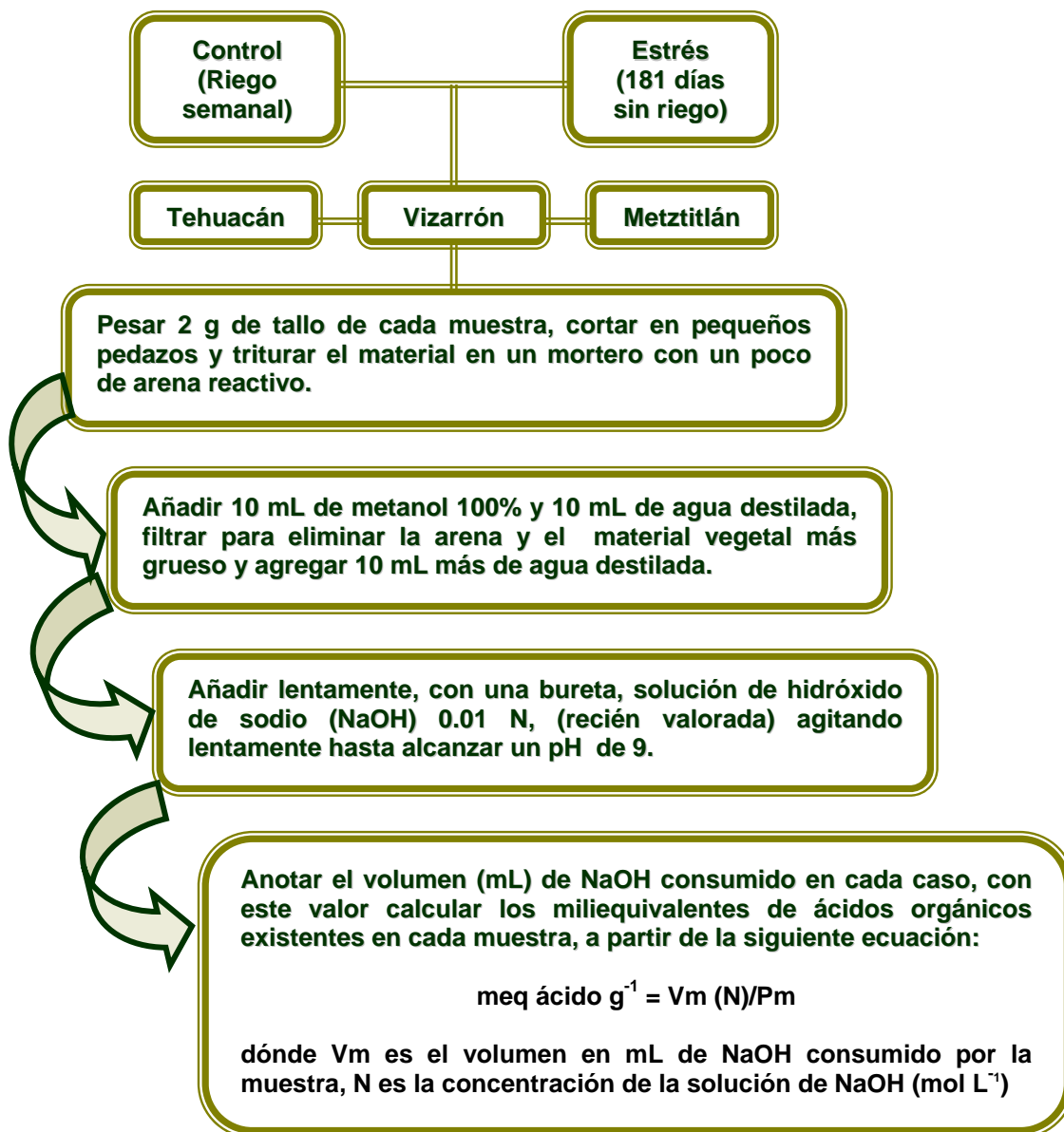
En las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus* el estrés afectó con diferente intensidad, generando en ellas estrategias de tolerancia ó susceptibilidad al tratamiento, de acuerdo con la distribución geográfica que presenten, lo cual está posiblemente implicado con factores genéticos. Lo anterior resultó similar a lo reportado por Hernández (2007) ya que la población de Vizarrón presentó menores porcentajes de germinación a diferencia de las otras dos poblaciones. Esto es debido a la plasticidad fenotípica, permitiendo una rápida y eficaz adaptación morfológica y funcional a las condiciones ecológicas que se encuentran en su ecosistema. La limitación en la movilidad de las plantas ha contribuido a la evolución de una notable capacidad de adaptaciones a cambios ambientales.

Conclusiones

- ▶ El crecimiento en longitud y diámetro de las plantas de *Echinocactus platyacanthus*, así como la relación superficie/volumen disminuyeron como resultado del estrés hídrico en las tres poblaciones a lo largo del tiempo, siendo más susceptibles al estrés las poblaciones de Tehuacán y Metztitlán.
- ▶ El número de aréolas presentes en los tallos disminuyó, pero fue constante a través del tiempo, como consecuencia del estrés hídrico sobre el crecimiento. Siendo susceptibles al estrés las poblaciones de Vizarrón y Metztitlán.
- ▶ La relación raíz/tallo disminuyó en las plantas estresadas pero sin una tendencia definida entre ambos tratamientos.
- ▶ La concentración de ácido málico no se afectó por el estrés hídrico en las tres poblaciones.
- ▶ El estrés hídrico no afectó el contenido de pigmentos fotosintéticos, el porcentaje de C b y C a+b fueron mayores en las poblaciones de Tehuacán y Vizarrón.
- ▶ El estrés hídrico afectó más los parámetros de crecimiento que los fisiológicos, lo cual evidencia que las plantas fueron capaces de sobrevivir y soportar un estrés de 181 días.
- ▶ El estrés afectó con diferente intensidad a las poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*, generando en ellas patrones de tolerancia ó susceptibilidad al estrés, lo cual está posiblemente implicado con factores genéticos.

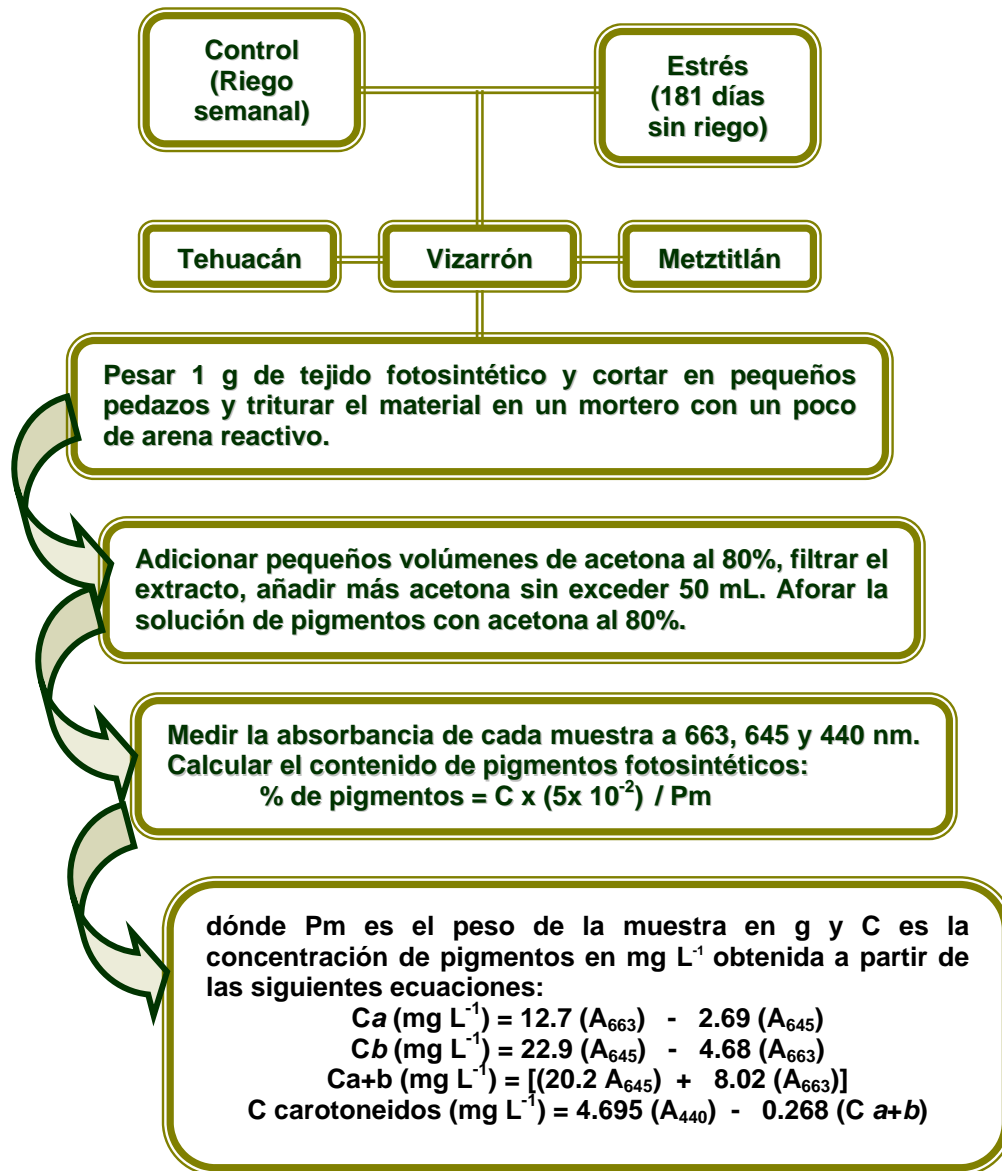
☀ APÉNDICE

DETERMINACIÓN DE LA CONCENTRACIÓN DE ÁCIDO MÁLICO



(Rodés y Collazo, 2006)

DETERMINACIÓN DEL CONTENIDO DE PIGMENTOS FOTOSINTÉTICO



(Rodés y Collazo, 2006)

Características de las Zonas de Colecta de las semillas.

Valle de Zapotitlán de Salinas, la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán está localizada entre los estados de Puebla y Oaxaca, posee una superficie de 490 186 ha. El clima semiárido con temperatura alta, régimen de lluvias de verano con canícula y con poca a extremosa oscilación de temperatura. El principal tipo de vegetación en la región son el matorral xerófilo, el bosque espinoso, bosque tropical caducifolio, pastizal, bosque de pino-encino y pino de encino (Arias et al., 2001). La temperatura media anual es de 21.2° C y la precipitación anual es de 450 mm (García, 2004).

Vizarrón de Montes, Querétaro. El clima es de tipo semiseco con lluvias en verano, la precipitación media anual es de 451.9 mm, la temperatura media anual es de 16° C. los principales tipos de vegetación en la región son el matorral xerófito, el bosque de pino-encino, y el pastizal (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; García, 2004).

Reserva de la Biosfera “Barranca de Metztitlán”, Hidalgo. Posee un clima seco, semicálido con temperatura media anual de 20° C con régimen de lluvias en verano y una muy marcada en el invierno, con precipitación del mes más húmedo 10 o más veces superior a la del mes más seco, siendo el mes más caliente antes del solsticio de verano. El tipo de vegetación es el matorral xerófilo (crasicaule) (García, 2004).

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, B. G. y C. B. Peña. 2006. Alteraciones fisiológicas provocadas por sequía en nopal (*Opuntia ficus-indica*). *Revista Fitotécnica Mexicana* 29 (3):231-237.
- Aguilar, B. G. 1991. Experiencias en la producción del nopal (*Opuntia ficus-indica*) en el área de Chapingo México. Sociedad Mexicana de Citogenética. *Germen* 10:8-9.
- Altesor, A. E. Ezcurra y C. Silva. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Oecológica* 13 (6): 777-785.
- Anderson, E. F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press, Portland, Oregon 227-229.
- Arias, S. 1993. Cactáceas: conservación y diversidad en México. *Res. Soc. Méx. Hist. Nat.* XLIV : 109-115.
- Arias, T. A., Ma. T. Valverde y J. Reyes. 2001. *Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla*. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 72 pp
- Arias, S., U. Guzmán, Ma. C. Mandujano, M. Soto y J. Golubov. 2005. Las especies mexicanas de cactáceas en riesgo de extinción. I Una comparación entre los listados NOM-059-ECOL-2001 (México), La Lista Roja (UICN) y CITES. *Cactáceas y suculentas mexicanas* 50 (4): 100-125.
- Arias, S., S. Gama y L. Guzmán. 1997. Flora del Valle de Tehuacan-Cuicatlán. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 146 pp.
- Arizaga, S. y E. Ezcurra. 1999. Resultados preliminares de seis cactus reintroducidos a su hábitat en Zapotitlán de las Salinas, Puebla. En: *Libro de Resúmenes del 2º Congreso Mexicano y 1º Congreso Latinoamericano y del Caribe de Cactáceas y Otras Suculentas*, del 26 al 30 de octubre de 1999 en Oaxaca, México. 97 pp.
- Azcón-Bieto, J y M. Talón. 2001. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Ed. Mc Graw-Hill. España.
- Barcikowski, W. y P. S. Nobel. 1984. Water relations of cacti during desiccation: distribution of water in tissues. *Botanica Gazeta* 145 (1):110-115.

- Barthlott, W. y D. R. Hunt. 1993. Cactaceae. En: K. Kubitzki, J. G. Rohwer y V. Bittrich (eds): The families and Genera of Vascular Plants. Vol II. Springer-Verlag, Berlin. pp 161-197.
- Bidwell, G. 1979. Fisiología Vegetal. AGT editor. México.
- Boke, N. 1980. Developmental morphology and anatomy in Cactaceae. *Bioscience* 30(4): 605-610
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. Las cactáceas de México. Vol. II. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Bravo-Hollis, H y L. Scheinvar. 1995. *El interesante mundo de las cactáceas* CONACYT, Fondo de Cultura Económica. México.
- Buchanan, B., W. Gruissem y R. Jones. 2000. *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. American Society of Plant Physiologist, Rockville.M.D.
- Carrillo-García, A., Y. Bashan y G. Bethlenfalvay. 2000. Resource-island soils and the survival of the giant cactus, cardon, of Baja California Sur. *Plant and Soil* 218: 207-214.
- Contreras, C. 2000. Dinámica poblacional de *Mammillaria crucigera* (Cactaceae), una especie rara de la región de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 95 pp.
- Cushman, J. C. 2001. Crassulacean Acid Metabolism. A plastic Photosynthetic adaptation to Arid Environments. *Plant Physiology* 127: 1439-1448.
- Cushman, J., H. J. Bohnert, 1997. Molecular Genetic of Crassulacean Acid Metabolism. *Plant Physiol* 113: 667-676.
- Demming, B., K. Winter, A. Kruger, C. Franz- Christian. 1988. Zeaxanthin and the heat dissipation of excess light energy in *Nerium oleander* exposed to a combination of light and water stress. *Plant Physiol* 87:17-24.
- Dodd, A., A. Borland, R. Haslam, H. Griffiths y K. Maxwell. 2002. Crassulacean Acid Metabolism: Plastic, Fantastic. *Journal Experimental of Botany* 53: 559-580
- Dubrovsky, J. G. y L. F. Gómez-Lomelí. 2003. Water deficit accelerates determinate developmental program of the primary root and does not affect

lateral root initiation in a Sonora desert cactus (*Pachycereus pringlei*, Cactaceae). *American Journal of Botany* 90 (6):823-831.

- Franco, A. C. y P. S., Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- García de M., E. 2004. Modificación del Sistema de Clasificación Climática de Köeppen. Instituto de Geografía.
- Geydan, T. D., L. M. Melgarejo. 2005. Metabolismo Ácido de las Crasuláceas. *Acta Biológica Colombiana* 10 (2): 3-15.
- González-Monterrubio, C. F., A. Monroy-Ata, E. M. García-Amador y M. S. Orozco-Almanza. 2005. Influencia de Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA) en el desarrollo de plántulas de *Opuntia streptacantha* Lem. sometidas a sequía, en condiciones de invernadero. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas* 81(1): 5-10
- Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. D.F. 315pp.
- Han, H. y P. Felker. 1997. Field validation of water-use efficiency of the CAM plant *Opuntia ellisiana* in south Texas. *Journal of Arid Environments* 36:133-148.
- Hernández, A. C. A. 2007. Germinación de cinco poblaciones de *Echinocactus platyacanthus* Link y Otto (Cactaceae). Tesis de Licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Hernández, H. M. y H. A. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 33-52.
- Hopkins, W. G. 2004. *Introduction to Plant Physiology*. John Wiley & Sons, Inc., New York, EUA.
- IUCN. 2004. *2004 IUCN Red List of Threatened Species*. <<http://www.iucnredlist.org>>.
- Kramer. 1980. Relaciones hídricas de Suelo y Planta. Harlo. España.
- Lambers, H., S. Chapin III y T. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer, New York. USSA.
- Larcher, W. 1991. *Physiological plant ecology*. Springer-Verlag, Berlin.

- León de la Luz, J. L. y Valiente-Baunet, 1994. Las cactáceas: un recurso natural diverso y predominantemente mexicano. *Ciencia y Desarrollo* 20 (117): 58-65.
- Ludwing, G., M. A. Matthews. 1993. Reversibility of drought induced chloroplast degradation in maize. *Plant Physiol* 102: 155-158.
- Lüttge, U. 2004. Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). *Annals of Botany* 93: 629-652.
- Mauseth, J. 2000. Theoretical aspects of surface-to-volume ratios water-storage capacities of succulent shoots. *American Journal of Botany* 87(8): 1107-1115.
- Nilsen, E. y D. Orcutt. 1996. *The plant physiology of plants under stress*. John Wiley y Sons, New York.
- Nobel, P. S. 1994. *Remarkable agaves and cacti*. Oxford University Press, N.Y. 166 pp.
- Núñez, M. C. 2004. Cactáceas columnares de México: estudio embriológico comparativo de cinco especies de la tribu Pachycereeae. Tesis de Doctorado (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM. México. 187 pp.
- Olvera, Y. 2001. Estudio ecofisiológico de la germinación, sobrevivencia y crecimiento de *Opuntia tomentosa* S.D. en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. 98pp.
- Porembski, S., B. Martens-Aly y W. Barthlott. 1991. Surface/volume-ratios of plants with special consideration of succulents. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 66: 189-209.
- Reigosa, M., N. Pedrol y A. Sánchez. 2004. La ecofisiología vegetal. Una ciencia de síntesis. Thomson. Madrid. España.
- Rodés, R. y M. Collazo. 2006. Manual de prácticas de fotosíntesis. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Rojas-Arechiga, M. y C. Vázquez –Yanes. 2000. Cactus seed germination: review. *Journal of Arid Environments* 44: 85-104.
- Rosas, L. U. 2002. Anatomía Fisiológica de plántulas de cactáceas bajo estrés hídrico. Tesis de Licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 110pp.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México. 432 pp.

- Salisbury, F. y C. Ross. 1994. *Fisiología vegetal*. Iberoamericana, México.
- Scheinvar, L. 2004. Flora Cactológica del Estado de Querétaro: Diversidad y Riqueza. Fondo de Cultura Económica. México.
- **SEMARNAT**. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (2002). Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación; Tomo 488:10. México.
- Sutton, B. C., I. P. Ting y R. Sutton. 1981. Carbohydrate metabolism of cactus in a desert environment. *Plant Physiol* 68: 784-787.
- Taiz, L. y E. Zeiger. 2006. *Plant Physiology*. 4a Ed. Sinauer, Massachussets, EUA.
- Valiente-Banuet, A. y Ma. del C Arizmendi. 1997. Interacción entre cactáceas y animales: polinización, dispersión de semillas y nuevos individuos. En: *Suculentas mexicanas*. Cactáceas. CVS. Publicaciones. México.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Von Willert, D. J., B. M. Eller, M. J. A. Werger, E. Brinckmann y H. D. Ihlenfeldt. 1992. Life strategies of succulents in deserts: with special reference to the Namib desert. Cambridge University Press. Cambridge.
- Zavala, J., M. Rojas-Aréchiga y A. Díaz. 1999. Implicaciones ecológicas de la reparación somática en la cactácea columnar *Pachycereus hollianus*. Reproducción y establecimiento. En: *Libro de Resúmenes del 2º Congreso Mexicano y 1er Congreso Latinoamericano y del Caribe de Cactáceas y Otras Suculentas*, del 26 al 30 de octubre de 1999 en Oaxaca, México.