



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

Escuela Nacional de Estudios Profesionales IZTACALA

**Fluctuación Fotosintética de Escontria Chiotilla
(Weber) Rose, en la localidad de Venta Salada
Municipio de Coxcatlán, Puebla.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A

David Martínez Moreno

SAN JUAN IZTACALA, MEXICO

1987.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

A MIS PADRES

ERASTO MARTINEZ

Y

FRANCISCA MORENO

Quienes han sido para mi el mejor ejemplo de superación, rectitud, perseverancia y amor. Con mi amor y gratitud por darme educación - como herencia.

A MI ESPOSA:

MARIA DE LOS ANGELES SANABRIA ESPINOSA

Por el incalculable apoyo otorgado durante mi carrera y por compartir conmigo muchas horas de trabajo y estudio. Con todo mi amor.

A MIS HERMANOS:

Rodolfo, Daniel, María de la Luz, Virginia y Luis. Pero en especial a Herminia, quien más que una hermana ha sido para mi una madre, por su ayuda incondicional durante toda mi educación.

A MIS SOBRINOS:

Esperando que logren sus metas.

A LA MEMORIA DE ELIZABETH:

Que donde este encuentre la felicidad que le fue negada aquí.

A MIS AMIGOS:

Manuel, Jaime, José Luis, José Antonio, Ramón, Enrique, Bulmaro, -- Héctor, Lilia, Amaya, Teresa O., Tere R., Beatriz y Socorro. Con quienes aprendí y compartí momentos agradables en mi vida.

AGRADECIMIENTOS

Mi mayor agradecimiento al Biol. JOSE LUIS ANDRADE TORRES, asesor de esta tesis; por haberme dado la oportunidad de culminar mis estudios con este trabajo.

Mi sincero agradecimiento al al M. en C. MARTHA SALCEDO A., por todas las facilidades otorgadas así como por el apoyo brindado durante la realización de la misma.

Tambien quiero agradecer a Doña Trini, quien me brindo siempre hospitalidad y un gran cariño.

Agradezco al Prof. RUFINO A. CORTES YAHUITL, por la gentil y muy acertada elaboración de las figuras y cuadros.

Un agradecimiento muy especial a los miembros del jurado por sus valiosas sugerencias y consejos respecto a la elaboración de este trabajo:

M. en C. ERNESTO AGUIRRE LEON

M. en C. BEATRIZ FLORES PEÑAFIEL

Biol. MARTHA ELVIRA CASTILLA HDZ.

Biol. ALBERTO ARRIAGA FRIAS

Por último quiero agradecer a todas aquellas personas que de una u otra forma colaboraron para la realización de esta tesis.

A las plantas por dejarme conocer una parte de ellas.

CONTENIDO

	Página
INTRODUCCION.....	1
A) Plantas con alto punto de compensación de CO ₂	3
B) Plantas con bajo punto de compensación de CO ₂	3
C) Plantas con fijación nocturna de CO ₂	4
OBJETIVO DE LA TESIS.....	10
ANTECEDENTES.....	11
I. Características de las zonas áridas.....	11
II. Localización del área de estudio y descripción de <u>E. chiotilla</u> (WEBER)ROSE.....	13
III. Definición de MAC (Metabolismo ácido crasuláceo).....	18
IV. Efecto del ambiente sobre el metabolismo ácido crasuláceo (MAC).....	20
A) Respuesta estomatal y flujo de CO ₂	20
B) Metabolismo ácido y factores ambientales.....	22
a) Radiación fotosintéticamente activa (RFA).....	22
b) Fotoperíodo.....	24
c) Disponibilidad de agua en el suelo.....	25
d) Humedad relativa.....	28
e) Temperatura.....	30
f) Fluctuación fotosintética.....	32
MATERIALES Y METODOS.....	37
PARAMETROS AMBIENTALES.....	40
A) Temperatura ambiental.....	40
B) Precipitación pluvial.....	40

	Página
C) Humedad relativa.....	40
D) Humedad del suelo.....	40
E) Suelo.....	41
PARAMETROS FISIOLÓGICOS.....	41
A) Titulación de ácidos orgánicos.....	41
B) Temperatura corporal.....	43
DISEÑO DE MUESTREO.....	43
ESTIMACION DE LA PRODUCCION DE FRUTOS.....	44
RESULTADOS.....	46
A) Análisis de la vegetación.....	46
B) Factores ambientales.....	52
C) Acidéz titulable.....	55
D) Producción de frutos.....	63
DISCUSION.....	66
CONCLUSIONES.....	74
RECOMENDACIONES.....	75
APENDICE.....	76
BIBLIOGRAFIA.....	92

INDICE DE FIGURAS Y CUADROS

	Página
Figura 1	5
Figura 2	14
Figura 3	38
Figura 4	48
Figura 5	49
Figura 6	50
Figura 7	51
Figura 8	53
Figura 9	54
Figura 10	56
Figura 11a	57
Figura 11b	58
Figura 12a	60
Figura 12b	61
Figura 13	62
Cuadro I	8
Cuadro II	77
Cuadro III	78
Cuadro IV	47
Cuadro V	79
Cuadro VI	80
Cuadro VII	81
Cuadro VIII	82
Cuadro IX	83

	Página
Cuadro X	84
Cuadro XI	85
Cuadro XII	86
Cuadro XIII	87
Cuadro XIV	88
Cuadro XV	89
Cuadro XVI	90
Cuadro XVII	91

FLUCTUACION FOTOSINTETICA DE Escontria chiotilla
(WEBER) ROSE, EN LA LOCALIDAD DE VENTA SALADA, -
MUNICIPIO DE COXCATLAN, PUEBLA.

INTRODUCCION

El mecanismo fotosintético, o proceso mediante el cual los organismos autotrófos utilizan la energía radiante visible proveniente del sol para síntesis de compuestos orgánicos de alto contenido energético, constituye la base fundamental para el desarrollo de toda la diversidad biológica de nuestro planeta (Medina, 1977). Si se asume que la diversidad biológica se encuentra distribuida en cinco reinos, solo algunos miembros de los reinos Plantae, Protista y Monera presentan un aparato fotosintético (Salisbury, 1978), el cual puede resumirse de la siguiente manera; en las células de éstos hay pequeños corpúsculos de hasta 4 milimicras de diámetro, llamados cloroplastos, los que contienen clorofila y un sistema enzimático que cataliza la reducción de CO_2 atmosférico mediante la energía radiante quien presenta una longitud de onda comprendida entre 400 y 700 nanómetros (nm.), además, presenta un sistema membranoso donde ocurre la absorción de la luz y la transferencia de energía (reacciones fotoquímicas o fase luminosa), así como una matriz que rodea el sistema membranoso, el estroma, en donde se realiza la fase bioquímica (fase oscura) del proceso fotosintético (Medina, op.cit.).

Dentro del reino vegetal pueden diferenciarse tres grupos de plantas; C_3 , C_4 y MAC (metabolismo ácido crásulaceo), son llamados así, debido a la manera en como fijan el CO_2 y obtienen de esta forma los ácidos orgánicos (Medina, 1977; Osmond, 1978; Salisbury, 1978;-

Hatch, 1981; y, Ting y Gibbs, 1982). Según Medina (*op.cit.*), el proceso de fijación por fotosíntesis del CO_2 que ocurre en las superficies verdes de las plantas depende de la luz, la concentración de CO_2 atmosférico, la temperatura, la humedad y la cantidad de aire circundante en las hojas; la concentración natural de CO_2 en el aire (300 a 350 partes por millón) es un factor limitante de la fotosíntesis si el aire que circunda las hojas carece de CO_2 , a alta cantidad de luz, puede observarse que muchas plantas tienen un flujo neto negativo de CO_2 mientras otras apenas y despiden CO_2 al ambiente, hablando desde el punto de vista cinético estos dos grupos de plantas se diferencian en cuanto al punto de compensación de CO_2 , o sea, aquella concentración de CO_2 a la cual el flujo neto de CO_2 de la hoja es nulo, por otro lado, por encima de cierta concentración de CO_2 ambiental no hay incremento de flujo neto de CO_2 hacia la hoja, se habla entonces del punto de saturación de CO_2 . El intercambio neto de CO_2 en plantas superiores puede diferenciarse en dos puntos básicos de comportamiento; en primer lugar se encuentran las plantas cuyo incremento diario de materia orgánica se debe exclusivamente a la fijación diurna de CO_2 (incluye plantas con bajo y alto punto de compensación de CO_2) mientras que las del segundo grupo presentan ganancia neta diurna y nocturna de CO_2 . Durante el periodo de luz, la disminución de 20% (concentración normal) a 2% de la concentración de O_2 del aire provoca en muchas plantas un marcado incremento, de hasta el 50% de la tasa neta de incorporación de CO_2 , el fenómeno se interpreta como una inhibición de la fotosíntesis por oxígeno, el efecto de oxígeno en la fotosíntesis indica la existencia de un proceso oxidativo, que

ocurre simultáneamente con la fotosíntesis y dependiente de ella, que se denomina fotorrespiración. Los procesos bioquímicos de la diferenciación fotosintética de plantas superiores se pueden resumir de la siguiente manera:

A) Plantas con alto punto de compensación de CO_2

En estas plantas el CO_2 lo fija la enzima ribulosa-difosfato-carboxilasa (RuDP-carboxilasa) por medio de una reacción de la que resulta la síntesis de ácido fosfoglicérico (AFG), o sea, a alta concentración de O_2 como ocurre en la atmósfera natural, la RuDP-carboxilasa actúa también como una oxigenasa y genera una molécula de ácido fosfoglicérico y una de ácido glicólico (AG) por cada molécula de CO_2 fijada en la difosfato de ribulosa (RuDP) a baja tensión de O_2 se produce sólo AFG. El producto es un ácido orgánico de tres carbonos, por lo cual estas plantas se denominan C_3 (figura 1).

B) Plantas con bajo punto de compensación de CO_2

En estas plantas, el CO_2 es fijado primeramente por la fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEP-carboxilasa) en las células del mesófilo mediante una reacción que resulta posteriormente en la síntesis de ácido málico y aspártico. Según la especie, predomina uno de los dos ácidos. Estos son ácidos orgánicos de cuatro carbonos por lo cual estas plantas se han denominado C_4 . El producto resultante de la fijación del CO_2 en las células del mesófilo pasa a las células de la vaina vascular, donde es descarboxilado. El CO_2 resultante se incorpora a carbohidratos mediante la enzima RuDP-carboxilasa en un proceso

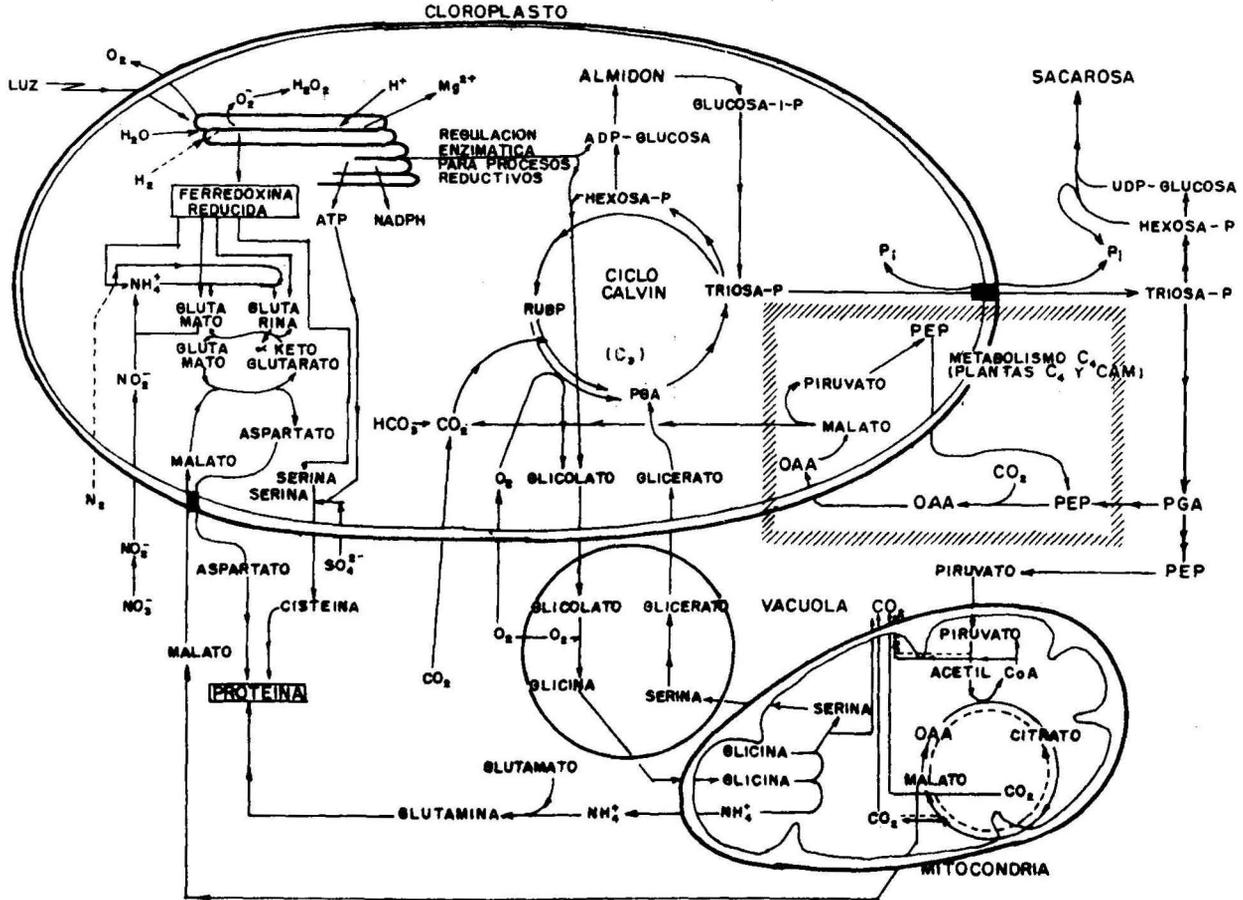
idéntico al de las plantas C_3 (figura 1).

C) Plantas con fijación nocturna de CO_2

Estas plantas fijan durante la noche la mayor parte del carbono requerido para el crecimiento, y lo convierten en carbohidratos al día siguiente. Se trata también de un sistema de doble carboxilación; durante la noche se fija CO_2 en el citoplasma mediante la PEP-carboxilasa con energía proveniente de la respiración; el ácido málico sintetizado se acumula en la vacuola, de donde sale al día siguiente, se descarboxila y se utiliza en la síntesis de carbohidratos en los cloroplastos con energía lumínica. De igual manera que en las plantas C_4 , las plantas con MAC también se diferencian por las enzimas descarboxilantes del malato, principalmente la enzima málica NADP y la PEP-carboxiquinasa. Mientras que en las plantas C_4 las dos carboxilasas actúan simultáneamente durante el día, su actividad en plantas de fijación nocturna de CO_2 está desfasada entre el día y la noche (figura 1).

Ahora bien, la flora de México ha sido considerada como una de las más ricas y variadas del mundo; ha ello ha contribuido su situación geográfica, lo accidentado de su fisiografía y sus climas variados, así como las intensas migraciones recibidas de norteamérica y américa del sur y su notable grado de endemismo. En México las regiones áridas y semiáridas ocupan un 60% de su área total y presentan un tipo de flora llamada xerófita, cuyos antecesores, fueron plantas mesófilas que a fines del terciario habitaban regiones con clima subtropical más o menos cálido y húmedo y que adquirieron gradualmente sus caracte-

FIGURA 1



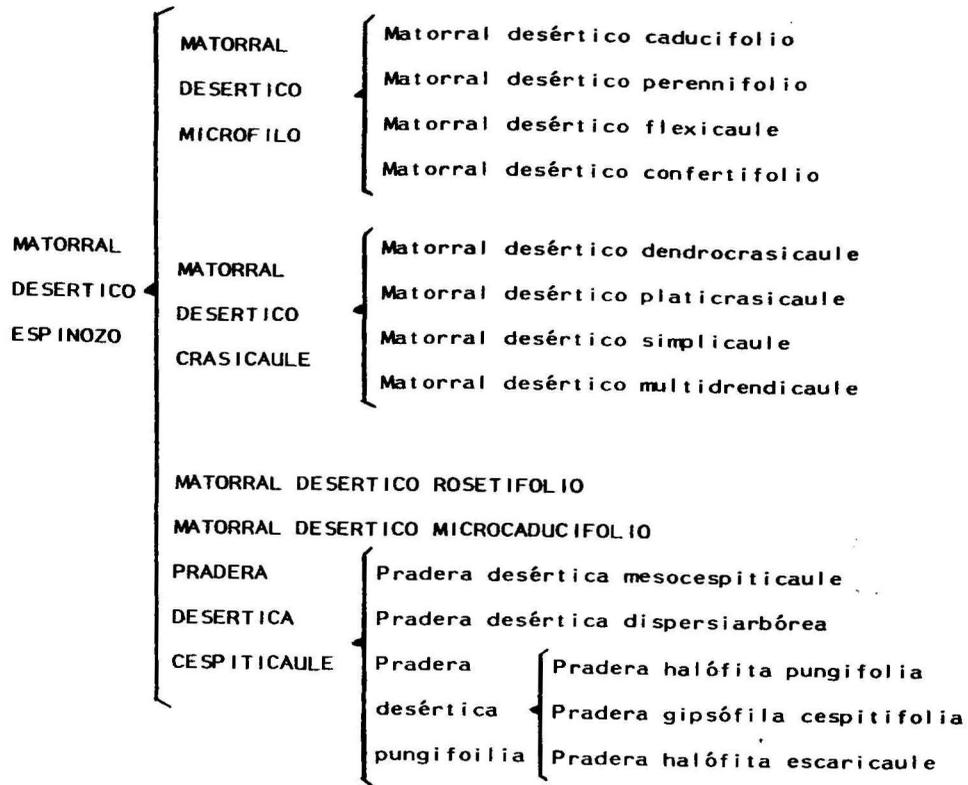
Continua en la siguiente página.....

FIGURA 1. El esquema muestra el metabolismo fotosintético del carbón, la interrelación entre un cloroplasto, una vacuola y una mitocondria, así como los diversos tipos de metabolismo que hay en el reino vegetal - (C_3 , C_4 y MAC) (tomado de Gibbs y Latzko, 1979). Abreviaturas: ADP (adenosin difosfato), ATP (adenosin trifosfato), CoA (Coenzima A), OAA (oxalacetato), P (fosfato). P_i (ortofosfato inorgánico), PEP (fosfoenolpiruvato), PGA (3-fosfoglicerato), HCO_3 (ácido carbónico), NH_4 (ión amonio), NO_3 (nitrato), NO_2 (nitrito), SO_4^2 (sulfato), RuBP (ribulosa 1,5 bifosfato), NADPH (adenosin amidadinucleotido fosfato), H_2O_2 (peróxido de hidrógeno) y UDP (uridina difosfato).

terísticas xerófilicas al ir disminuyendo la humedad a medida que los desiertos se formaban. Dentro de la flora que existe en las zonas áridas y semiáridas, se encuentra un grupo vegetal, la familia Cactaceae, las cactáceas por su peculiar aspecto y por sus caracteres de organización, estructuralmente semejantes a las demás dicotiledóneas, presentan hábitos y estructuras anatómicas de adaptación altamente especializados que le imponen una fisonomía particular (Bravo, 1978), siendo responsable de ésto, entre otros, su fisiología fotosintética, ya que éstas presentan fijación nocturna de CO_2 , siendo ésta regulada por los factores ambientales.

La gran sequedad de las zonas áridas plantea la hipótesis de que las plantas de los desiertos poseen propiedades fisiológicas especiales (una resistencia a la sequía) que les permite crecer en condiciones áridas (Walter, 1977). De esta manera según González (op. cit.) todas las comunidades quedan caracterizadas en tres vocablos: 1) Caracterizar la estructura de las comunidades, es decir, por pradera debe entenderse una comunidad en la que predominan plantas herbáceas; por matorrales a las comunidades en que dominan plantas arbustivas, en donde los componentes se ramifican desde abajo o no llegan a constituir un tronco principal; y, por bosques, aquellas comunidades donde dominan vegetales monopódicos, o sea, con tronco bien definido; 2) El término bosque, se refiere al medio ambiente en el que se desarrollan las comunidades, por ejemplo: La zona alpina, región templada, región tropical, región subtropical y la región desértica, las cuales difieren por su temperatura media anual, precipitación, tipo de vegetación y diferencia de suelos; 3) Se refiere a las características más notables de los domi

nantes fisonómicos como, peculiaridades foliares, tanto morfológicas como fenológicas. Por otro lado, este autor hace mención de que la vegetación de las zonas semiáridas, áridas y desérticas es de tipo "matorral desértico espinoso" y que éste ocupa diferentes tipos de suelos; observándose tanto en suelos aluviales y calizos, como en derivados de rocas ígneas y metamórficas; siendo en general arenoso y pobres en materia orgánica, debido a esto, su drenaje no es muy efectivo, pues no retienen agua. Lo anterior se puede resumir en el cuadro I. Walter (1977) menciona, que se ha dado el nombre de "xerófitos" a todas las plantas que crecen en zonas secas, diciendo que esto no es adecuado, pues en toda zona árida existen residencias ecológicas que proporcionan a las plantas un buen abastecimiento de agua, por lo tanto, muchas especies que soportan la sequía sin secarse, pueden denominarse xerófitas, separándolas del grupo especial de las suculentas, que presentan acumuladores de agua. Según su comportamiento ecológico este autor divide al grupo de los xerófitos en tres subgrupos, unidos entre sí por formas de transición, así tenemos: 1) Xerófitos malacófilos, característicos de zonas semiáridas, poseen hojas blandas que se marchitan durante la estación seca, por lo que la concentración del jugo celular aumenta considerablemente; si la sequía durará mucho tiempo las hojas caen, de manera que solo se conservan los primordios florales más jóvenes incluidos en yemas muy peludas; 2) Xerófitos esclerófilos. Con hojas pequeñas, duras y reforzadas por tejidos mecánicos, se les encuentra en zonas con una larga sequía estival, cuando falta el agua pueden reducir su transpiración a un mínimo; la concentración del jugo celular sólo aumenta en condiciones extremas;



CUADRO I. Resumen de las distintas comunidades que se encuentran en las zonas áridas y semiáridas.

y, 3) Xerófitos estenohídros. Que ante la falta de agua cierran sus estómas y evitan así el aumento en la concentración del jugo celular, pero con ello se detiene el intercambio gaseoso y por lo tanto también la fotosíntesis, se dice que las plantas entran en un estado de estrés y si la sequía se mantiene las hojas de estas especies no se secan, sino se amarillean y finalmente caen.

Por tal motivo y considerando lo anterior, así como, la magnitud de las zonas áridas y semiáridas que se presentan en nuestro país, y debido a que no se han realizado estudios ecofisiológicos en México, es necesario llevar a cabo trabajos que contemplen de que manera los factores medio ambientales están influyendo en la fisiología de estas plantas, para que exista un mejor manejo y explotación de los recursos naturales que estas zonas ofrecen y así obtener mayores beneficios.

Tomando en cuenta lo anterior, se planteó el siguiente objetivo:

OBJETIVO DE LA TESIS

Determinar la magnitud de la fluctuación fotosintética en Escontria chiotilla (Weber) Rose, en relación a los principales factores ambientales.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Descripción de la vegetación de la zona de estudio.
 - a) Descripción de la estructura vertical y horizontal de la comunidad.
 - b) Descripción de la estructura poblacional de Escontria chiotilla.
 - c) Determinación de la densidad, frecuencia, cobertura de Escontria chiotilla y las especies de tipo arbustivo y arbóreo de la comunidad.
- Descripción sobre aspectos ambientales.
 - a) Caracterización de factores edáficos; textura, pH, profundidad, nutrientes y otros elementos en la zona de muestreo, así como el potencial mátrico del suelo.
 - b) Determinación de la temperatura máxima, mínima y promedio de cada mes durante todo el día.
- Descripción sobre aspectos fisiológicos de la planta.
 - a) Determinación de acidez titulable diurna, temperatura corporal, flores, brotes y frutos anual de Escontria chiotilla

ANTECEDENTES

I. Características de las zonas áridas

El límite entre lo árido y no árido es convencional y puede variar según el criterio de cada investigador que establezca el límite, tampoco los límites ya establecidos pueden ser precisos, puesto que, generalmente existen zonas de transición donde resulta difícil decidir si determinados lugares son áridos o no. Beltrán (1964) menciona que tres son fundamentalmente los criterios que se aplican para definir y delimitar las zonas áridas: el climatológico, que toma en cuenta la cantidad y distribución de la precipitación pluvial y sus relaciones con la temperatura; el hidrológico, que considera la disponibilidad de agua con miras a su utilización, analizando no solamente los factores anteriores, sino también los orográficos y edáficos, que pueden afectar más o menos profundamente el panorama respectivo; y el ecológico, que usa como criterio para la delimitación de las zonas las características de su vegetación. Walter (1977) define como una zona árida aquella en que la evaporación es mucho más elevada que la cantidad anual de precipitaciones. Los climas áridos según Köppen (en Beltrán, *op. cit.*) son aquellos en donde la precipitación media anual es expresada en centímetros (r) y es igual o menor del doble de la temperatura en °C (t) más 14, es decir, $r \leq 2(t+14)$, además, considera áridos todos aquellos lugares que tengan un clima B de la clasificación que lleva su nombre, o bien, en el caso de no haber datos meteorológicos. Mosiño (1974) comenta que los factores que determinan el clima

de un lugar, son, en orden de importancia: 1) La latitud, 2) La orografía, 3) La distribución de las tierras y mares, 4) Las corrientes marítimas, y 5) Las tormentas y sus trayectorias.

Mosiño (op. cit.) explica, que las oscilaciones anuales de temperatura en México se distribuyen de una manera más o menos regular con magnitudes crecientes hacia el norte sobre las áreas terrestres y que debido a ésto el área total del país se ha dividido en cuatro zonas principales: 1) Una faja isothermal con oscilaciones menores de 5 °C que ocupa las zonas más australes del país; 2) Una faja con poca oscilación anual de las temperaturas medias mensuales (entre 4 y 7 °C) que se encuentra aproximadamente al sur de las laderas más boreales del eje volcánico; 3) Una área extremosa con oscilaciones entre 7 y 14 °C localizada en la porción septentrional del país; y 4) Una área muy extremosa con oscilaciones mayores de 14 °C localizada a lo largo de la porción más boreal donde la estación invernal se marca claramente.

Walter (op. cit.), considera que una zona calurosa es un desierto cuando la precipitación anual está por debajo de los 200 mm. y la evaporación potencial por encima de los 2000 mm., así, el nivel de precipitaciones tiene una gran importancia sólo indirecta para las plantas de las regiones áridas, lo decisivo es más bien la cantidad de agua del suelo de la que puedan disponer, está agua es sólo una parte de la que cae sobre el suelo en forma de lluvia, ya que otra fluye por la superficie y otra se evapora de nuevo, la parte de lluvia que queda retenida depende del tipo de suelo, en las zonas áridas los suelos arcillosos son muy secos mientras que los arenosos son muy húmedos. Por otra parte, Glantz (1977) menciona, que las condiciones desérticas

en áreas semiáridas y áridas con una precipitación de 600mm. son debidas a la influencia humana y a los cambios climáticos.

II. Localización del área de estudio y descripción de E. chiotilla (Weber) Rose.

Un ejemplo de una zona semiárida es el que presenta el municipio de Coxcatlán, Puebla, el cual limita al norte con el municipio de Ajalpan; al sur con el distrito de Teotitlán, Oaxaca; y al oeste con San Sebastián Zinacatepec. La cabecera del municipio se encuentra a los 18°16'20" latitud norte y a los 97°9' longitud oeste en relación al meridiano de Greenwich y a 1°58'29" al este del meridiano de México, el municipio se encuentra integrado por dos juntas auxiliares, Tilipa y Calipam y once rancherías: Pala, Xacalco, Vigastepec, Tequexpalco, Potrero, Tepeyoloc, Tecoltepec, Ocotlamanic, Chichiltepec, San Rafael (Pueblo Nuevo) y Venta Salada (Aguilar et al, 1982). A esta última pertenece la comunidad de estudio, quien se encuentra ubicada a los 97°11'48" y 97°12'13" longitud oeste y a los 18°16'45" y 18°17'9" latitud norte (carta geológica, Orizaba E 14-6, 1:250 000; Dirección General de Geografía, 1983; figura 2).

Aguilar et al (op. cit.) señalan que entre las características más importantes del área de estudio son:

- Altitud de 1200 metros
- Clima según Köppen es BS₁(h')W'(W)(e)g

Donde:

B : Grupo de clima seco.

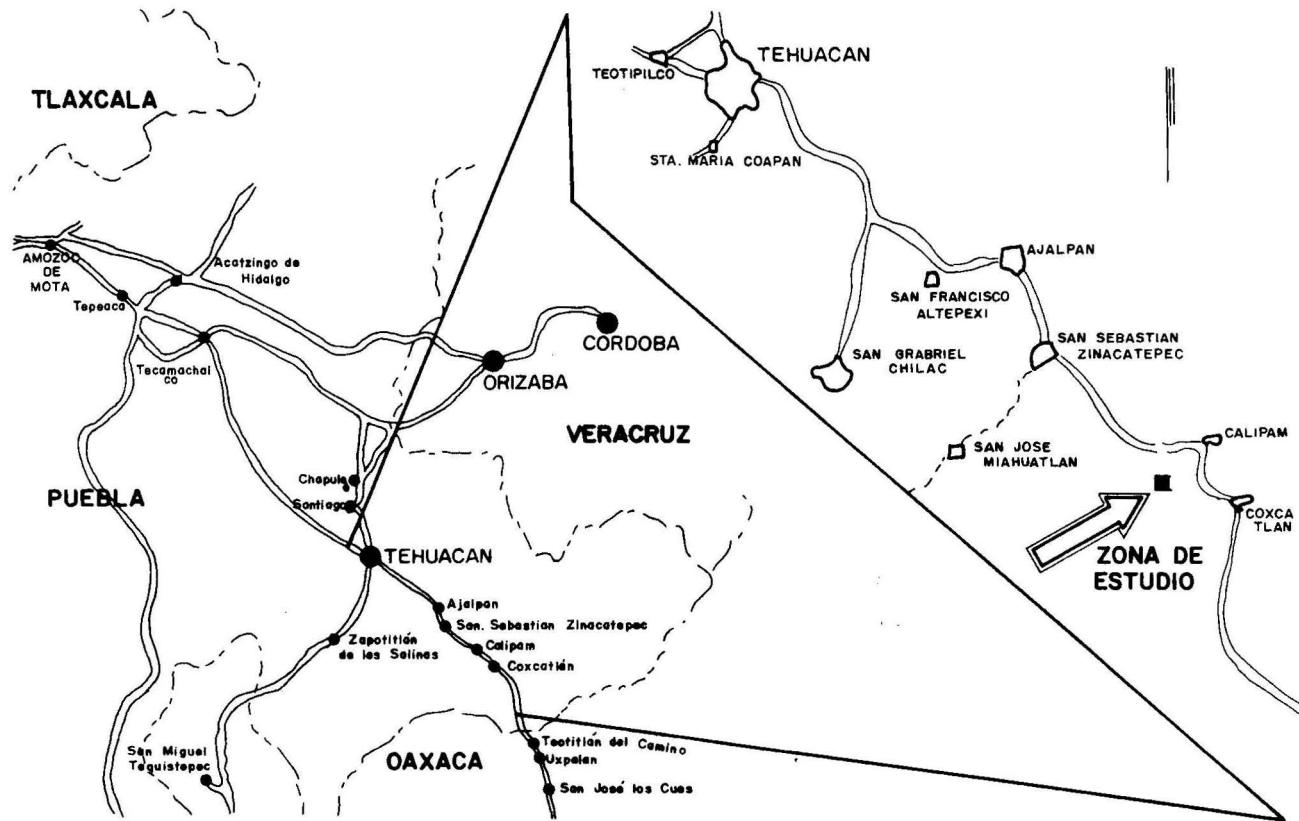


FIGURA 2. Mostrando el valle de Tehuacan (Carta topográfica, CENTRO, 1: 1 000 000; DETENAL, 1983), así como, la zona de estudio vista en el recuadro (Carta geológica, ORIZABA E 14-6, ---- 1: 250 000; Dirección General de Geografía, 1983).

- S₁ : El menos seco de los climas BS con P/T= 22.9.
- h' : Muy cálido, temperatura media anual de 22°C.
- W'' : Presencia de canículas (dos puntos de precipitación media anual máxima separadas por dos estaciones secas, una larga en la mitad fría de la temporada lluviosa).
- (W) : Régimen de lluvias de Verano.
- (e) : Variación de temperaturas medias mensuales con extrema oscilación entre 7 y 14°C.
- g : Mes más caliente antes de Junio.

- Temperatura media anual de 22.7°C
- Precipitación anual de 542.4 mm.
- Suelos con dos horizontes A y C y tres tipos de textura; franco, migajón-arcilloso y arcilloso-arenoso, pH alcalino (8.3), ricos en carbonatos de Calcio.
- Vegetación: La vegetación de mayor importancia dentro de la zona de estudio es de tipo micrófilo y crasicaule (Rzedowski, 1978), pero de acuerdo con Miranda y Hernández X. (1963), la zona de estudio presenta un tipo de vegetación multidendrícaule y crasicaule, considerado en su conjunto como selva baja espinosa caducifolia, ya que se caracteriza por tener agrupaciones de plantas arbustivas de ramificación abundante con espinas laterales y tallos carnosos, así como, un predominio de leguminosas espinosas bajas (4 a 8 m.) y preponderantemente de hojas caedizas, presentando además, una temporada media anual superior a los 18°C y una precipitación inferior a los 700 mm.

Además el área de estudio presenta una dominancia fisonómica de

Escontria chiotilla (Weber) Rose, y habitando la misma zona aunque en proporciones menores se encuentran las siguientes plantas:

NOMBRE CIENTIFICO	NOMBRE VULGAR
<u>Ferocactus recurvus</u> Miller l.lto.	Biznaga
<u>Ziziphus mexicana</u> Rose.	Cholulo
<u>Myrtillocactus geometrizans</u> var.	Garambullo
<u>Grandeareolatus</u> (Mart.) Cons.	
<u>Opuntia pilifera</u> Weber	Nopal
<u>Cercidium praecox</u> (R. et Pav) Harms.	Palo mantecoso
<u>Salvia aspera</u> M. y G.	
<u>Stenocereus stellatus</u> (Pfeiffer) Ricc.	Xoconoxtle
<u>Acacia cochliacantha</u> Humb. y Bonpl.	Cucharillo
<u>Ipomoea intrapilosa</u> Rose.	Casahuate blanco
<u>Mimosa</u> sp.	Uña de gato

Por otra parte, Bravo (op. cit.), describe a E. chiotilla, que es la planta de estudio, de la siguiente manera; E. chiotilla pertenece al:

Orden: Cactales Britton et Rose

Familia: Cactaceae Lindley

Subfamilia: Cereoideae Schum.

Tribu: Pachycereae Buxb.

Género: Escontria Rose

Especie: Escontia chiotilla (Weber) Rose.

Y es conocida como "quiotilla", "jiotilla", "Garambullo", "Padre nuestro" y "Chigus", la planta es arborescente, de 3 a 4 metros de

altura, aunque Piña (1977) y Nieto (1983) mencionan una altura de hasta 7 metros; el tronco es corto y grueso, como de 40 cm. de diámetro; presenta numerosas ramas rígidas de color verde oscuro teniendo un diámetro de 29 cm.; las ramas tienen de 7 a 8 costillas y en su terminación presentan en promedio 3 frutos cada una; sus aréolas miden 1 cm. de longitud y contienen fieltro grisáceo; sus espinas son radiales, en número de 10 a 15, subuladas, rectas, observándose de a 5 espinas centrales siendo una más larga que las otras (7 cm. de longitud); las flores se presentan en la terminación de las ramas, son indibuliformes, miden incluyendo el ovario 3 cm. de longitud; su fruto es globoso, escamoso, de color café rojizo de 3.5 cm. de diámetro, su pulpa es purpurina, dulce y comestible, sus semillas son negras de 15 mm. de anchura y largo. Nieto (op. cit.) señala, que E. chiotilla se encuentra asociada a otras cactáceas de gran tamaño y especies arbóreas propias del matorral micrófilo; a menudo forma agrupaciones llamadas quiotillales, ésta se encuentra registrada en la cuenca del balsas, en el área del río Tepalcatepec, cuenca alta del Papaloapan; en Oaxaca, región de Cuicatlán, Teotitlán y Totolapan; en el cañón del Zopilote, Guerrero; en la presa del infiernillo, Michoacán y es muy abundante en el Valle de Tehuacán, Puebla, principalmente en los poblados de Calipam, Acatlán y Coxcatlán. Su fruto se consume en forma natural, preparado como mermelada o en conserva, también se elabora vinillo de jiotilla, el talamo central de la planta se utiliza para levantar cercas y como leña. El hecho de que estos frutos se utilicen localmente para la producción de mermelada, indica que deben ser ricos en mucílagos y sustancias pécticas, esta característica amplía el campo de su uso, ya que este tipo de productos secundarios tienen

gran demanda en la industria alimenticia, especialmente en la dulcera, elaboración de pastas y en la farmacéutica, como vehículo de pomadas en calidad de demulcentes y emolientes. Esta planta se reproduce vegetativamente al desprenderse un brazo, siendo la época de floración en los primeros meses del año y la fructificación en los de abril, mayo y junio. La producción de flores y frutos comienza a los 5 ó 6 años y a partir de entonces se mantiene una producción constante.

III. Definición de MAC (Metabolismo ácido crasuláceo)

Debido a que las primeras observaciones científicas del intercambio de gas y acidez en plantas suculentas fueron conocidas a finales de 1800 y principios de 1900 siendo una variedad de plantas suculentas descritas como una demostración de síntesis de ácido nocturno acoplado al catabolismo del ácido diurno, este tipo único de metabolismo de ácidos orgánicos fué conocido como metabolismo ácido de las crasuláceas (MAC), en 1886 Warburg considero a los ácidos orgánicos como productos del metabolismo de carbohidratos los cuales posiblemente sirven como origen del carbón, sustituido por el CO_2 a pesar del intercambio de gas restringido en plantas MAC, en 1885 DeVries consideró los ácidos orgánicos como una adaptación de suelos calcáreos, el limo en el cual las plantas MAC neutralizan estos ácidos, en 1892 Aubert, sugirió que la alta concentración de ácido previene la pérdida de agua transpiracional (Szarek y Ting, 1982). Actualmente Ting y Gibbs (1982), definen a MAC de acuerdo a los siguientes criterios: 1) MAC esta asociada primeramente con plantas suculentas, pero particularmente con plantas cuyo gran parénquima de células contienen cloroplastos,

abundantes ácidos y agua; 2) Las plantas presentan una marcada fluctuación diurna de ácidos orgánicos (particularmente ácido málico) recíprocamente con el almacenamiento de glucógeno. La acumulación de ácido málico en la noche por la carboxilación catalizada por la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEP); 3) Estas plantas se caracterizan por una alta actividad de PEP carboxilasa. La composición del isotopo ^{13}C es variable (alta cuando las plantas presentan una función metabólica MAC y baja durante la actividad fotosintética C_3); 4) En estas plantas los estomas permanecen abiertos en la noche en donde es captado la mayor cantidad de CO_2 y donde ocurre pérdida de agua; y, 5) Estas son de origen tropical (generalmente del suroeste de Africa) y se encuentran en habitats xerófitos o diferentes habitats secos y raramente en medioambientes muy fríos. Posteriormente en una revisión más reciente sobre MAC, Ting (1985), define MAC bajo los siguientes criterios: 1) Una fluctuación diurna de ácidos orgánicos; 2) Una fluctuación diurna recíproca de almacenamientos de carbohidratos como almidón, poliglucanos o hexosas solubles; 3) Alto nivel de PEP carboxilasa y una descarboxilasa activa; 4) Vacuolas de gran almacenaje que se encuentran en algunas células así como cloroplastos; 5) Algún grado de succulencia ajustado con una gran extensión de clorénquima; y, 6) Intercambio de gas nocturno. Además, menciona que estas plantas son nativas de medio ambientes semiáridos y tropicales donde existe una concentración superior en comparación con los trópicos donde el porcentaje de estas plantas es bajo, siendo raras en medio ambientes fríos y húmedos así como ausentes en desiertos fríos, como, el desierto de Siberia.

El metabolismo ácido crasuláceo fué primeramente observado en la planta crasulácea Bryophyllum calycinum (Ranson, 1960), actualmente se conocen 25 ó 30 familias de plantas las cuales contienen especies con MAC (Ting y Gibbs, 1982; Ting, 1985). En algunas, MAC puede ser exclusivo, por ejemplo en las Crassulaceae, Cactaceae y en otras como Liliaceae y Asclepiadaceae presentando MAC únicamente las especies suculentas, las 1000 ó más angiospermas también presentan MAC , incluyendo, alrededor de 1000 Bromeliáceas y varias miles de Orquídeas, debido a esto el metabolismo ácido crasuláceo incluye un rango importante de fotosíntesis en plantas con flores.

IV. Efecto del ambiente sobre el metabolismo ácido crasuláceo (MAC)

Generalmente los estudios realizados en plantas con fisiología MAC han sido llevados a cabo en su mayoría por investigadores norteamericanos, así tenemos a Ting (en Burris y Black, 1976) quien observó, que 18 familias de plantas suculentas estan adaptadas a medio ambientes secos (estacionales o contínuos) en virtud de poseer la vía fotosintética MAC. Por otra parte, la mayoría de estudios se encuentran relacionados con los factores ambientales siendo:

A) Respuesta estomatal y flujo de CO₂

En 1978, Osmond reportó que la respuesta estomatal en plantas con MAC se debe principalmente al potencial de agua de la planta, ya que este factor controla la apertura de la luz o la oscuridad, presentándose además el movimiento estomatal en respuesta a los cambios de la estabilidad del agua en la planta, concentración de CO₂ interno,

humedad ambiental, intensidad de luz y temperatura, los cuales pueden afectar el suministro de CO_2 externo para ser asimilado por el tejido. Kenyon et al (1981) descubrieron que los niveles diurnos de meta—bolitos en hojas de Kalanchoe daigremontiana son intermediarios en la asimilación de CO_2 por vía fotosintética del MAC, encontrando además que existen tres períodos de transición: 1) Al comienzo del periodo de luz los estomas se abren ampliamente y se cierran a los 30 minutos, observándose que la vía fotosintética C_3 es eficaz durante este tiempo y que la descarboxilación de malato da comienzo; 2) A medio día ocurre otro período de transición, en donde, los estomas se reabren al principio y la proporción de descarboxilación del malato es lenta y el CO_2 formado en el interior de la hoja es agotado; y, 3) En la noche los estomas se cierran inicialmente y se reabren una hora después, siendo la vía fotosintética C_3 bloqueada y comenzando la síntesis de malato 1 ó 3 horas después. Acevedo et al (1983) encontrarón que los brotes florales y los cladodios jóvenes de Opuntia ficus-indica exhibieron una apertura estomatal diaria, mientras que los cladodios maduros y los frutos exhibieron una apertura estomatal característica de la vía fotosintética MAC, observando también que con un severo estrés de agua se reprime la apertura estomatal nocturna en los cladodios maduros y que la alta conducción de vapor de agua que ocurre al principio no es afectada y además el incremento de acidez nocturna no fué tan sensitiva al estrés de agua como la apertura estomatal nocturna. Osmond (1978) descubrió que dentro de un estrés de agua el MAC reduce el reciclaje interno de CO_2 en la luz y en la oscuridad pudiendo considerar esto si las actividades enzimáticas son amortiguadas adecuadamente.

Kluge (citado, en Gibbs y Latzko, 1979) enfatiza que en la naturaleza, las plantas con MAC tienen el problema de como garantizar la ganancia de carbono en un máximo posible con la mínima pérdida de agua, encontrando que este problema es resuelto por la separación temporal de la fijación primaria de CO_2 por la vía de la fosfoenol piruvato carboxilasa (PEP) (captando el CO_2 atmosférico cuando los estomas están abiertos en la noche) y por la luz induciendo a la reducción del carbono (reciclaje de CO_2 endógeno suministrado por la descarboxilación del malato despues de cerrar los estomas durante el día).

B) Metabolismo ácido y factores ambientales

a) Radiación fotosintéticamente activa (RFA)

Virzo et al (1980) encontraron que a altas temperaturas del día y con una gran intensidad luminosa se fomenta la actividad del MAC incrementándose de esta manera la proporción del consumo de malato en la luz y consecuentemente la cantidad de CO_2 es asimilada en el período de luz. Woodhouse et al (1980) citan, que un incremento de acidez nocturna depende de la RFA absorbida durante el día, afirmando además, que la geometría del tallo y la orientación en ciertos cactus pueden ser interpretados como adaptaciones de la RFA, mencionando que en Agave deserti si el plano de inclinación es de 40° norte éste mostraba una pérdida de carbono ganada en invierno, con lo cual, la inclinación reduce la acidéz hasta un 24%, pero si la inclinación es del lado este u oeste en verano o en invierno a un ángulo de 70° la acidéz se reduce hasta un 42%. Koch y Kennedy (1982) indican que en las plantas de Portulaca oleracea que crecieron en el campo, las fluctuaciones de

acidéz fueron más grandes en los tallos que en las hojas y lo contrario ocurrió en plantas que crecieron en cámaras de crecimiento, el contraste de estos dos grupos pueden ser el resultado de diferentes intensidades de luz, ya que las plantas crecieron dentro de toda la magnitud solar, expuestas aproximadamente 7 horas presentaron un área de superficie y un tallo más grande, debido a esto, estas plantas almacenaron grandes cantidades de carbohidratos, la desacidificación estuvo asociada con un bloqueo en la intensidad de luz en algunas plantas MAC. Nobel (1982) encontró que la RFA se encuentra limitada por la captación de CO_2 y que debido a esto, se observa un crecimiento en las suculentas del desierto, además menciona, que los cladodios terminales de Opuntia ficus-indica estudiados en Chile, California e Israel se encuentran influenciados por: 1) La orientación de los cladodios; 2) La dirección cuyo máximo de la RFA es interceptada; y, 3) El fototropismo; También encontró que hay una dependencia entre la RFA y los cambios de acidéz, descubriendo que la mayor acidéz nocturna fue del lado este-oeste y cuyo ángulo fué de 30° . Acevedo *et al* (1983) destaca que el incremento de acidéz nocturna depende del total de RFA y que el 90% de saturación de la RFA proporciona 27 moles/ m^2 día a 18°C , también mencionan que en Opuntia ficus-indica la RFA recibida en las superficies verticales pequeñas fué en promedio de 21 moles/ m^2 día y que el incremento de acidéz nocturna en los bordes de los cladodios limita la RFA en el campo. Nobel y Hartsock (1983) estudiaron los efectos de varios niveles de la RFA en la captación nocturna de CO_2 y acumulación de ácido dentro de condiciones controladas para Opuntia ficus-indica, encontrando, que cuando el total de RFA diaria es mantenida a 10 moles

de fotones /m²día el nivel de RFA varía y la proporción de H⁺ nocturnos (acidificación del tejido) cae a un 90% de saturación, cerca de 700 mM/m²seg., siendo este el nivel típicamente similar al patrón fotosintético C₃ con saturación de luz, debido a esto, cuando la RFA se encuentra a un 90% de saturación, la acumulación de acidéz nocturna es de 24 moles/m²día en el campo y 21 moles/m²día en el laboratorio, con esto se concluye, que por debajo de 4 moles de fotones/m²día la RFA en Opuntia ficus-indica no se capta CO₂ nocturno y que el incremento de la RFA en un rango de 4 a 20 moles de fotones/m²día puede tener un gran efecto en la captación de CO₂ así como en la acumulación de ácido, además mencionan, que cuando los frutos son radiados con luz la capacidad de asimilación de CO₂ por los cloroplastos es inhibida y que la RFA para cladodios verticales en el campo no excede de 38 moles de fotones/m²día en varias latitudes y estaciones.

b) Fotoperíodo

Queiroz y Brulfert (citado, en Ting y Gibbs, 1982) descubrieron que en las plantas de Opuntia las señales del fotoperíodo (de 9:00 a 18:00 Horas) son detectadas específicamente por la cromoproteína del fitocromo y la información es traducida como cambios en el balance entre las dos formas de intertransformación por la molécula del fitocromo, también realizaron un estudio en hojas jóvenes y viejas de Kalanchoe blossfeldiana encontrando que las hojas jóvenes son más sensitivas al control del MAC y que las hojas viejas presentan una ventaja cuantitativa al aumento del MAC y que esto puede ser considerado bajo los siguientes puntos de vista: 1) El fotoperiodismo es capaz de inducir o aumentar el MAC: 2) El fotoperiodismo es capaz de inducir el aumento

del MAC de acuerdo al tipo de planta que se trate; 3) Para especies de Kalanchoe blossfeldiana, K. daigremontiana, K. tubiflora, K. fedtschekoi y Opuntia el nivel del MAC y otras funciones metabólicas siendo altas en algún tiempo estacional pueden ser simultáneamente un enlace a través de un control ejercido por un fotoperíodo específico; y, 4) Los mecanismos de control del fotoperíodo y la función adaptativa del MAC pueden ser diferentes en plantas distintas.

c) Disponibilidad de agua en el suelo

Szarek y Ting (1975) llevaron a cabo un estudio sobre respuestas fisiológicas a la precipitación en Opuntia basilaris (Cactaceae), observando que la significancia adaptativa de la conservación de la actividad metabólica en plantas con MAC se aclara por medio del metabolismo ácido y del intercambio de gas, en donde las plantas del desierto presentan un inmediato y marcado acrecentamiento en el metabolismo ácido así como un incremento en la eficacia sobre el uso del agua y la asimilación del CO_2 , estimándose que la actividad metabólica uniforme es medida por la magnitud de síntesis de ácido nocturno incrementado 24 horas después de la precipitación pluvial (las características de intercambio de gas aprovechado inmediatamente presentó valores típicos de plantas C_3 y C_4), mostrándose además, que los valores mínimos del radio de transpiración son más bajos que los valores de las plantas C_4 y la eficiencia de asimilación del carbono es similar a los valores máximos en plantas C_4 , por último concluyen, que las plantas con MAC presentan una rápida respuesta fisiológica a pequeñas cantidades de precipitación pluvial no obstante los grandes periodos previos de sequía. Virzo et al (1980) mencionan que durante

moderado estrés de agua en Cissus quadrangularis ésta presenta una alta capacidad de fijación de CO_2 nocturno y una alta eficiencia al uso del agua, por lo tanto, el radio de transpiración nocturna en plantas con sequía es de $8 \text{ mg/dm}^2\text{Hr.}$, y el reporte más bajo del radio de transpiración en plantas con abundante agua es de $28 \text{ mg/dm}^2\text{Hr.}$, pero durante un estrés de agua muy severo el MAC permite una conservación en el nivel del metabolismo, además afirman, que una alta temperatura y una alta intensidad luminosa aumentan la actividad del MAC en plantas de C. quadrangularis con abundante agua, por lo cual, estas presentan un rápido crecimiento y una exuberante ramificación, concluyendo, que todo esto ocurre en todos los campos durante el período de precipitación pluvial. Sutton et al (1981) observaron que en plantas de Opuntia bigelivii Engelm. regadas durante 10 semanas después de la sequía ocurre una acumulación sustancial de glucógenos y que en plantas de 9 semanas de sequía se encuentra más mucílago que glucógeno (20.4 y 13.9 mg/g. respectivamente), además, estos son dos importantes polisacáridos los cuales se encuentran en mayor cantidad dentro del córtex joven debido a que ahí es donde se lleva a cabo la mayor actividad fotosintética del tejido. Rayder y Ting (1981) trabajaron con dos especies de Pereskia (P. aculeata y P. grandifolia) Destacando que dentro de condiciones de estrés de agua la magnitud de fluctuación de ácidos orgánicos es alta, ocurriendo esta fluctuación en plantas con abundante agua y con estrés de agua, ellos encontraron que bajo condiciones favorables de agua en las dos especies estudiadas presentaron un patrón fotosintético C_3 en términos de intercambio de gases, pero no, en la fluctuación de ácidos orgánicos, pero cuando estas fueron estresadas

con agua, el incremento en la fluctuación de ácidos orgánicos fue grande, por lo tanto concluyen, que el reciclaje de CO_2 interno, teóricamente contribuye a la supervivencia de las plantas dentro de condiciones de aridez, consecuentemente un moderado estado de energía es mantenido y una rápida respuesta a pequeñas cantidades de precipitación pueden asimilar el CO_2 atmosférico. Koch y Kennedy (1982) revisaron 2 grupos de plantas de Portulaca oleracea L. una dicotiledónea C_4 poniendo a una de ellas con abundante agua diaria y a la otra la regaba cada 3 ó 4 semanas provocando un potencial hídrico de -8 bars, la actividad del MAC fué probada en plantas con estrés de agua durante el mes de agosto en un periodo de 13 horas diarias y bajo temperaturas durante el día y la noche de 35 y 15 °C respectivamente, encontrando que bajo estas condiciones la captación de CO_2 neta ocurre lentamente durante toda la noche y que la fluctuación diurna en cuanto a la acidez titulable en hojas y tallos presentó una amplitud de 17 y 47 eq/gramo de peso fresco respectivamente, reportando además, que el MAC fué menor en las plantas de P. oleracea con fuerte estrés de agua en los meses de julio y septiembre. Jordan y Nobel (1982) estudiarón la alta distribución de tres poblaciones de Ferocactus acanthodes y dos de Carnegia gigantea, mostrando este estudio, que en los años de establecimiento adecuado, el crecimiento en tamaño de las semillas de dichas plantas fué suficiente, ya que almacenan agua y no la pierden por transpiración cuticular durante la siguiente sequía, por lo que, la máxima altura de distribución para F. acanthodes fué de 0.05 m., y para C. gigantea fué de 0.19 m., lo cual corresponde a condiciones adecuadas para su establecimiento, por último concluyen, que el registro de pre

cipitación durante varias estaciones de lluvia indicaron que en ambas especies las semillas se establecen cuando hay un mínimo del 10% de lluvia al año. Fu y Hew (1982) llevaron a cabo un estudio sobre el MAC en orquideas bajo estrés de agua, observando, que el estrés de agua en orquideas tropicales fue impuesto en hojas gruesas jóvenes y adultas, causando una reducción en la acidez titulable dentro de ellas, esta reducción estuvo correlacionada con el decremento en la captación de CO_2 nocturno, la relativa contribución en la asimilación de CO_2 durante la noche y el día en estas orquideas varío con la disponibilidad de agua, concluyendo, que dentro de severo estrés de agua la asimilación de CO_2 fue grandemente reducida y fue exclusivamente nocturna, ya que al regar las plantas se restaura la acidez titulable en las hojas de orquideas.

d) Humedad relativa

Martin y Siedow (1981) estudiando el MAC en la epífita Tillandsia usneoides L. enfatizan que la humedad relativa alta y constante estimula ligeramente la captación de CO_2 , concluyendo, que la alta humedad relativa durante la noche es un prerequisite para una proporción alta en la captación de CO_2 . Lüttge y Nobel (1984) captaron las variaciones en la concentración de malato, presión osmótica y presión hidrostática en Cereus validus durante el día y la noche, descubriendo, que la presión hidrostática entre el amanecer y el crepúsculo, sugiriendo que la presión hidrostática es baja al final del período de luz y alta al final del período de oscuridad, no obstante mencionan, que los cambios de presión hidrostática se explican como consecuencia de las oscilaciones osmóticas del malato, y que el incremento de los niveles de

ácido málico puede facilitar la captación osmótica para el agua por las células y esto puede actuar como un posible benefactor adicional para el MAC como principal almacenador de agua, siendo esta captación de agua modulada por la conductancia estomatal, también encontrarán que después de 20 horas de luz solar los niveles de malato no se incrementan y mantienen la presión hidrostática por la captación osmótica del agua, al mismo tiempo los estomas son cerrados y la transpiración compete por agua, por lo que, la presión hidrostática cae, durante el curso del tiempo los cambios de presión hidrostática pueden ser interpretados como una acción recíproca entre los efectos de transpiración, concentración de ácido málico y movimiento celular del agua. Woodward et al (1985) realizaron un estudio en hojas de Umbilicus - rupestris (siempre viva) mencionando que esta planta suculenta pertenece a la familia Cactaceae y es nativa del oeste de Europa, esta planta crece en paredes de acantilados y a los lados de las rocas, debido a este tipo de habitat, estas se encuentran limitadas por el volumen de raíces en el suelo siendo expuestas debido a esto, a intermitente estrés de agua, U. rupestris sin embargo muestra MAC y una variante de este llamado MAC"idling" (usualmente ocurre cuando las plantas son estresadas con agua, resultando un cierre estomatal no existiendo intercambio de gas y por una continua pero pequeña fluctuación de ácidos orgánicos debido al reciclaje interno de CO_2), ocurriendo esto en respuesta al estrés de agua en climas donde no se nota un déficit de agua, además descubrieron, que la actividad de PEPcarboxilasa se incrementa en plantas con estrés de agua y debido a esto la enzima pierde sensibilidad para inhibir el malato, en base a esto se piensa que el meta-

bolismo ácido crasuláceo es el mejor y de mayor adaptación de supervivencia durante sequías ocasionales o intermitentes en plantas que pertenecen a estos habitats.

e) Temperatura

Brandon (1967) asume que el período de acidificación en Bryophyllum tubiflorum Harv. durante la noche es de 12 horas, esto implica una dominancia media en la actividad de ácido sintetizado por enzimas, siendo de 6 moles/gHr., en hojas, sin embargo, el ácido desdoblado por enzimas a 35 °C fue de 15 moles/gHr., en hojas y debido a esto 70 moles de malato pueden ser asimilados en 5 horas, pero a 20 °C la cantidad de desdoblamiento es de 3 moles/gHr., de hojas necesitan 23 horas para desdoblar 70 moles de malato. Patten y Dinger (1968) observaron que la temperatura óptima para la captación neta de CO₂ en cactus, es cerca de 10 °C y que las temperaturas internas durante el día no parece que tengan mucha influencia en el intercambio de CO₂ como las temperaturas durante la noche; el calentamiento excesivo del tallo de los cactus durante el día o durante la noche, causando una gran liberación de CO₂, pero dentro de condiciones normales la liberación de CO₂ durante el día puede ser compensada por la captación de CO₂ durante la noche, siempre y cuando la temperatura interna de la planta durante la noche sea bastante baja, este último factor es probablemente el de mayor importancia para el control en la captación neta de CO₂ así como para la distribución de las especies de cactus. Osmond (1978) cita que las bajas temperaturas en la noche conducen a la síntesis de ácido málico con respecto a las altas temperaturas, presentando algunas especies una temperatura óptima de acidifica

ción y fijación de CO_2 nocturna entre los 12 y 17 °C dentro de condiciones normales de día y de noche, encontrándose que las temperaturas altas durante la noche se encuentran asociadas al cierre estomatal. Nobel y Hartsock (1981) encontraron que los cambios en la temperatura óptima durante la captación de CO_2 nocturno es causado por los cambios en el aumento de las temperaturas en cactus y agaves, mencionando que las temperaturas durante el día y durante la noche son de 30 y 10 °C respectivamente y que la temperatura nocturna óptima en la captación de CO_2 nocturno para las 6 especies de cactus y las 3 de agaves se encuentran entre los 12 y los 20 °C, descubriendo además, que la proporción máxima de CO_2 es alta para Agave americana dentro de una temperatura ambiental elevada, siendo baja para Agave deserti y mucho más baja para Agave utahensis, el cambio de la temperatura óptima para la captación de CO_2 nocturno se debió a cambios menores de temperatura durante la noche para Coryphantha vivipara reflejándose la respuesta de temperatura en estomas y clorenquima. Martin y Siedow (1981) estudiando el MAC en la epífita Tillandsia usneoides L. bajo ambiente controlado encontraron, que las altas proporciones de captación de CO_2 nocturno fueron observadas dentro de regímenes de temperaturas del día y de la noche, siendo estas de 25/10, 25/15, 25/20, 30/20 y 35/20 °C respectivamente, sin embargo a 40 °C durante el día y a 5 °C durante la noche eliminan la captación de CO_2 nocturno, de acuerdo con los resultados que ellos obtuvieron, encontraron que el musgo negro es tolerante a un amplio rango de temperaturas, radiación y contenido de agua. Nobel y Hartsock (1984) descubrieron que la captación total de CO_2 nocturno para Opuntia ficus-indica fué grande y que estuvo asociada a tempera-

turas de 25 y 15 °C durante el día y la noche respectivamente, encontrando que la máxima proporción instantánea fue ligeramente más sensible a bajas temperaturas perdiendo sensibilidad a altas temperaturas durante la noche, también se menciona, que Opuntia ficus-indica puede exhibir una máxima captación de CO₂ durante la noche cuando la temperatura del aire es moderadamente baja observándose que los estomas se abren por debajo de los 20 °C y esta captación puede también estar limitada por el clorofila más que por las elevadas temperaturas no -- óptimas; concluyendo, que la acumulación de ácido nocturno para O. ficus-indica ocurre justo por debajo de -5°C y por debajo de -35 °C, encontrando, que en el campo la acumulación de ácido a 12 °C y con un 90% de saturación de luz se obtienen 23 mol/m²día, mientras que a 18 °C y con 90% de saturación de luz se obtiene una cantidad baja de 20 mol/m² día.

f) Fluctuación fotosintética

Neales et al (1968) mencionan que entre especies de plantas xerófitas (Agave haworthii, Agave americana y Bryophyllum daigremontiana) hay una variación grande en el flujo de CO₂ y vapor de agua en periodos de oscuridad cuando el medioambiente es constante y que durante el ciclo de luz/oscuridad no hay salida de CO₂. Ting y Dugger (1968) realizaron un estudio sobre el metabolismo del CO₂ no autotrófico en cactus, descubriendo, que la alta fijación de CO₂ para las puntas de raíces en Opuntia estuvo relacionada con la alta proporción en la captación de O₂, observándose que mucho de ¹⁴CO₂ asimilado, puede ser estimado como ácidos orgánicos con pequeñas cantidades de aminoácidos, siendo el producto primario ácido málico con pequeñas cantidades de ácido cítrico, suc-

cínico, aspártico y glutámico, por lo que respecta a los ácidos orgánicos, el porcentaje de distribución del ^{14}C fue similar en la luz y en la oscuridad, sin embargo, la pérdida de actividad está ligeramente relacionada con el ácido málico pero se encuentra más asociada con el ácido succínico, estableciendo además, que el 20% de la conservación del ^{14}C es fijado en la oscuridad como componentes neutrales, pero - estos son transferidos en la luz para un gran reasimilación de CO_2 cuya utilidad es una conversión de ácidos a carbohidratos. Osmond y Holtum (cit. in Hatch y Boardman, 1981) estudiaron la bioquímica del MAC concluyendo que el MAC es el primer eslabón al entendimiento de la compleja regulación del flujo del carbono en los cloroplastos de las células, así como, las clases de enzimas (PEP carboxilasa, RuBPCarboxilasa, PEP carboxiquinasa, Oxigenasa, NADP málica, etc., Dittrich (en Gibbs y Latzko, 1979)) que intervienen en el metabolismo de plantas que presentan MAC, considerando además, que la bioquímica del MAC puede estar comprendida bajo los siguientes complejos regulatorios:

- 1) La dirección del metabolismo de la PEP en el citoplasma durante la noche;
- 2) Control de síntesis de ácido málico, metabolismo y transporte en el día y en la noche;
- 3) Recuperación del carbono;
- 4) Inhibición de la actividad de la PEP carboxilasa durante el metabolismo C_3 seguido de una desacidificación; y,
- 5) Una interdependencia de las diferentes fases del metabolismo, sus propiedades circadianas y las respuestas internas y externas con respecto al medioambiente. Nobel (1982) enfatizó que en *Opuntia ficus-indica* se presenta un incremento de acidez nocturna máxima de 0.63 mol/m^2 y de 0.67 mol/m^2 mencionada por otros autores, este investigador compara el incremento de acidez nocturna

máxima con otras plantas del desierto que presentan MAC, teniendo que, Opuntia chlorotica tienen un incremento de 0.76 mol/m^2 , O. inermis de 0.70 mol/m^2 , O. basilaris 0.61 mol/m^2 , O. echios var. gigantea 0.32 mol/m^2 , Agave deserti 0.65 mol/m^2 , Stenocereus gummosus 0.48 mol/m^2 y Trichocereus chilensis 0.26 mol/m^2 . Nobel y Hartssock (1983) mencionan que el ácido málico con un pK_1 de 3.4 y un pK_2 de 5.1 a 25°C y con un pH de 6.8 puede requerir esencialmente dos OH^- por cada CO_2 , por lo tanto concluyen, que cuando la respiración es baja comparada con la captación de CO_2 en el MAC dentro de un período de oscuridad siendo de 2 a 6 horas para cactus expuestos con abundante agua o con niveles altos de RFA durante el día. Sipes y Ting (1985) reportan que Peperomia camptotrichia siendo una epífita suculenta del suroeste de México, presenta MAC "cicling" (este es caracterizado por un intercambio de gas del tipo C_3 combinado con una fluctuación de ácido diurno, en donde los estomas se abren y el CO_2 es captado durante el día no obstante el reciclaje diurno de los ácidos), MAC y MAC "idling", o un metabolismo intermediario entre MAC "cicling" y MAC influenciado por la madurez de las hojas y el medioambiente, la madurez de las hojas es un factor importante en el patrón del metabolismo del carbono exhibido por esta planta, las hojas jóvenes presentaron MAC "cicling" con un intercambio de gas típico de C_3 y fluctuaciones de ácidos orgánicos, concluyendo que las hojas maduras de P. camptotrichia intercambian CO_2 durante el día y la noche.

Keeley y Busch (1984) estudiaron las relaciones entre la producción de ácido málico y la asimilación de carbono en una planta acuática sumergida con MAC, Isoetes howellii Engelmann, en estas plantas con MAC.

Por otra parte, Phillips y Jennings (1976) indican que en Kalanchoe daigremontiana los días cortos siempre inducen un incremento en la -
 suculencia, en términos de contenido de agua por unidad de peso seco
 es alrededor de 50% sobre hojas de edad cronológicamente similares, en
 plantas que crecieron en el suelo, el incremento en la suculencia fue
 de alrededor de 46 g., en días cortos y 26 g., en días largos, cuando
 crecieron en cultivos con suficiente agua presentaron niveles similares
 de suculencia siendo de 30 g., en días cortos y 20 g., en días largos,
 debido a esto mencionan que la disponibilidad de agua es probablemente
 el factor responsable de las diferencias de plantas que crecen en el
 suelo o de plantas cultivadas con abundante agua, por último concluyen,
 que los datos antes citados pueden ser la consecuencia de dos importan-
 tes estudios en la fisiología de la suculencia: 1) Es esencial conocer
 la naturaleza exacta en términos de rasgos básicos como respuesta de
 la suculencia en peso fresco y seco; y, 2) Puede haber diferencias fi-
 siológicas en la edad de la hoja aparentemente equivalente a algunos
 nudos de las hojas, afortunadamente, el uso de cultivos con abundante
 agua supera los efectos de la edad. Acevedo et al (1983) citan que la
 ganancia de materia seca para Opuntia ficus-indica alrededor de un año
 estuvo relacionada con el incremento de acidez nocturna y la proporción
 de asimilación neta fue más positiva durante todo el año, siendo el
 promedio anual de $3.4 \text{ g/m}^2 \text{ día}$ para plantas de 1 y 2 años de edad y para
 plantas de 5 años de edad fue de $7.2 \text{ g/m}^2 \text{ día}$ y una productividad de
 peso seco anual de 13 toneladas por hectárea al año, cuando su creci-
 miento alcanzó un 32%, concluyendo, que la productividad sustancial
 para plantas con MAC estuvo acompañada por el incremento máximo de -

acidez nocturna, siendo de 0.78 moles de H^+/m^2 , observándose esto hasta ahora en el campo. Por último, Chen y Black (1983) contemplaron los cambios diurnos en el volumen y peso específico del tejido en plantas con MAC, proponiendo dos hipótesis, las cuales fueron ensayadas y confirmadas: 1) Que los tejidos verdes con MAC incrementan su volumen durante el día cuando los estomas están cerrados y esto probablemente se deba a el incremento de la presión de gas generada intermitentemente por el CO_2 y el O_2 ; y, 2) Que el peso específico de las hojas y de los tejidos verdes con MAC se incrementa en la noche debido a la fijación neta de CO_2 , concluyendo por último, que estas hipótesis son sostenidas cualitativamente encontrando que ambas presentan un 6% de incremento en el peso específico del tejido verde con MAC.

En México, los estudios enfocados a la fisiología MAC han sido ignorados completamente, a pesar de que nuestro país cuenta con una gran cantidad de especies con este tipo de fotosíntesis. La mayoría de los trabajos realizados son de carácter taxonómico, sin embargo, se han efectuado estudios desde el punto de vista ecológico de las cactáceas como el de Aguilar et al (1982) quienes realizaron un estudio ecológico en el municipio de Coxcatlán, Puebla; Zavala (1982) efectuó un estudio ecológico en el Valle de Zapotitlán, Puebla; actualmente Medrano y Chiang (información personal, citado en Zavala, op. cit.) llevan a cabo un estudio de la zona semiárida Poblano-Oaxaqueña, el cual comprende una publicación monográfica de la flora del lugar, así como estudios sincológicos de la vegetación; y, Piña (1977) el cual llevo a cabo un trabajo sobre la producción de frutos de diversas cactáceas en diferentes zonas del Estado de Oaxaca.

MATERIALES Y METODOS

La zona presenta un área total de 2500 m^2 , ésta fue dividida para su estudio en 25 cuadrantes de 100 m^2 cada uno, según las técnicas de McLean e Ivimey (1963), la cual consistió en un trazado de una línea base colocada a un lado del área de estudio, midiéndose a lo largo de ésta una distancia de 2.88 m., colocando en este punto una marca atando a ella una cinta métrica y otra a la marca del otro extremo; en la primera se midieron 4.65 m., uniéndose ambas cintas y colocando una marca en el punto donde estas se juntarón, formando así un ángulo recto con el extremo de la línea base (figura 3).

En cada cuadrante las plantas se contaron y marcaron con pintura color amarillo así como con navaja, haciéndose una clave y un mapa horizontal para su posterior localización. Para la elaboración de este mapa se tomó en cuenta la cobertura de cada jiotilla. En el caso de las otras plantas solamente fue medida la altura y cobertura de cada una de ellas incluyendo en el mapa horizontal solamente las de mayor cobertura.

Posteriormente se elaboró también un diagrama de perfil de acuerdo con lo descrito por Matteucci y Colma (1982), en donde se representa una imagen fotográfica de la vegetación y se reemplaza a la fotografía que no es posible tomarla en un área como la del presente estudio. El diagrama de perfil se confecciono tomando un área de 50 m., lineales y se dibujaron a escala las plantas que se encontraron en dicha línea.

La altura de las plantas fue medida por medio de la técnica trigonométrica, usando un inclinómetro integrado a una brújula (marca Branton), la altura se obtuvo mediante la siguiente fórmula:

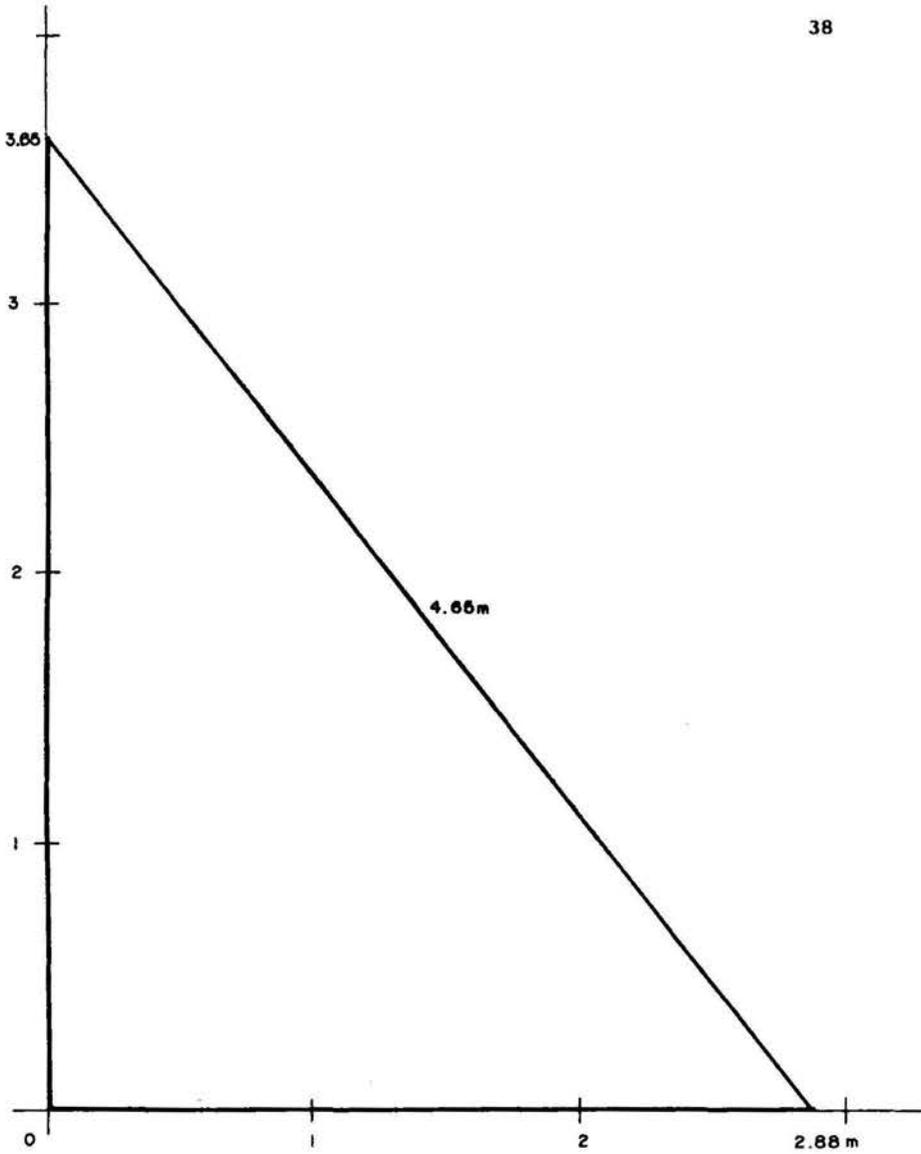


FIGURA 3. Trazado de un ángulo recto a la línea base. Tomado de McLean e Ivimey (1963).

$$h = (\text{Tang } \theta) (ca) + h'$$

Donde:

h = Altura

Tang θ = Valor del ángulo

ca = Cateto adyacente

h' = Altura del suelo a los ojos de la persona que está tomando el ángulo.

Respecto a la cobertura Matteucci y Colma (1982) mencionan que la cobertura de una especie (u otra categoría vegetal) es la proporción de terreno ocupado por la proyección perpendicular de las partes aéreas de los individuos de la especie considerada, además aclaran, que para la estimación objetiva de la cobertura hay dos técnicas fundamentales; a) mediante unidades muestrales lineales, consistiendo en extender una línea de longitud y medir la longitud interceptada, y b) mediante unidades muestrales puntuales, consistiendo en registrar la presencia o ausencia de una especie en cada uno de un conjunto de puntos ubicados al azar. Para este estudio se tomó en cuenta la primera técnica muestral, llevándose a cabo de la siguiente forma: Se utilizó una cuerda de 50 metros marcándose cada metro en ella, posteriormente fue colocada en forma lineal de un extremo de la planta al otro extremo de la misma haciéndose una delimitación a ojo, los datos obtenidos eran anotados para su posterior evaluación; las mediciones fueron hechas siempre por las mismas personas (2). Matteucci y Colma (op. cit.), definen al área basal como la superficie de una sección transversal del tallo o tronco del individuo a determinada altura del suelo, expresándose en metros de material vegetal por unidad de superficie de terreno, el área basal

que se tomo a cada planta de E. chiotilla, fué medida en la base del tallo a una altura de 20 cm., usándose una cinta métrica para dicha medición, anotandose los datos obtenidos.

PARAMETROS AMBIENTALES

Los parámetros ambientales medidos fueron los siguientes:

A) TEMPERATURA AMBIENTAL

La temperatura ambiental fue tomada cada hora con termómetros de máximas y mínimas (marca Taylor, 0-50 °C), usando solamente dos, uno puesto al sol y el otro a la sombra durante un período de doce horas (6:00 a 18:00 horas).

B) PRECIPITACION PLUVIAL

Los datos de precipitación pluvial fueron tomados del observatorio astronómico nacional ubicado en Av. Constituyentes, Tacubaya D.F., y del departamento de campo del ingenio Calípam, Puebla.

C) HUMEDAD RELATIVA

La humedad relativa fue medida con un Psicrómetro (marca Cole-Palmer) cada hora y durante un período diurno de doce horas (6:00 a 18:00 horas).

D) HUMEDAD DEL SUELO

Se tomó solo una medición durante cada mes, siendo ésta tomada a las 8:00 horas, con un tensiómetro Soiltest (0-100 centibars).

E) SUELO

Se tomaron muestras de suelo en la zona a diferentes profundidades (0-20 cm., 22-44 cm. y de 44-66 cm.), posteriormente fueron transportadas al laboratorio en bolsa de plástico previamente etiquetadas para la realización de los diversos análisis edafológicos, utilizándose la técnica de Nicolás Aguilera H. y modificada por Daniel Muñoz y Francisco López G. (1984).

PARAMETROS FISIOLÓGICOS

Los parámetros fisiológicos medidos fueron los siguientes:

A) TITULACION DE ACIDOS ORGANICOS

La técnica empleada para la titulación de ácidos orgánicos fue la modificada por Szarek y Ting (1975); esta consiste, en tomar 5 g., de peso fresco del tallo usando un horador de 12 mm., de diámetro, posteriormente el tejido fue colocado en un frasco de vidrio conteniendo 100 ml., de agua destilada, finalmente los frascos con las muestras fueron depositadas en una hielera que contenía hielo seco, para mantener las muestras en perfecto estado. Las muestras de esta manera fueron trasladadas a un laboratorio provisional en la localidad para su posterior tratamiento, el cual consistió, en macerar el tejido utilizando un mortero con pistilo, una vez que el macerado era homogéneo se mezclaba con los 100 ml., de agua destilada y se filtraba, usando para el filtrado solamente gasa, el filtrado se puso en un frasco de precipitados de 250 ml., agregándosele un magneto y colocandolo sobre una parrilla magnética LAB-LINE para su homogeneización, en seguida se pro--

cedió a tomarse el pH inicial del filtrado por medio de un potenciómetro Corning de 0.1 de precisión. Para la titulación del filtrado se utilizó una bureta Pyrex de 50 ml., previamente montada en un soporte universal, conteniendo NaOH al 0.01 N, con el cual, el pH filtrado era llevado hasta 6.4. El método anteriormente descrito se empleó solamente en los dos primeros muestreos.

En los siguientes 10 muestreos se modificó la técnica no sin antes probar si con esta técnica no había cambios significativos en los resultados a obtener, observándose que no hubo alteración en dichos resultados. La técnica modificada fué la siguiente: Se tomaron 5 g., de peso fresco del tallo usando un horador de 12 mm., de diámetro, posteriormente el tejido fue colocado en frascos color ambar de 50 ml., agregándoseles alcohol al 100% para preservar así los ácidos orgánicos. Las muestras fueron trasladadas al laboratorio para su posterior tratamiento, consistiendo en lo siguiente: Se usó un frasco de precipitados de 500 ml., al cual se le agregaron 100 ml., de agua destilada y el contenido de la muestra, para colocarse sobre un soporte universal y llevarse a punto de ebullición el contenido usando un mechero Fisher, de esta manera se permitió la evaporación del alcohol quedando únicamente en el frasco los ácidos orgánicos mezclados en el agua destilada, el contenido del frasco se dejó enfriar y se procedió a macerar el tejido hasta obtener una mezcla homogénea la cual se filtro a través de una gasa. Finalmente se tituló el filtrado mediante la técnica arriba mencionada.

B) TEMPERATURA CORPORAL

La temperatura corporal fue tomada en el momento de extraer la muestra de tejido, introduciendo el bulbo del termómetro digital (diseñado en el taller de elementos para laboratorio de la enseñanza (TE-LE) de la ENEP Iztacala, con máxima de precisión de 0.1 °C) en el tejido de la planta.

DISEÑO DE MUESTREO

El diseño de muestreo para cuantificar la acidez titulable en E. chiotilla fue dividida en tres partes:

- A) La técnica diseñada por Szarek y Ting (op. cit.) fue probada en Sedum praealtum ssp. parvifolium Clausen., con el fin de observar si era adecuada para la cuantificación de ácidos orgánicos en E. chiotilla, los resultados obtenidos en la prueba fueron positivos comprobándose que esta técnica es la adecuada para la obtención de acidéz titulable.
- B) Una vez aceptada la técnica se procedió a probarla en E. chiotilla, llevándose a cabo de la siguiente manera: Se escogieron 30 plantas tomando en cuenta su altura, cobertura y número de ramas, a cada una se le extrajo 5 g., de tejido a diferente hora (7:00, 10:00, 13:00 y 16:00), a diferente orientación (norte y sur) y a distintos niveles(tomándose tres niveles: 1) Cercano a la base del tallo, 2) En medio de la rama, y 3) La parte terminal de la rama) con el fin de saber cual era el nivel donde se acumulaba la mayor cantidad de ácidos orgánicos; para obtener este dato se efectuó la prueba es-

estadística de análisis de varianza (ANOVA). Con esta prueba estadística se estableció que el nivel 2 fue el sitio más adecuado para tomar las muestras, no habiendo diferencias significativas en la orientación (Cuadro II).

- C) En los 10 muestreos posteriores la toma de tejido se hizo a diferente hora (6:00, 9:00, 12:00, 15:00 y 18:00 horas), escogiéndose 5 plantas diferentes en cada muestreo, tomándose en cuenta, la altura, cobertura y número de ramas de cada una. Sólo en dos muestreos (octubre de 1984 y abril de 1985) se realizó la toma de tejido en un período de 24 horas. En las muestras de octubre se tomaron en cuenta 10 plantas a las cuales se les extrajo 5 g., de tejido cada 4 horas. En el mes de abril las muestras fueron tomadas de 5 plantas cada tres horas, así como la temperatura corporal de cada una.

ESTIMACION DE LA PRODUCCION DE FRUTOS

* Para estimar la producción total de frutos en 1984 y 1985 se realizó la colecta en el mes de mayo sobre 36 plantas muestreadas, tomándose en cuenta su altura, cobertura, número de ramas y orientación (norte, sur, este y oeste) la cual se obtuvo mediante una brújula Bron-ton y se delimitó con una cuerda lanzada al extremo opuesto de la planta, los frutos fueron colectados utilizándose para tal fin una vara de aproximadamente 6 metros de largo, presentando en la punta un alambre de forma triangular para poder desprender los frutos. Una vez que se efectuó la colecta de frutos, estos fueron trasladados al laboratorio en bolsas de papel estraza previamente etiquetadas; ya en el laboratorio se procedió a pesar cada muestra para obtener así el peso húmedo,

a continuación fueron colocadas en una estufa a 120 °C para su secado, ya secas fueron nuevamente pesadas para obtener de esta forma el peso seco (Cuadro III).

RESULTADOS

A) Análisis de la vegetación

En el cuadro IV, se presenta un análisis de la vegetación realizado en la zona de estudio, mostrando que Escontria chiotilla y Salvia aspera muestran un valor de importancia muy alto, mientras que las otras especies muestran un valor muy pequeño indicándonos que su presencia es mínima, además la figura 4 presenta un mapa de la distribución de especies más sobresalientes de acuerdo a su cobertura.

La figura 5, muestra la distribución de perfil sobre la vegetación a una distancia de 50 metros lineales en la zona de muestreo, y donde se observa que la especie dominante presenta una altura que fluctúa entre los 3 y 5 metros. Por otra parte, en la figura 6, se observan tres tipos de diagramas: A) Histograma de la variable altura (m) a diferentes intervalos, observándose que la mayoría de organismos tienen entre los 2 y 6 metros de altura; B) Histograma de la variable perímetro basal (cm) en donde la mayoría presenta un perímetro basal que fluctúa entre los 30 y 60 cm., de longitud; y, C) Histograma de la variable cobertura (m^2), en ésta figura se observa una frecuencia muy alta de individuos entre 0.20 y 4.5 m^2 , aunque la mayoría de organismos se encuentran entre los 4.5 a los 29.5 m^2 .

En la figura 7, se compara la altura promedio, mostrando que E. chiotilla, Myrtillocactus geometrizans y Cercidium praecox presentan una altura promedio que fluctúa entre los 3 y 4 metros aproximadamente mientras que las demás especies se encuentran fluctuando entre los 2

ESPECIES	DENSIDAD # Ind./m ²	DENSIDAD RELATIVA	DOMINANCIA	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA	FRECUENCIA RELATIVA	VALOR DE IMPORTANCIA (%)
ESCONTRIA CHIOTILLA	0.0856	25. 5066	0. 9155	71. 2784	1. 0000	16. 1290	112. 9140
SALVIA ASPERA	0.14	41. 7163	0. 0585	4. 5547	0. 9600	15. 4839	61. 7549
MIMOSA sp	0.0448	13. 3492	0. 0834	6. 4933	0. 9600	15. 4839	35. 3264
ACACIA COCH- LIACANTHA	0.0288	8. 5816	0. 0503	3. 9162	0. 9200	14. 8387	27. 3365
STENOCEREUS STELLATUS	0.0176	5. 2443	0. 0149	1. 1601	0. 8400	13. 5484	19. 9528
CERCIDIUM PRAECOX	0.0036	1. 0727	0. 1145	8. 9147	0. 3200	5. 1613	15. 1487
OPUNTIA PILIFERA	0.0072	2. 1454	0. 0199	1. 5494	0. 5200	8. 3871	12. 0819
ZIZIPHUS MEXICANA	0.0032	0. 9535	0. 0144	1. 1211	0. 2800	4. 5161	6. 5907
IPOMOEA INTRAPILOSA	0.0032	0. 9535	0. 0126	0. 9810	0. 2800	4. 5161	6. 4506
FEROCACTUS RECURVUS	0.0012	0. 3576	0. 0003	0. 0234	0. 0800	1. 2903	1. 6713
MYRTILLOCACTUS GEOMETRIZANA variedad grandeoloto	0.0004	0. 1192	0. 0001	0. 0078	0. 0400	0. 6452	0. 7722
TOTAL	0.3356	99. 9999	2. 2844	100. 0001	6. 2000	100. 0000	300. 0000

CUADRO IV. Análisis de la vegetación por medio de la técnica de cuadrantes (tomada de Cox, 1976).

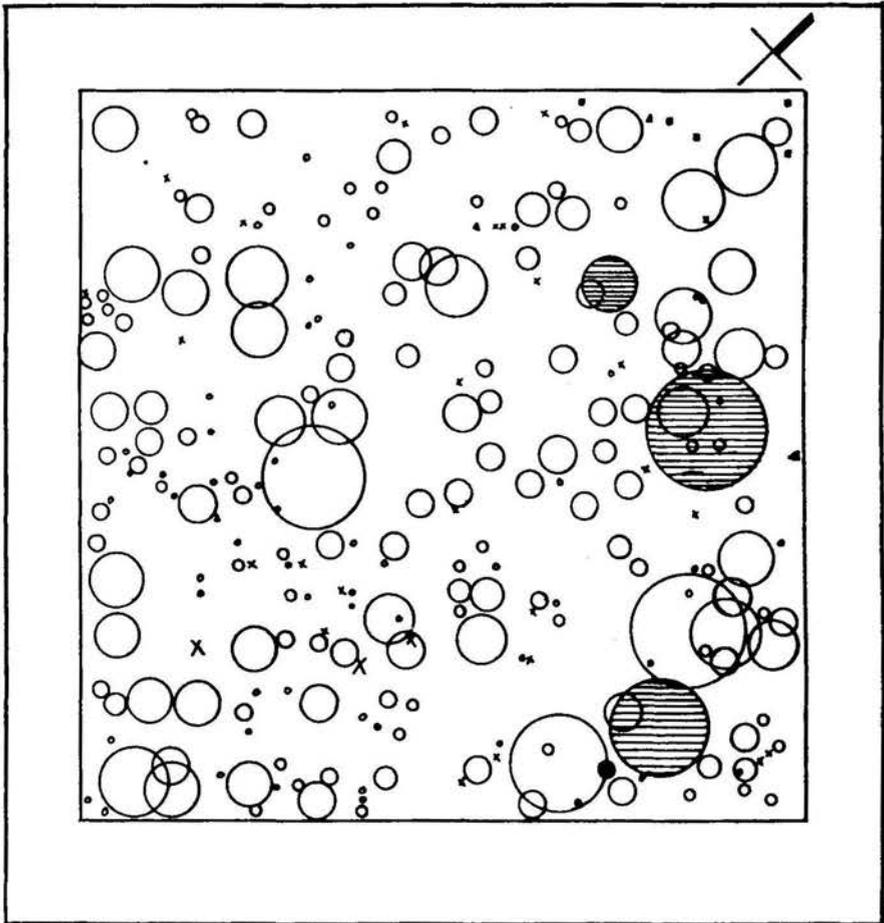


FIGURA 4. Distribución de las distintas especies de la zona de -
 muestreo: ○ Escontria chiotilla, ⊖ Cercidium praecox,
 □ Mimosa sp., ▲ Opuntia pilifera, X Stenocereus -
stellatus, Escala 1: 375.

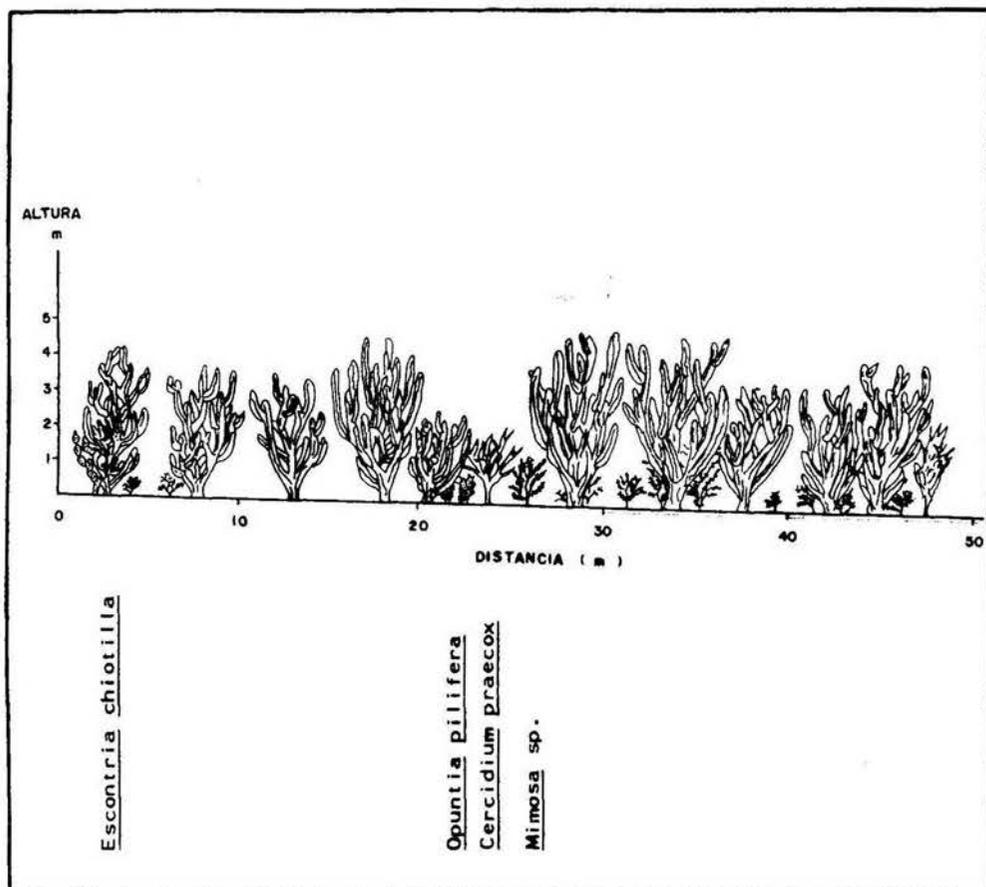


FIGURA 5. Diagrama de perfil mostrando la distinta vegetación sobre una distancia de 50 metros lineales, observándose una dominancia en altura de Escontria chiotilla.

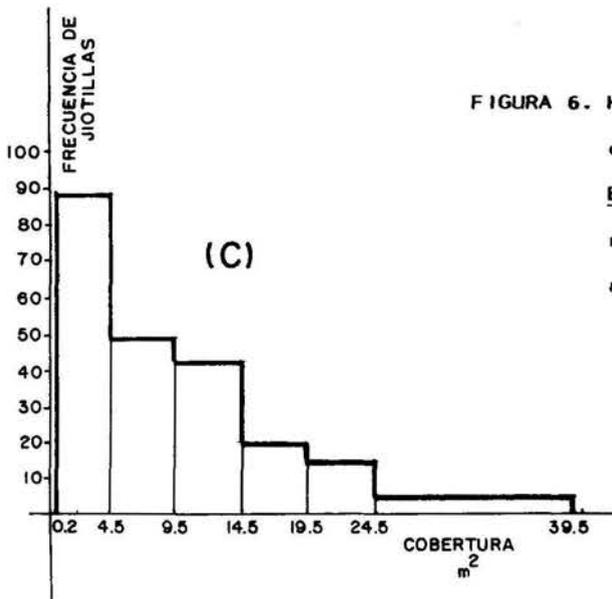
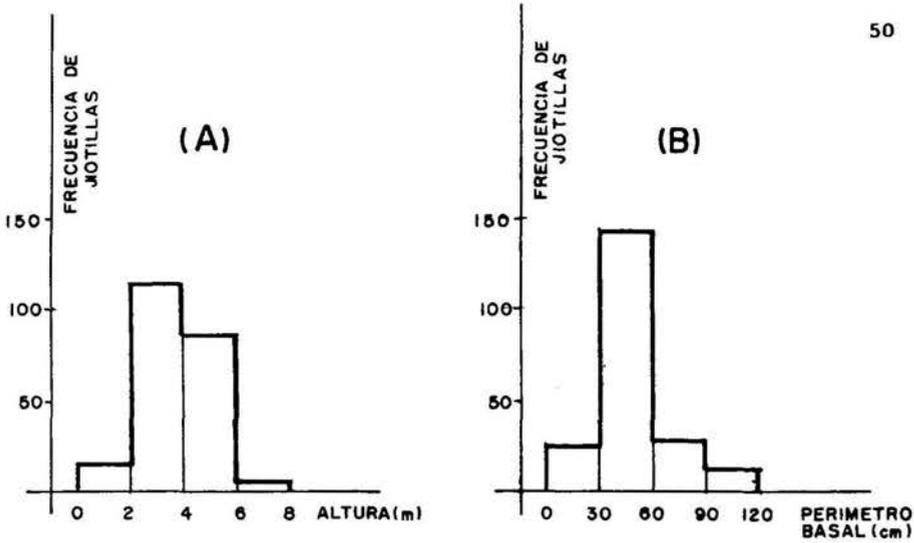


FIGURA 6. Histogramas en donde se observa la frecuencia de Escontria chiotilla con respecto a su altura, perímetro basal y cobertura.

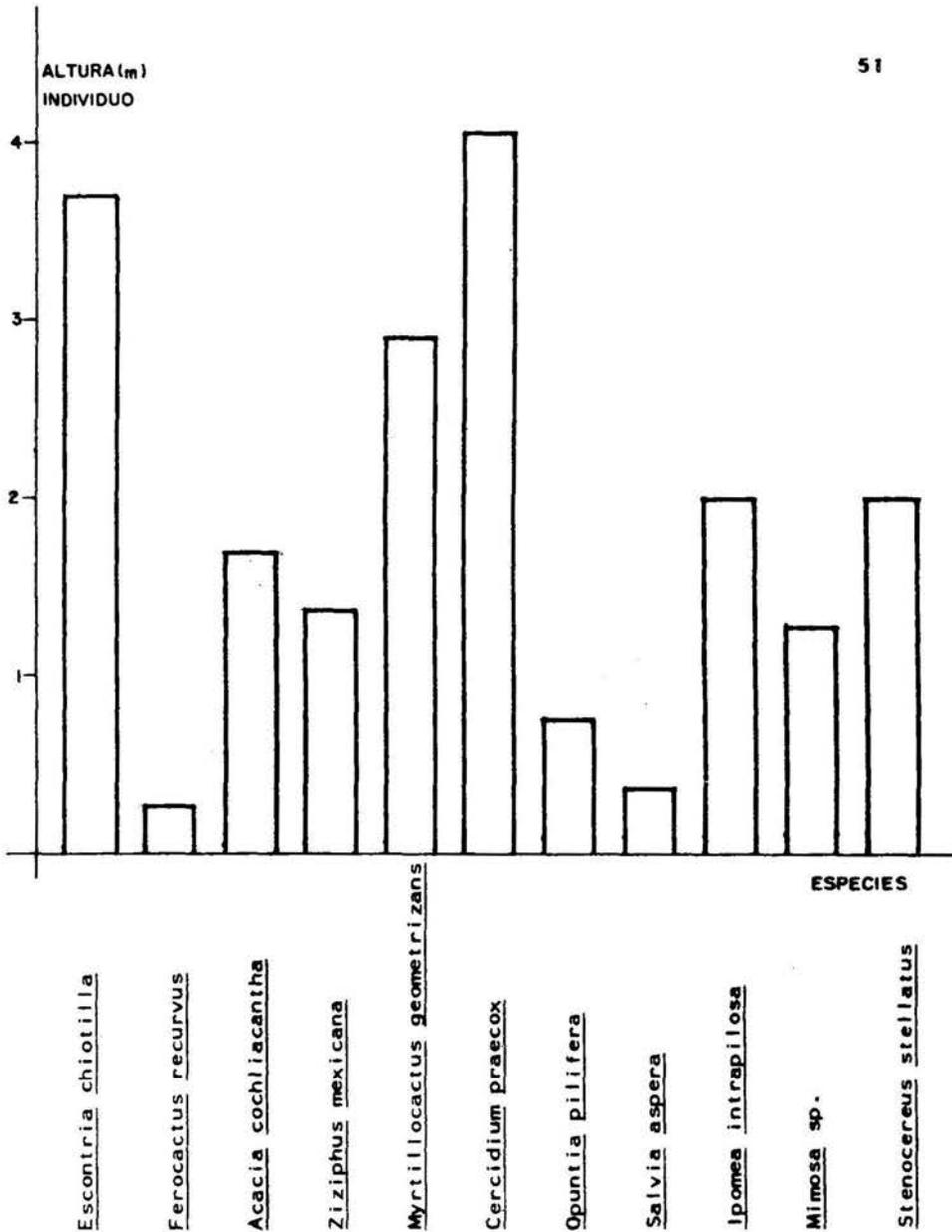


FIGURA 7. Comparación de la altura de Escontria chiotilla con respecto a otras especies de la zona de muestreo.

metros de altura. En la figura 8, se observa que Cercidium praecox es la especie que presenta en promedio la mayor cobertura, mientras que las demás fluctúan entre 1 y 3 metros.

B) Factores ambientales

En el cuadro V, se muestran los valores de temperatura ambiental ($^{\circ}\text{C}$) tomada durante cada mes un año, en un período de 13 horas (6:00 A.M. a 18:00 P.M) observándose, que las temperaturas en promedio más altas correspondieron a los meses de marzo, mayo, junio y julio (siendo de 31.4, 29.4, 30.3 y 32.2 $^{\circ}\text{C}$ respectivamente) registrándose las más elevadas temperaturas entre las 13 y 16 horas, a lo largo del año.

Los datos de precipitación pluvial como se mencionó anteriormente, fueron proporcionados por el Observatorio Astronómico Nacional, Tacubaya, D.F., y por el Ingenio Calipam, Puebla, los datos se encuentran registrados en el cuadro VI (apéndice) y son a partir de septiembre de 1984 hasta agosto de 1985, observándose que los meses con más lluvia fueron junio, julio, agosto y septiembre, presentándose una precipitación pluvial escasa o casi nula en los demás meses, estos datos se graficaron y en la figura 9 se observa la precipitación pluvial promedio durante los años de 1984-1985. También fueron graficados los datos promedio anuales de precipitación pluvial (mm) en un período de 25 años, mostrando que hay una fluctuación muy variable y que el año con mayor precipitación pluvial y en donde se alcanzó un promedio de 700 mm., anuales fué 1973, mientras que en los otros años se registró una precipitación pluvial que fluctuó entre los 100 y 500 mm., por

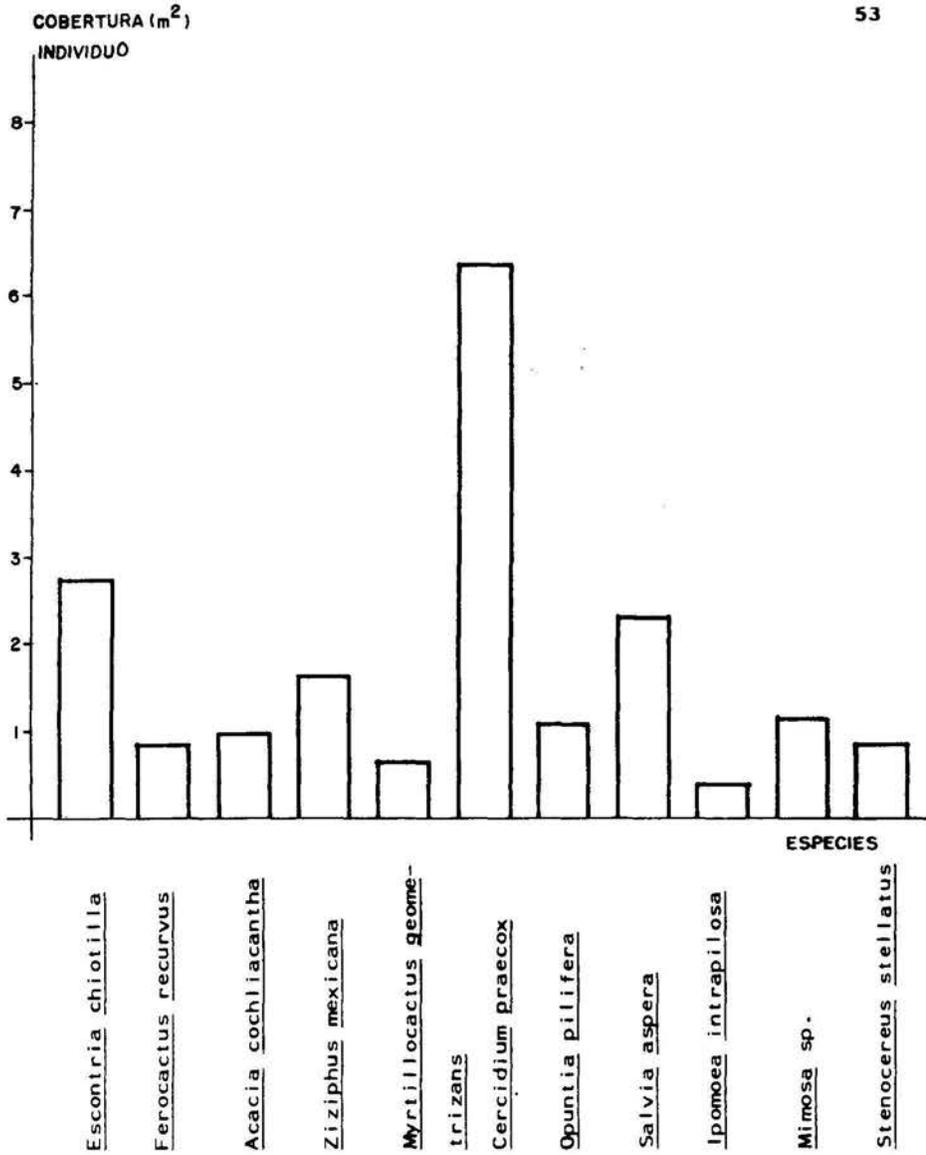


FIGURA 8. Comparación de la cobertura de Escontria chiotilla con respecto a otras especies de la zona de muestreo.

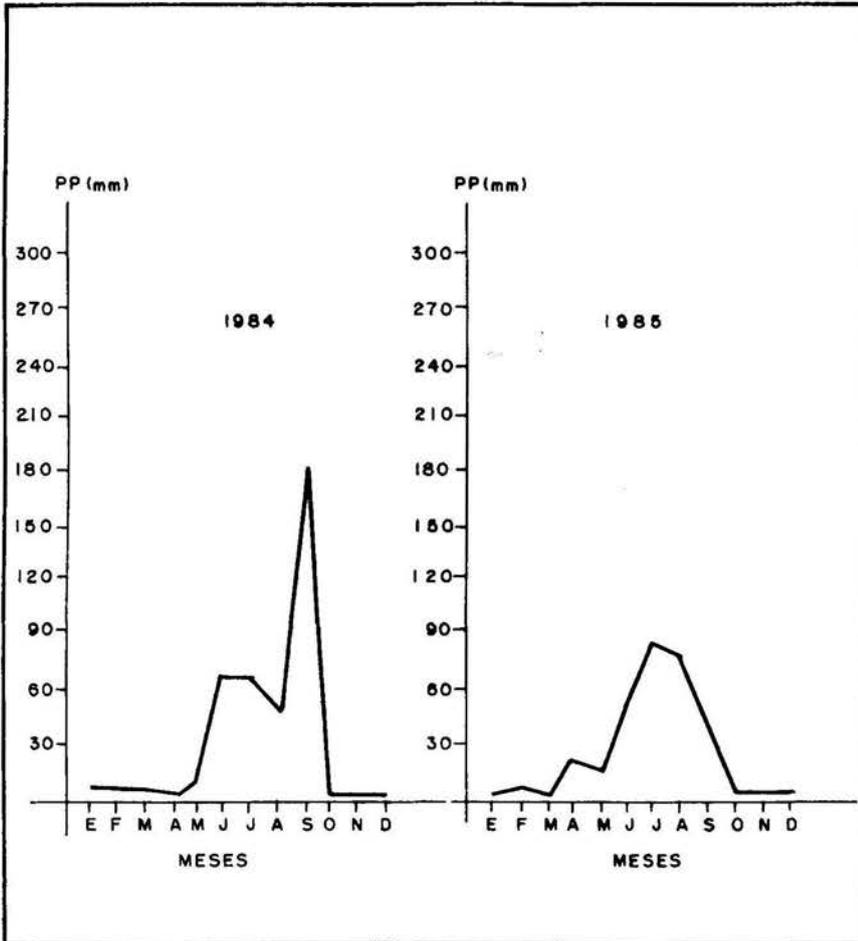


FIGURA 9. Gráficas que muestran la precipitación pluvial (mm) - promedio durante cada mes, correspondientes a los años de 1984 y 1985.

año aproximadamente (figura 10).

La humedad del suelo fué tomada durante 8 meses, observándose un promedio de -21.3 bars, siendo febrero, marzo y julio los meses con mayor disponibilidad de agua en el suelo (Cuadro VII en apéndice).

En el Cuadro VIII (apéndice), se presentan los datos de humedad relativa (H.R.) en porciento (%) registrada para cada mes y durante un año, en un lapso de 13 horas (6:00 A.M. a 18:00 P.M.) observándose que septiembre y octubre de 1984 y junio y agosto de 1985, en promedio fueron los meses con mayor humedad relativa (siendo para septiembre y octubre de 1984, 66.2 y 53.7 % respectivamente, y para junio y agosto de 1985, 60.4 y 60.8 % respectivamente), además la humedad relativa fue alta durante las primeras horas de la mañana y descendió en el transcurso del día.

Los resultados que se obtuvieron al hacerse los análisis del suelo se muestran en el cuadro IX (apéndice), observándose en general, que el suelo presenta escasa materia orgánica y tiende a ser alcalino con alto contenido de nutrientes (Calcio, Magnesio, Bicarbonatos y Cloruros), así como, un marcado pH básico y un color café fuerte cuando seco y café rojizo cuando humedo, presentando una textura migajón-arenoso y una porosidad de 66.7% y un intercambio catiónico de 48.8%.

C) Acidéz titulable

Las figuras 11a. y 11b., muestran una representación gráfica de la fluctuación diurna de acidéz titulable (ml. de NaOH 0.01 N/g. de peso fresco), temperatura ambiental (máxima y mínima °C), temperatura corporal (°C), pH y humedad relativa promedio (%), durante cada mes

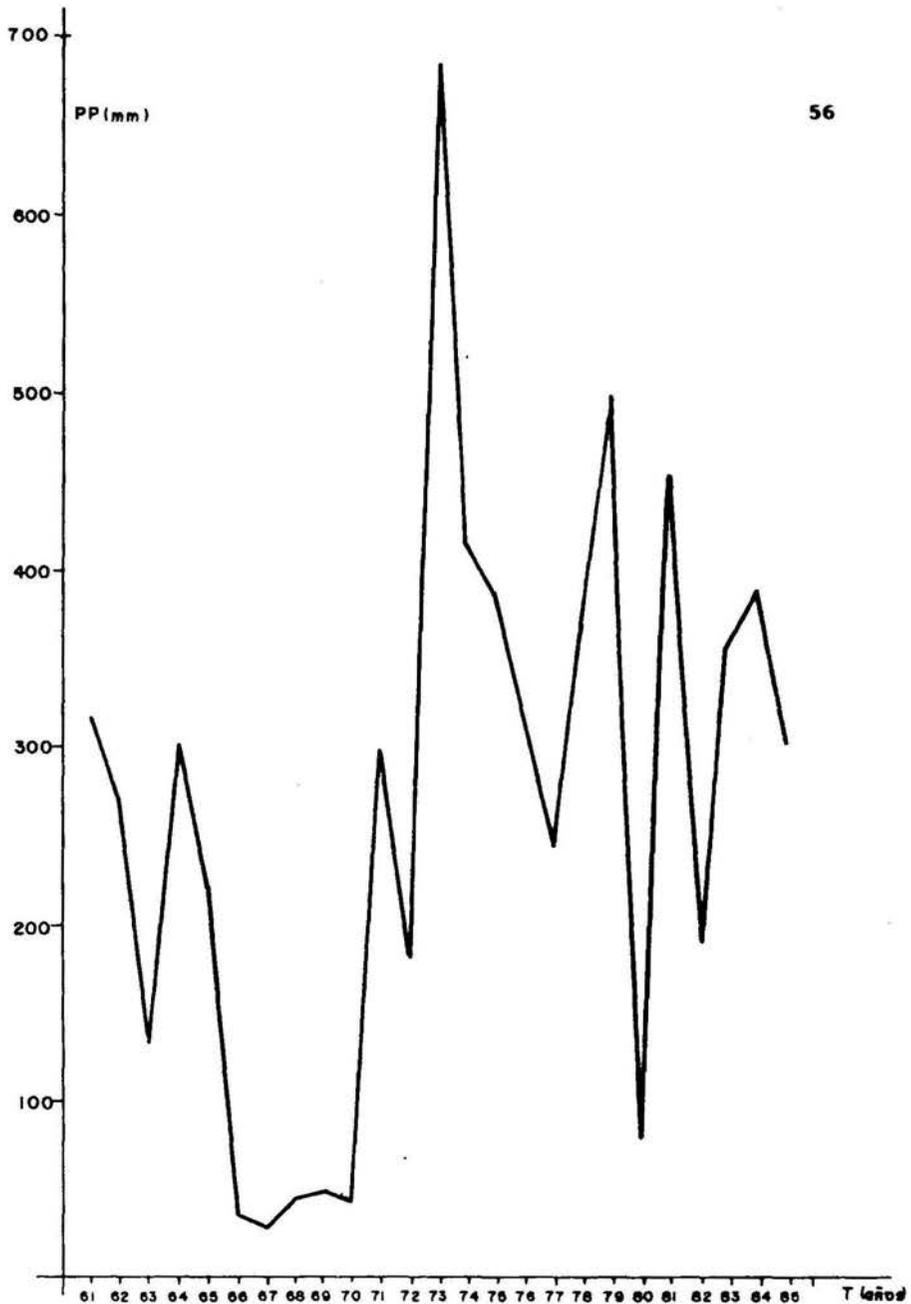


FIGURA 10. Registro de la precipitación pluvial (mm) durante un periodo de 25 años (datos proporcionados por el observatorio astronómico nacional y por el ingenio Calipam).

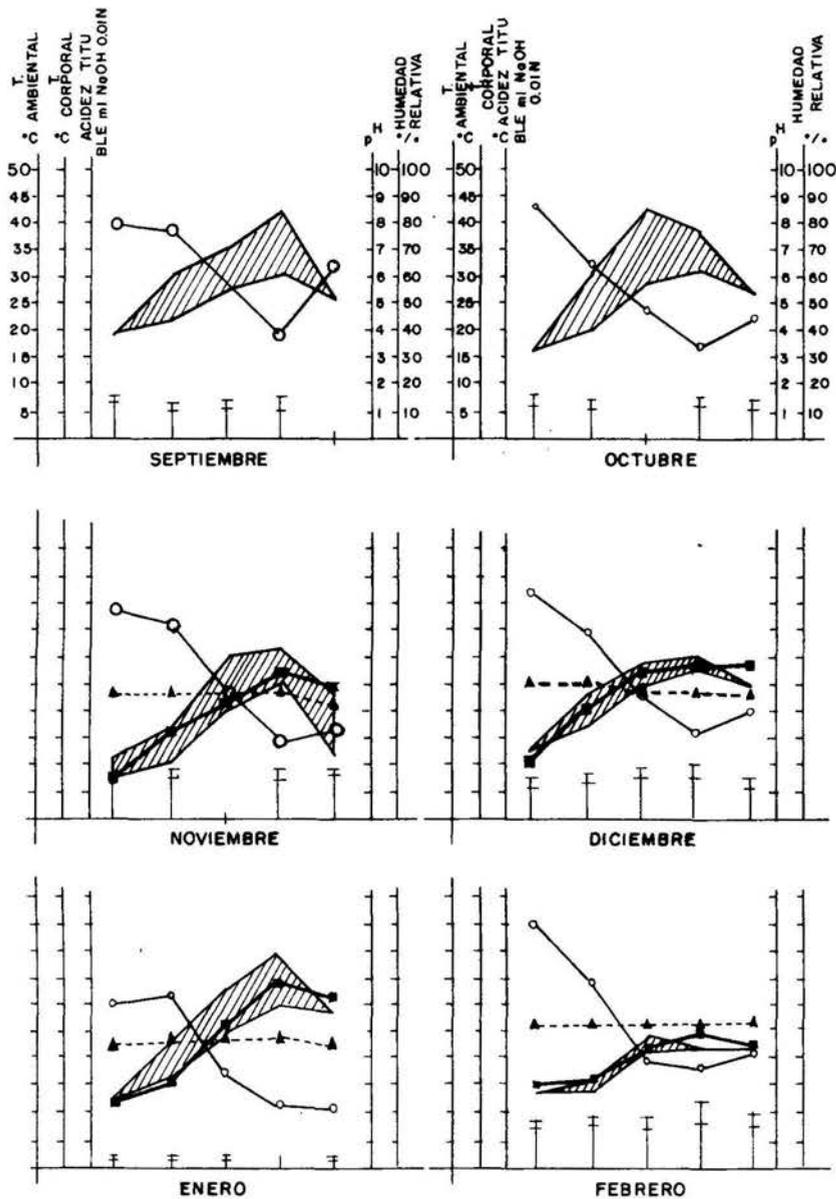


FIGURA 11a. Representación gráfica de la fluctuación diurna de acidez titulable (ml. de NaOH, 0.01N/g. de peso fresco) temperatura ambiental máxima y mínima (°C), temperatura corporal (°C), pH y humedad relativa (%) en promedio, durante cada mes y en un año (1984-1985) para Escontria chiotilla ---

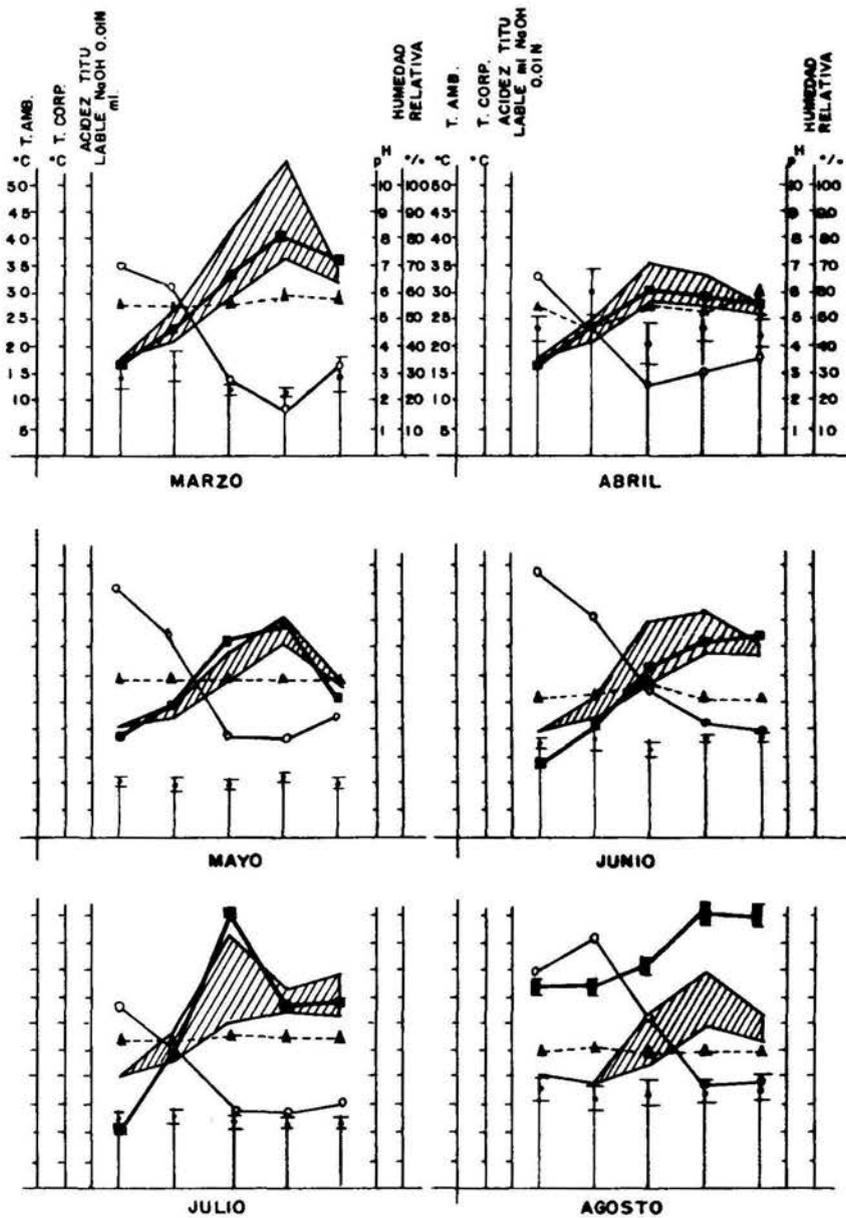


FIGURA 11b. (Weber) Rose, creciendo en la localidad de Venta Salada, Municipio de Coxcatlán, Puebla: —■— Acidez titulable; —●— temperatura ambiental; —■— temperatura corporal; ---△pH; y —○— humedad relativa.

y en un año (septiembre de 1984-agosto de 1985) para E. chiotilla, observándose que en el mes de enero la acidéz titulable fue la más baja, mientras que en el mes de abril se presentó la mayor cantidad de acidéz titulable, por otra parte, en los meses de julio y agosto estas plantas presentaron una mayor temperatura corporal, ya que, durante todo el año la temperatura ambiental (máxima y mínima) fue más o menos constante (fluctuando entre los 10 y 40 °C aproximadamente) así como la humedad relativa promedio (la cual fluctuó entre 70 y 90%), finalmente, se registró un pH ácido, con fluctuaciones entre 4 y 5.5.

En las figuras 12a. y 12b., se presenta una fluctuación diurna de acidéz (ml. de NaOH 0.01 N/g. de peso fresco), temperatura corporal (°C), temperatura ambiental (máxima y mínima °C), humedad relativa (%) y precipitación pluvial (mm) durante un año (septiembre de 1984-agosto de 1985) en un lapso de 13 horas (tomándose dichas mediciones cada 3 horas: 6:00, 9:00, 12:00, 15:00 y 18:00 horas) observándose una acidéz constante (fluctuando entre los 5-20 ml. de NaOH 0.01 N/g. de peso fresco) a lo largo del día, una temperatura corporal y una temperatura ambiental (máxima y mínima) muy altas a partir de las 12:00 horas y hasta las 18:00 horas, en cuanto a la humedad relativa, fue alta en las primeras horas del día (6:00 a 11:00 horas aproximadamente) disminuyendo a lo largo del día, y por lo que respecta a la precipitación pluvial el único mes con abundante agua fue septiembre de 1984 (con 179.6 mm., en promedio), mientras que para el resto de los meses la precipitación pluvial fue escasa o casi nula.

En la figura 13 se muestran los resultados de la fluctuación diurna de acidéz titulable (ml. de NaOH 0.01 N/g. de peso fresco),

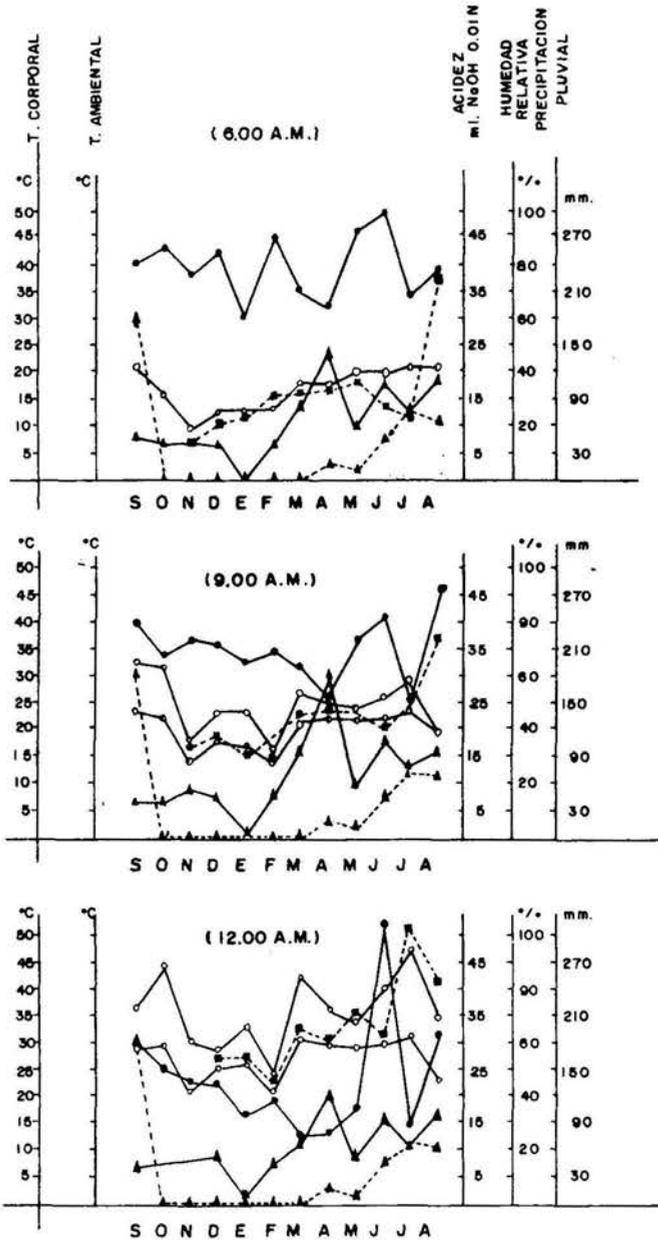


FIGURA 12a. Representación gráfica de la acidez (ml. de NaOH 0.01N/g. de peso fresco), temperatura corporal (°C), temperatura ambiental máxima y mínima (°C), humedad relativa (%) y precipitación pluvial (mm), continua a la siguiente página.

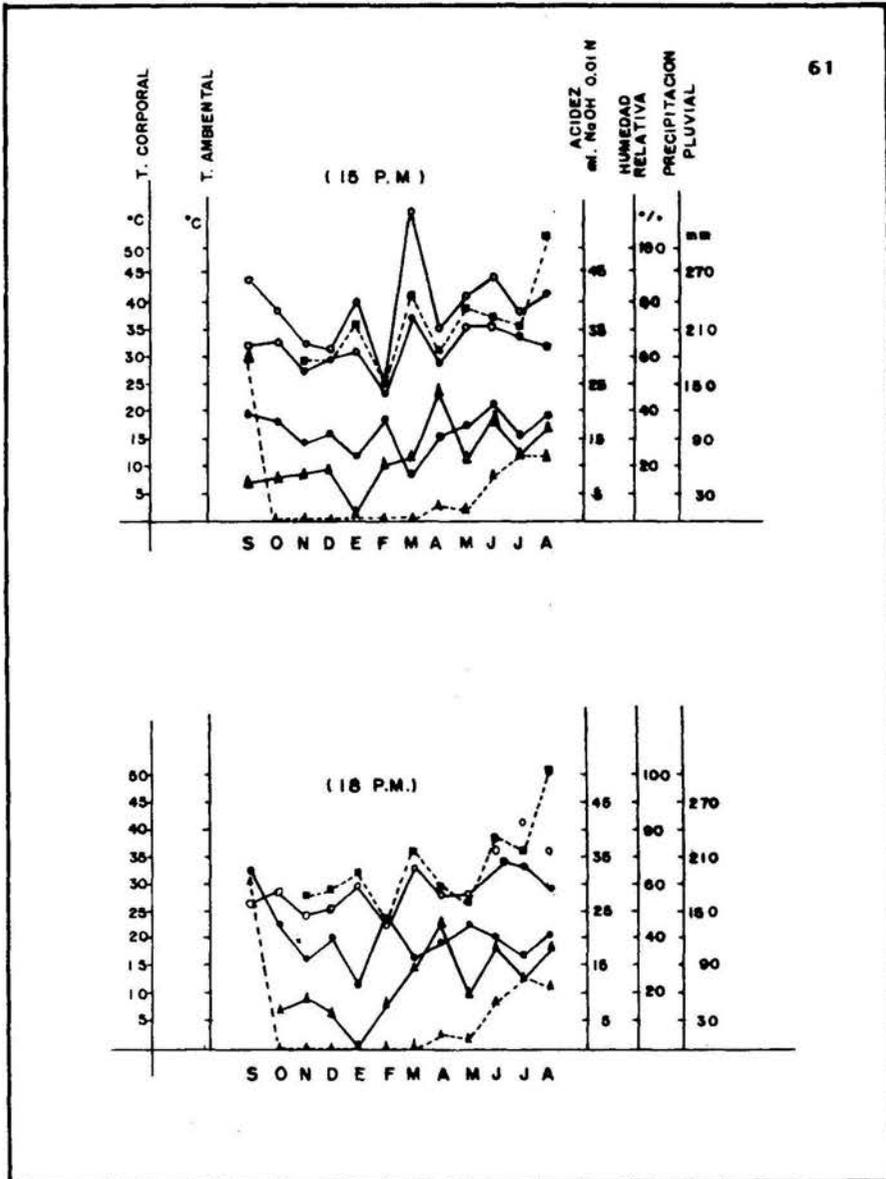


FIGURA 12b. durante un mes y al cabo de un año (1984-1985), en un lapso de 13 horas (tomándose dichas mediciones cada 3 horas) para *Escontria chiotilla*:—▲ acidéz;----■ temperatura corporal;—○ temperatura ambiental;—● humedad relativa;---▲ y, precipitación pluvial.

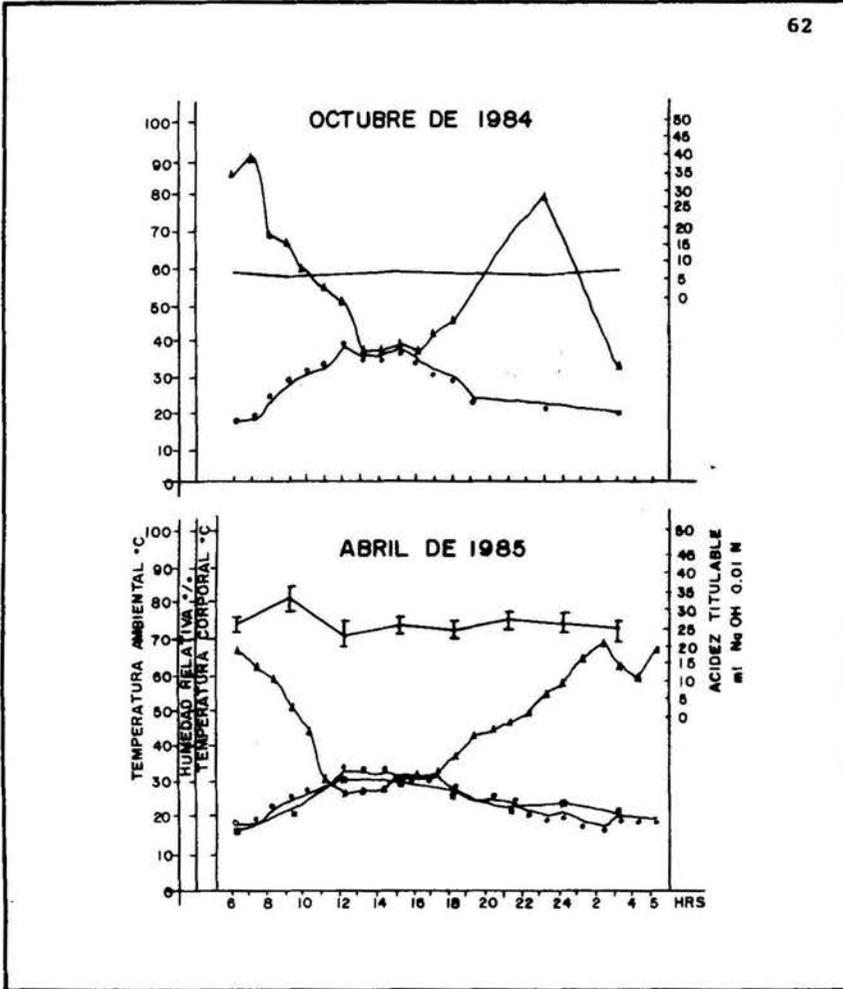


FIGURA 13. Representación gráfica de la fluctuación diurna de - acidéz titulable (eq./g.de peso fresco), temperatura ambiental (°C), temperatura corporal (°C) y húmedad-relativa (%) durante un periodo de 24 horas para los meses de octubre de 1984 y abril de 1985 en *E.chiotilla* en la localidad de Venta Salada, Municipio de Coxcatlán, Puebla. —○— acidéz titulable; —●— temperatura ambiental; —■— temperatura corporal; y, —▲— húmedad-relativa.

temperatura ambiental (°C), temperatura corporal (°C) y humedad relativa (%), en un período de 24 horas, durante los meses de octubre de 1984 y abril de 1985, en donde la mayor concentración de ácidos orgánicos se presentan en abril de 1985, los cuales fluctuaron entre los 23 y 30 ml. de NaOH 0.01 N/g. de peso fresco, en lo referente a la temperatura ambiental fue mayor en octubre con respecto a abril mientras que la temperatura corporal fue medida sólo en abril de 1985, mostrando una temperatura casi igual a la ambiental, finalmente la humedad relativa fue mayor en octubre con respecto a abril.

D) Producción de frutos

Para determinar el tamaño de las plantas que producen frutos se tomó en cuenta su altura, cobertura, número de ramas y orientación, para esto las plantas fueron divididas en 4 estratos siendo los siguientes:

ESTRATO	COBERTURA (m.)	JIOTILLAS MUESTREADAS	TOTAL DE JIOTILLAS
1	0.20 - 4.5	-----	91
2	4.5 - 14.5	22	89
3	14.5 - 19.5	5	20
4	19.5 - 39.5	<u>9</u>	<u>15</u>
		36	215

En el cuadro anterior se aprecia que el mayor número de plantas se encuentran en el estrato uno y siguiéndoles en orden descendente los estratos siguientes. De estos estratos se escogieron 36 plantas

para la estimación de frutos no tándose en cuenta el estrato uno debido a que las plantas pertenecientes a dicho estrato no presentaban una cobertura muy amplia ni tenían muchas ramas, por lo cual, la estimación de frutos era muy baja o casi nula. De los siguientes estratos la mayor cantidad de plantas escogidas se encuentran en el estrato dos, pues las plantas pertenecientes a dicho estrato contenían una cobertura amplia y además muchas ramas, en los estratos 3 y 4 aunque las plantas escogidas fueron menores, estas presentaron una gran cobertura así como un abundante número de ramas.

Por lo que respecta a la orientación, en 1984 sólo se tomó en cuenta el este y el oeste (Cuadro X, en apéndice), como se puede observar el lado este en 1984 presentó una mayor producción de frutos pequeños y frutos con respecto al lado oeste, por lo que se decidió emplear la prueba de Mann-Whitney ($\alpha=0.05$) resultando no significativa, por lo que la orientación este-oeste no tiene que ver con dicha producción. En 1985 además de tomar el este y oeste, también fué tomado el norte y sur, observándose que el lado norte presentó una mayor cantidad de frutos pequeños y frutos con respecto a las otras orientaciones, por lo que se decidió realizar en frutos pequeños así como en frutos la prueba de t pareada ($\alpha=0.05$) la cual mostró que sí hay diferencias significativas en la orientación norte-sur en cuanto al número de frutos (Cuadro XI, en apéndice).

Por otro lado, la producción de frutos en cada estrato muestreado durante el mes de mayo de 1984 y el mes de mayo de 1985, así como el peso fresco y el peso seco (en gramos)(Cuadro XII, en apéndice). Como se puede observar en 1985 hubo una mayor producción de frutos

con respecto a 1984. Posteriormente con estos datos se procedió a efectuar una estimación por intervalos para establecer la producción total en el área muestreada (Cuadro XIII, en apéndice). Como se puede observar, la estimación de frutos por hectárea en el año de 1984 esta muy por debajo de lo obtenido en 1985 dentro del área muestreada, así también el intervalo de frutos esperados es mayor en 1985.

También se analizaron las diferentes variables de la planta y las de producción en cuanto a productividad se refiere, realizandose para tal fin una matriz de correlaciones (Cuadro XIV, en apéndice), la cual nos indica que desde el punto de vista estadístico existe una correlación baja entre las variables morfométricas y las de frutos, aunque en el cuadro XV (en apéndice) se compararon algunas variables morfométricas como, cobertura, altura, perímetro basal y número de ramas con respecto a la producción de frutos (1984-1985) en promedio por individuo de las 36 plantas muestreadas a diferentes estratos, observándose que entre una mayor cobertura, altura y número de ramas, la planta produce una mayor cantidad de frutos, datos que no concuerdan con lo obtenido estadísticamente.

DISCUSION

El área de estudio es una zona semiárida presentando un tipo de vegetación multidendricaule y crasicaule, de acuerdo con lo mencionado por Miranda Y Hernández X. (1963) y González (1974), presentando una dominancia de Escontria chiotilla, Salvia aspera y Mimosa sp. (Cuadro IV), datos que concuerdan con Aguilar et al (1982). Asimismo se demuestra la predominancia de E. chiotilla en el área de estudio donde se ve con frecuencia sujeta a fuertes presiones por parte de los pobladores que habitan en esa región, por lo que se observó que dichas plantas probablemente presentan una resistencia a las presiones de colecta de frutos como de ramas, pues los habitantes de Coxcatlán y Venta Salada tratan de no dañar mucho estas plantas, puesto que de ellas llegan a obtener beneficios económicos.

En lo referente a la altura de E. chiotilla la mayoría se encuentra fluctuando entre los 2 y 6 metros, datos que no coinciden con lo mencionado por Bravo (1978) quién reporta una altura de 4 metros, ni con Piña (1977) y Nieto (1982) los cuales reportan de hasta 7 metros. También se observó que la mayoría de las plantas tienen una cobertura entre los 4.5 a 19.5 m², pertenecientes a los estratos 2 y 3, los cuales presentan un número de ramas en promedio por individuo de 83 para el estrato 2 y 133 para el estrato 3 (Cuadro XV). Por último, el parámetro basal de dichas plantas se encuentra entre los 30 y 60 cm. de longitud, dato que concuerda con Bravo (op. cit.).

Analizando los datos del área total, altura total y número de organismos totales, así como la altura y cobertura promedio por individuo

se concluye que E. chiotilla es la especie más dominante de la zona (Cuadro XV).

Ahora bien, siendo los factores medioambientales los que determinan el tipo de vegetación, se encontró que en el área de estudio la temperatura media anual fue de 27.2 °C, dato que coincide por el proporcionado por Rzedowski (1978) para zonas áridas y no con el obtenido por Aguilar et al (op. cit.); además, se observó que los meses con mayor temperatura en promedio fueron: marzo con 31.4 °C, mayo con 29.4 °C, junio con 30.3 °C y julio con 32.2 °C, sin embargo, es importante notar que los meses de junio y julio presentan temperaturas elevadas a pesar de que en estos meses la precipitación pluvial fué alta (figura 9).

En cuanto a la precipitación pluvial anual promedio para la zona de estudio fue de 444.3 mm. dato que concuerda con Rzedowski (op. cit.) para el tipo de zonas áridas que es de 100 a 400 mm. en algunas regiones y de hasta 700 mm. en otras, y con Aguilar et al (op. cit.) quien la reporta de 542.4 mm.; siendo los meses con mayor precipitación pluvial para la época en que se realizó el estudio, septiembre de 1984 y julio de 1985, con 179.6 mm. y 85.2 mm. respectivamente (figura 9). Además, los datos que se registraron a lo largo de 25 años sobre precipitación pluvial muestran que no hay un cierto patrón en la cantidad de lluvia que cae en esta región, por lo que en un momento dado es difícil predecir cuanta lluvia caerá al año siguiente ya que ésta varía de un año a otro (figura 10).

Por lo que respecta a la humedad del suelo y humedad relativa, se observó, que existe una estrecha relación con la precipitación plu-

vial y temperatura ambiental ya que para los meses de mayo, junio, septiembre y octubre se registró una temperatura ambiental alta así como una humedad relativa también alta, no así, para los meses de marzo, abril y julio en donde la temperatura ambiental fue alta pero la humedad relativa baja, mientras que la precipitación pluvial registrada fue alta para los meses de abril, junio, agosto y septiembre, y la humedad del suelo baja para dichos meses, excepto para el mes de julio, donde se observó que la humedad del suelo fue alta, debiéndose a la capacidad del suelo para retener agua, ya que Rzedowski (op. cit.) menciona que es notable el hecho de que los suelos arenosos en las zonas áridas son con frecuencia más favorables para las plantas que los pesados, debido al parecer, a que por su porosidad facilitan una rápida infiltración de agua y reducen el escurrimiento, observándose esto último marcadamente en el mes de marzo, en donde la precipitación pluvial fue nula y la humedad del suelo alta (Cuadro XVI).

Por otra parte, los datos que se obtuvieron del análisis de suelo en cuanto a color, textura, materia orgánica, pH y contenido de nutrientes coinciden con lo reportado por Rzedowski (op. cit.) quien menciona que en zonas áridas, el suelo presenta colores pálidos, grisáceos, rojizos y castaños; un pH por lo común de 6 a 8.5; el contenido de materia orgánica suele ser bajo en cambio los nutrientes en general se hallan en abundancia y el Calcio casi siempre en muy grandes cantidades; y Aguilar et al (op. cit.) quienes señalan que la zona de estudio presenta un suelo con dos horizontes, A y C y tres tipos de textura (franco, migajón-arcilloso y migajón-arenoso), pH alcalino (8.5) y rico en carbonato de Calcio (Cuadro IX).

Siendo E. chiotilla una cactácea y además una suculenta, ésta presenta un tipo de fijación nocturna de CO_2 llamada MAC, permitiendo éete adaptarse a medioambientes secos (Medina, 1977; y Ting, citado en, Burris y Black, 1976). Puesto que este metabolismo se encuentra relacionado estrechamente con la fluctuación diurna de ácidos orgánicos y con el intercambio de gas (CO_2) nocturno (Ting, 1985) y además el incremento o decremento de estas fluctuaciones se encuentran en función de los factores ambientales (luz, precipitación pluvial, humedad relativa y temperatura ambiental, entre los más importantes) así como los fisiológicos (pH, temperatura corporal), los datos que se obtuvieron con respecto a la acidéz titulable se compararon con los factores antes mencionados, observándose que el mes con mayor acidéz titulable fue abril, con 24 ml. NaOH 0.01 N y registrandose una precipitación pluvial de 24.8 mm., con respecto a la acidéz ésta fue elevada puesto que el promedio de acidéz titulable para este estudio es de 11.4 ± 2.0 ml. NaOH 0.01 N con una temperatura mínima de 18°C y con una temeptratura promedio máxima de 32.5 °C. Por otro lado, en los meses de junio y Agosto se observó que a pesar de que las temperaturas eran altas la acidéz tambien lo fué, pero en ellos, hubo una precipitación moderada y una baja humedad relativa quizá debido a la alta temperatura registrada y posiblemente a que se encuentra involucrado el fenómeno de floración de la planta, puesto que ésta empieza a partir del mes de abril, que es donde aparecen los brotes florales ya que como afirma Virzo et al (1980), que a altas temperaturas y alta intensidad luminosa las plantas de Cissus quadrangularis aumentan su actividad MAC con abundante agua, por lo cual, ésta incrementa un rápido crecimiento y una exhu-

berante ramificación. Por lo que respecta al mes con menor acidéz titulable nocturna se observó que fue enero, con 1.5 ml. NaOH 0.01 N y registrándose una precipitación pluvial nula, con una temperatura mínima de 13 °C y una temperatura máxima de 35 °C. Además se registro una acidéz titulable nocturna baja en los meses de febrero, mayo, septiembre, octubre, noviembre y diciembre, manteniéndose ésta a lo largo del día y notandose en todos estos meses una alta temperatura promedio durante el día y baja durante la noche (46 °C/ 13 °C, respectivamente) sugiriéndose una posible relación de temperatura-precipitación pluvial-acidéz titulable. (Cuadro XVII).

Sin embargo, en julio y septiembre se pudo observar que aunque se registró una alta temperatura y una elevada precipitación pluvial la acidéz titulable fué baja, tanto en el día como en la noche, presentándose además una baja humedad relativa en julio y alta en septiembre, por lo que, nos hace pensar que E. chiotilla no está llevando a cabo el metabolismo ácido crasúlceo (en donde la acidéz aumenta en la noche y disminuye durante el día) correctamente, por lo cual, ésto nos hace suponer que la planta presenta un promedio mínimo de temperatura óptima, en el cual, lleva a cabo el MAC, pudiendo estar entre los 18-20 °C durante la noche; ya que en algunos meses la temperatura nocturna no fue óptima y la precipitación pluvial nula, como en enero, octubre, noviembre y diciembre, registrándose una acidéz titulable baja, sugiriendo que ésta baja acidéz titulable puede deberse a que la temperatura cuando es baja o elevada de cierto promedio óptimo acelera alguna enzima, la cual se encarga de reducir la acidéz y obtener como producto final de la reducción, carbohidratos (Medina, 1977: Brandon,

1967). También puede deberse al ángulo de inclinación hacia donde se encuentran orientadas las ramas de E. chiotilla, ya que en éste estudio lo único que se registró fue la estimación de frutos en base a la orientación, pero si suponemos que a mayor actividad fotosintética mayor cantidad de carbohidratos y por ende una elevada producción de frutos; observándose además que el lado norte presentó una mayor cantidad de frutos con respecto a los lados sur, este y oeste, como se aprecia en el cuadro X, aún cuando no fué tomado el ángulo de dichos lados, dato que concuerda posiblemente con Woodhouse et al (1980).

✱ Por lo que corresponde a la producción de frutos en E. chiotilla, la colecta se realizó en el mes de mayo de 1984 y 1985 sobre un total de 36 plantas, contándose los frutos pequeños un mes antes de la colecta y colectando los frutos un mes después del conteo por orientación, siendo la parte norte la que presentó una mayor producción de frutos con respecto a las otras partes (Cuadro X), mientras en los estratos 2 y 4 se registró una ganancia tanto en el número de frutos como en peso fresco y peso seco (Cuadro XII), pues como se observa en el cuadro XV, los datos de las plantas pertenecientes a los estratos anteriormente mencionados no coinciden con los obtenidos en éste cuadro, pues, aquí se vislumbran datos promedio por individuo y no datos generales, ya que de otra manera el estrato 3 fue el que presentó una menor producción de frutos. Finalmente, la estimación de frutos en el área de estudio (2500 m²) fue de 4892 frutos para 1984 y 6993 frutos para 1985, existiendo una producción mayor en 1985 con respecto al año anterior (Cuadro XIII), debido, a que quizá exista una correlación entre la precipitación pluvial, temperatura, luz y orientación con

* la producción de frutos; pues, analizando el registro de precipitación pluvial durante 25 años (figura 10) observamos que la precipitación en 1983 fue baja y posiblemente ésta influyó en la baja producción de frutos para 1984, ya que, en 1984 se registró un aumento en la precipitación pluvial con respecto al año anterior así como en la cantidad de frutos, siendo quizá éste parámetro el de mayor influencia para obtener una buena cosecha, pues Teeri (1978; citado en, Ting, 1985) sugiere que la distribución de cactáceas y crasuláceas en norteamérica se encuentra correlacionada con los parámetros ambientales, pero la más alta correlación se encuentra asociada con el coeficiente de humedad.

Ahora bien, se observó que en el área de estudio cada planta de E. chiotilla produjo en promedio 136 frutos para 1984 y 194 frutos para 1985, por lo que da una producción por hectárea de 19 570 frutos y 45.424 K. para 1984 y 27 974 frutos y 83.200 K. para 1985, notandose una variación muy grande de un año a otro, pues Piña (1977), en un estudio que realizó en 18 municipios del estado de Oaxaca, menciona que cada planta de jiotilla produce un promedio de 300 frutos al año, lo que da una producción de 23 355 000 frutos al año, obteniendo por hectárea 7 298 438 frutos, valor muy superior al estimado para éste trabajo. Finalmente Bravo y Piña (1979) en un estudio que realizaron en 14 municipios del estado de Zacatecas, obtuvieron las siguientes estimaciones para la producción de frutos de nopales silvestres: en un área de 100 000 hectáreas en la cual crece el nopal con densidades de 1000 plantas por hectárea, cada nopal produce anualmente 10 K. de tuna, o sea, 10 toneladas por hectárea, correspondiendo esto a 1 millón de

toneladas al año. Comparando estos resultados con los obtenidos por nosotros en el área de estudio podemos observar que aunque la producción por hectárea de E. chiotilla no supera a la producción de tuna, tal vez sí se justifique un estudio que contemple las posibilidades de emplear estos recursos en la industria alimenticia, química y farmacéutica.

CONCLUSIONES

1. El área de estudio presenta una vegetación multidendricaule y crasicale, así como, una dominancia de E. chiotilla, Salvia aspera y Mimosa sp., en donde, E. chiotilla es la de mayor predominancia en dicha zona.
2. La mayor cantidad de acidéz titulable se registró en abril y la menor en enero, sugiriéndose que existe una posible relación de temperatura-precipitación pluvial-acidéz titulable.
3. Para E. chiotilla se sugiere que existe un rango de temperatura óptima para llevar a cabo el metabolismo ácido crásulaceo (MAC), siendo de 18-20 °C, por lo que, quizá exista una marcada relación de temperatura-acidéz titulable.
4. Las plantas con mayor número de ramas, altura, cobertura, pertenecientes al estrato 4 presentaron una mayor producción de frutos.
5. Con respecto a la producción de frutos el lado norte presentó la mayor producción, sugiriéndose que ésta se encuentra influenciada por la temperatura, precipitación pluvial y orientación.
6. La cantidad de frutos colectados no es constante de un año a otro, ya que, hay diferencias significativas, como las que se observan para 1984-1985.

RECOMENDACIONES

1. Tomar la mayor cantidad de parámetros ambientales diurnos y nocturnos, para saber como influyen éstos en la fisiología de la planta.
2. Tomar las muestras de tejido a distintos niveles de la planta cada 3 horas y durante 24 horas para observar la variación de acidéz titulable y durante un período prolongado, con el fin de que los datos obtenidos en la variación de este parámetro tengan una mayor confiabilidad.
3. Se sugiere tomar muestras de tejido en ramas con orientación norte, sur, este y oeste, a diferentes estratos de las mismas, tomándose de la base al extremo distal así como del fruto, también se sugiere tomar el ángulo de orientación de cada rama muestreada con el fin de saber si no existe una variación fotosintética.
4. Se sugiere se tomen muestras de tejido y se realicen análisis de acidéz, con el fin de obtener cantidades individuales de cada ácido involucrado y poder de esta manera observar la variación de cada uno de ellos.
5. La colecta de frutos se debe hacer en un período de tiempo más largo con la finalidad de observar si existe un rango específico de variación.

APEND ICE

HORA	NIVEL		ORIENTACION		INTERACCION	
	Fcal.	F ^{0.05}	Fcal.	F ^{0.05}	Fcal.	F ^{0.05}
6	3.34	3.40	1.17	4.26	4.83	4.40
9	0.90	3.40	1.21	4.26	3.40	3.40
12	2.77	3.40	3.90	4.26	7.94	3.40
15	1.18	3.40	1.28	4.26	2.20	3.40

CUADRO II. Muestra los resultados del análisis de varianza (ANOVA) que se obtuvieron a partir de los tres niveles escogidos con respecto a la orientación.

MAYO						
AÑO Mues.	1984	1985	1984	1985	1984	1985
	# de fru- tos	# de fru- tos	Peso Hum.	Peso HUm.	Peso Seco	Peso Seco
1	45	79	297.70	727.5	62.1	193.7
2	37	126	232.5	821.5	51.1	226.3
3	98	313	558.0	2223.4	135.2	463.5
4	33	15	151.2	146.1	45.5	29.8
5	24	4	94.0	22.3	33.1	5.3
6	119	189	794.4	1274.2	164.2	271.0
7	18	25	130.0	213.0	24.8	42.5
8	103	181	721.5	1253.5	142.1	266.8
9	8	20	43.7	122.0	11.0	28.5
10	33	48	231.0	399.3	45.5	80.8
11	10	17	47.0	112.0	13.8	21.0
12	20	45	114.8	286.0	27.6	59.8
13	14	32	83.2	186.0	19.3	45.2
14	71	112	556.5	803.2	98.0	239.9
15	74	131	364.0	860.9	102.1	216.3
16	36	27	252.0	203.3	49.7	42.5
17	27	75	135.5	447.0	37.3	88.5
18	30	35	154.3	197.5	41.4	42.5
19	60	64	381.1	441.1	82.8	91.0
20	7	14	51.7	48.5	9.7	22.7
21	19	33	92.6	231.8	26.2	44.8
22	4	5	21.0	34.6	5.5	8.0
23	15	48	84.6	350.1	20.7	71.6
24	22	37	157.2	245.2	30.4	48.7
25	18	51	108.8	435.9	24.8	95.5
26	36	49	241.5	404.6	49.7	86.5
27	33	55	239.2	422.5	45.5	91.0
28	4	31	18.5	189.6	5.5	33.5
29	22	64	118.6	319.7	30.4	77.0
30	10	63	71.7	358.1	13.8	78.2
31	149	245	1139.5	1624.6	205.6	604.2
32	21	46	132.4	280.2	29.0	61.5
33	219	188	1527.2	1656.5	302.2	349.5
34	49	45	249.4	467.4	67.6	126.3
35	242	153	1654.0	1544.5	334.0	395.8
36	13	6	105.7	31.1	17.9	7.2
TOTAL	1743	2671	11356.0	19389.7	2405.1	4615.4

CUADRO III. En esta tabla se observan los resultados del muestreo de dos años con respecto a la producción de frutos.

Hr.	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
MES													
Sep.	21	20	22	27.5	28.5	30	32.5	38	37.5	37	32	24	26
Oct.	16	17	21.8	26.5	29	30.5	36.5	34	34	35	33	30.5	28
Nov.	--	10	11.5	15.5	19.5	21.5	25.5	28.5	28.5	29.5	26	27.5	24
Dic.	13	14	16	20.5	24.5	26	27	27	30	29.8	29.5	28	25
Enero	13	13	17.5	19.5	23	26	29.5	32	33	34.5	35	34	29.5
Feb.	13.5	11	12	14.5	18	19.5	22.5	23.5	24	23	23	23	22
Marzo	18	17	19.5	24.5	26.8	29	36	35	37.5	46	46	40	32.5
Abril	18	18	21.5	24	26	28	32.5	32.5	32.5	31	31	31	27.3
Mayo	20	20	22.5	23	27.5	30.5	31.5	37	38	37.5	36	31	27.5
Junio	20	20	22.5	24	27	29	34.5	36.8	33.5	39.3	39.5	34	34
Julio	21	19	22.5	26.5	28	30	39	44	39	35	40	39	36
Agosto	21	21	20	19	21.5	22.5	29	36.5	37	35	34	31.5	29.5

CUADRO V. Registro de la temperatura ambiental (°C) por mes y durante un período de 13 horas.

AÑO MES	1984	1985
SEPTIEMBRE	179.6	-----
OCTUBRE	0	-----
NOVIEMBRE	0	-----
DICIEMBRE	0	-----
ENERO	-----	0
FEBRERO	-----	5.7
MARZO	-----	0
ABRIL	-----	24.8
MAYO	-----	18.3
JUNIO	-----	51.7
JULIO	-----	85.2
AGOSTO	-----	79.0

CUADRO VI. Registro de la precipitación pluvial (mm) promedio de cada mes y a lo largo de un año (datos proporcionados por el Ingenio de Calípan, Puebla).

HUMEDAD DEL SUELO	
MES	POTENCIAL MATRICO
ENERO	-28
FEBRERO	-16
MARZO	-15
ABRIL	-23
MAYO	-24
JUNIO	-22
JULIO	-16
AGOSTO	-26
SEPTIEMBRE	---
OCTUBRE	---
NOVIEMBRE	---
DICIEMBRE	---
PROMEDIO	-21.3

CUADRO VII. En este cuadro se muestran los datos que se obtuvieron con respecto a la cantidad de agua en el suelo durante 1985, siendo enero el mes con mayor disponibilidad de agua.

MES \ Hr.	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Sep.	80	84	88	78	78	66	59	62	59	38.5	48	56	64
Oct.	86	90	68	66	58	54	50	34	36	36	36	40	44
Nov.	76	76	76	72	60	54	45	37	30	28	28	31	32
Dic.	84	80	80	70	58	48	45	36	38	32	29	29	40
Enero	60	60	72	64	52	46	34	28	26	23	23	18	22
Feb.	90	88	74	68	64	54	40	36	36	37	34	34	44
Marzo	70	78	66	62	52	42	26	26	20	17	20	18	32
Abril	66	62	59	50	44	30	27	28	28	31	31	31	37
Mayo	92	92	80	74	49	43	36	29	28	35	24	35	44
Junio	99	99	90	82	60	56	54	51	44	42	32	38	38
Julio	68	67	61	52	40	29	28	28	24	28	28	28	32
Agosto	76	78	78	92	76	78	64	48	48	37	40	38	38

CUADRO VIII. Registro de la humedad relativa (%) por mes y durante un período de 13 horas.

VARIANTES	PROFUNDIDAD					
	0-22 cm.		22-44 cm.		44-66 cm.	
COLOR	SECO	HUMEDO	SECO	HUMEDO	SECO	HUMEDO
		7.5YR4/6	5YR 4/3	5YR 4/6	2.5YR 4/4	7.5YR5/6
DENSIDAD APARENTE	0.9 g./ml.		1.161 g./ml.		1.22 g./ml.	
DENSIDAD REAL	2.7 g./ml.		2.5 g./ml.		2.56 g./ml.	
POROSIDAD	66.7%		53.6%		52.4%	
TEXTURA	64-18-18 migajón-arenoso		56-26-18 migajón-arcilloso		34-30-36 migajón-arcillos	
ESTRUCTURA	GRANULAR Bien desarrollada		GRANULAR bien desarrollada		GRANULAR bien desarrollada	
	SECO	HUMEDO	SECO	HUMEDO	SECO	HUMEDO
CONSISTENCIA		SUELTA		FIRME		FIRME
	NO PLASTICO		PLASTICO		PLASTICO	
ADHESIVIDAD	NO ADHESIVO		ADHESIVO		ADHESIVO	
MATERIA ORGANICA	4.65 %		2.21 %		1.07 %	
pH	KCl	H ₂ O	KCl	H ₂ O	KCl	H ₂ O
	6	6.93	6.17	7.30	6	7.13
C.I.C.T.	42.24 %		51.84 %		52.22 %	
Ca.	25.92 meq/100g.		28.8 meq/100g.		30.72 meq/100g.	
Mg.	11.52 meq/100g.		11.52 meq/100g.		16.32 meq/100g.	
CARBONATOS	0 meq/100g.		0 meq/100g.		0 meq/100g.	
BICARBONATOS	1 meq/100g.		0.9 meq/100g.		0.9 meq/100g.	
CLORUROS	3.9 %		4.5 %		5.1 %	

CUADRO IX. Análisis del suelo a tres distintas profundidades.

AÑO ORIENTACION	1984		1985	
	FRUTOS PEQUEÑOS	FRUTOS	FRUTOS PEQUEÑOS	FRUTOS
NORTE	-----	-----	1293	1656
SUR	-----	-----	949	1152
ESTE	917	359	910	604
OESTE	748	195	722	447

CUADRO X. Producción total de frutos pequeños y frutos (en 36 - plantas muestreadas) con respecto a la orientación, - para los años 1984-1985.

AÑO PRUEBA DE F	1984			1985		
	RAMAS	FRUTOS PEQUEÑOS	FRUTOS	RAMAS	FRUTOS PEQUEÑOS	FRUTOS
F calculada	3.60	2.93	2.20	-----	-----	-----
F ^{0.05}	2.29	2.29	2.29	-----	-----	-----
PRUEBA DE Mann-Whitney						
U calculada	158.5	176	146.5	172.5	150.5	149.5
U ^{0.05} (2)18, 18	225	225	225	225	225	225

AÑO PRUEBA DE t PAREADA	1985	
	FRUTOS PEQUEÑOS	FRUTOS
t calculada	3.12	3.0
t ^{0.05} ₃₅	2.03	2.03
t ^{0.01} ₃₅	2.72	2.72

CUADRO XI. Resultados de la prueba de F, Mann-Whitney y tpareada en la producción de frutos para los años 1984-1985.

ESTRATO	COBERTURA (m ²)	# DE FRUTOS EN JIOTILLAS		PESO FRESCO (gramos)		PESO SECO (gramos)	
		1984 ----	1985 ----	1984 ----	1985 ----	1984 ----	1985 ----
1	0.20- 4.5						
2	4.5- 14.5	502	749	3126	7508.7	692.6	1147.2
3	14.5- 19.5	340	410	2292.4	3308.2	469.2	701.7
4	19.5- 39.5	901	1364	5939.6	9982.9	976.9	2520.4
TOTAL		1743	2553	11356.0	20799.8	2405.1	4369.3

CUADRO XII. Resultados de la producción de frutos en las jiotillas (36) muestreadas en los diferentes sustratos, así como su peso fresco y peso seco (g.), mostrándose además el total para los años 1984-1985.

AÑO ◇ estrato	1984	1985
	# DE FRUTOS	# DE FRUTOS
◇ ₁	-----	-----
◇ ₂	2030.82	3030.05
◇ ₃	1360	1640
◇ ₄	1501.65	2323.33
◇ _{total}	4892.44	6993.38
Intervalo	3411 - 6373	5715 - 8272
AREA AÑO	1984	1985
	Estimación de frutos por hectárea	
Hectárea	19569.76	27973.52
Intervalo por Ha.	13644 - 25492	22860 - 33088

CUADRO XIII. Estimación de frutos en un área de 2500 m².

	AREA	COBERTURA	ALTURA	RAMAS	FRUTOS-84	FRUTOS-85	PESO HU-- MEDO-84	PESO HU-- MEDO-85	PESO SECO 84	PESO SECO 85
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	1.00000	0.51679	0.38682	0.69205	0.48033	0.28076	0.45682	0.33925	0.46042	0.29204
2	0.51679	1.00000	0.57229	0.60143	0.66899	0.56736	0.64159	0.63121	0.66899	0.63228
3	0.38682	0.57229	1.00000	0.48443	0.52716	0.50720	0.48291	0.53501	0.52718	0.53543
4	0.69205	0.60143	0.48443	1.00000	0.58883	0.42263	0.56855	0.51433	0.58892	0.47840
5	0.46033	0.66899	0.52716	0.58883	1.00000	0.72940	0.99264	0.84880	1.00000	0.83328
6	0.28076	0.56736	0.50720	0.42623	0.72940	1.00000	0.71411	0.95873	0.72937	0.94242
7	0.45682	0.64159	0.48291	0.56855	0.99264	0.71411	1.00000	0.83196	0.99265	0.83028
8	0.33925	0.63121	0.53501	0.51433	0.84880	0.95873	0.83196	1.00000	0.84876	0.95500
9	0.46042	0.66899	0.52718	0.58892	1.00000	0.72937	0.99265	0.84876	1.00000	0.83326
10	0.29204	0.63228	0.53543	0.47840	0.83328	0.94242	0.83028	0.95500	0.83326	1.00000

CUADRO XIV. En este cuadro se observan los datos obtenidos para las variables morfométricas y para los frutos, mediante una matriz de correlaciones.

● ESTRATO	COBERTURA m.	ALTURA PROMEDIO INDIVIDUAL m.	PERIMETRO BASAL PROMEDIO/IND cm.	No. DE RAMAS PROMEDIO INDIVIDUAL	No. DE FRUTOS PROMEDIO INDIVIDUAL 1984	No. DE FRUTOS PROMEDIO INDIVIDUAL 1985	JIOTILLAS MUESTREAS	TOTAL DE JIOTILLAS
1	0.20- 4.5	-----	-----	-----	-----	-----	-----	89
2	4.5-14.5	4.0	52.8	82.9	22.8	37.4	22	84
3	14.5-19.5	4.4	82.9	132.6	68.0	82.8	5	19
4	19.5-39.5	4.8	74.9	176.1	101.1	159.4	9	17

CUADRO XV. Comparación de algunas variables morfológicas con respecto a la producción de frutos para los años 1984-1985, a diferentes estratos.

VARIABLES MES	TEMPERATURA AMBIENTAL (°C)	PRECIPITA- CION PLU- VIAL (mm)	HUMEDAD DEL SUELO (bars)	HUMEDAD RELATIVA (%)
ENERO	26. 1	0	-28	40.6
FEBRERO	19. 2	5.7	-16	53.8
MARZO	31. 4	0	-15	40.7
ABRIL	27. 2	24.8	-23	40.3
MAYO	29. 4	18.3	-24	50.8
JUNIO	30. 3	51.7	-22	60.4
JULIO	32. 2	85.2	-16	39.5
AGOSTO	27. 5	79	-26	60.8
SEPTIEMBRE	28. 9	179.6	-----	66.2
OCTUBRE	28. 6	0	-----	53.7
NOVIEMBRE	22. 3	0	-----	49.6
DICIEMBRE	23. 8	0	-----	51.5
PROMEDIO ANUAL	27. 2	444.3	-21.3	50.7

CUADRO XVI. Registro de los parámetros ambientales en promedio para cada uno de los meses a lo largo de 1 año en la zona de estudio.

° FACTOR AMBIENTAL	TEMPERATURA AMBIENTAL	TEMPERATURA AMBIENTAL	ACIDEZ TITULABLE	PRECIPITACION PLUVIAL	HUMEDAD RELATIVA	TEMPERATURA CORPORAL
	MAXIMA DIURNA	MINIMA NOCTURNA	ml. NaOH 0.01 N.	PROMEDIO	%	°C
MESES	°C	°C	6.00 Hrs	mm.	%	°C
ENERO	35.0	13	1.5	0	23	13
FEBRERO	24.0	13.5	7.0	5.7	36	15
MARZO	46.0	18	14.0	0	18	17
ABRIL	32.5	18	24.0	24.8	27	17
MAYO	38.0	20	10.0	18.3	28	19
JUNIO	39.5	20	17.0	51.7	32	13
JULIO	44.0	21	13.0	85.2	28	11
AGOSTO	37.0	21	19.0	79.0	48	37
SEPTIEMBRE	38.0	21	9.0	179.6	62	---
OCTUBRE	36.5	16	7.0	0	50	---
NOVIEMBRE	29.5	10	8.0	0	28	8
DICIEMBRE	30.0	13	7.0	0	38	11

CUADRO XVII. Registro de parámetros ambientales y morfométricos nocturnos (6:00 hrs.) promedio de Escontria chiotilla para cada uno de los meses y a lo largo de un año en el -- área de estudio.

BIBLIOGRAFIA

1. Acevedo E., Badilla I. y Nobel S.P. 1983. Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, Opuntia ficus-indica. *Plant Physiol.* 72: 775-780.
2. Aguilar R., M.E., A.O., y R.S. 1982. Proposición de una forma de manejo de la comunidad de cardonal micrófilo mediante uso integral planificado en Coxcatlán, Puebla. Reporte de Servicio Social. UAMXochimilco. México.
3. Cox W.G. 1976. Laboratory manual of general ecology. Wm. C. Brown Company. U.S.A.
4. Beltrán E. 1964. Las zonas áridas del centro y noroeste de México y el aprovechamiento de sus recursos. Ed. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México.
5. Brandon C.P. 1967. Temperature features of enzymes affecting crassulacean acid metabolism. *Plant Physiol.* 42: 977-984.
6. Bravo H.H., P.L.I. 1979. Algunos aspectos sobre industrialización de nopales. *Cact. Suc. Méx.* XXIV (2): 27-31.
7. Bravo H.H. 1978. Las cactáceas de México. Ed. U.N.A.M. México.
8. Chen S.S. y B.C.C.Jr. 1983. Diurnal changes in volume and specific tissue weight of crassulacean acid metabolism plants. *Plant Physiol.* 71: 373-378.
9. Devlin M.R. 1976. Fisiología vegetal. Ed. Omega. España.
10. Fu C.F. y H.S.C. 1982. Crassulacean acid metabolism in orchids under water stress. *Bot. Gaz.* 143 (3): 294-297.
11. Gibbs M. y E.L. 1979. Photosynthesis II; photosynthetic carbon metabolism and related processes. Ed. Springer-Verlag Berlin Hei-

- delberg. Germany.
12. Gibson C.A. 1982. The anatomy of succulence: Crassulacean acid metabolism. Ting P.I. y Gibbs M. Waverly Press, Baltimore, Maryland. U.S.A.
 13. Glantz H.M. 1977. Desertification. Enviromental degradation in and around arid lands. Westview Press. U.S.A.
 14. González Q.L., F.D.A., A.T. y D.L.F. 1974. El escenario geográfico; recursos naturales. Ed. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México.
 15. Hatch M.D. y B.N.K. 1981. The biochemistry of plants. Photosynthesis. Vol. 8 (7). Academic Press. U.S.A.
 16. Jordan W.P. y N.S.P. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment, and growth. Bot. Gaz. 143 (4): 511-517.
 17. Keeley E.J. y B.G. 1984. Carbon assimilation characteristics of the aquatic CAM plant, Isoetes howelii. Plant Physiol. 76: 525-530.
 18. Kenyon H.W., A.S.H. y C.C.B. 1981. Diurnal changes in metabolite levels and crassulacean acid metabolism in Kalanchoe daigremontiana leaves. Plant Physiol. 68: 1002-1007.
 19. Kenyon H.W., S.F.R. y B.C.C.Jr. 1985. Maintenance carbon cycle in crassulacean acid metabolism plant leaves. Plant Physiol. 77: 183-189.
 20. Kluge M. 1979. The flow of carbon in crassulacean acid metabolism (CAM): in Gibbs M. y L.E. Photosynthesis II. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. New York. Germany.

21. Koch E.K. y K.A.R. 1982. Crassulacean acid metabolism in the succulent C₄ Dicot Portulaca oleracea L. under natural environmental conditions. *Plant Physiol.* 69: 757-761.
22. Luttge U. y N.S.P. 1984. Day-Night variations in malate concentration, osmotic pressure and hydrostatic pressure in Cereus validus. *Plant Physiol.* 75: 804-807.
23. Martin E.C. y S.N.J. 1981. Crassulacean acid metabolism in the epiphyte Tillandsia usneoides L. (Spanish Moss). *Plant Physiol.* 68: 335-339.
24. Matteucci D.S. y A.C. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Washington. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos. U.S.A.
25. McLean R.C. e I.C.W.R. 1963. Ecología agrícola práctica. Ed. Acribia, Zaragoza. España.
26. Medina E. 1977. Introducción a la ecofisiología vegetal. Ed. O.E.A. Washington D.C. U.S.A.
27. Miranda F. y E.H.X. 1963. "Los tipos de vegetación de México y su clasificación". *Boletín de la Sociedad Botánica de México.* 28: 29-179.
28. Mosiño A.P., B.O. y D.Z. 1974. El escenario geográfico; Introducción ecológica. Ed. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México.
29. Muñoz D. y L.G.F. 1984. Prácticas de laboratorio de edafología ENEPI (UNAM). México.
30. Nieto P.C. 1983. La jiotilla. I.N.I.R.E.B. México.
31. Neales F.T., P.A.A. y H.J.V. 1968. Physiological adaptation to

- drought in the carbon assimilation and water loss of xerophytes. Nature. Vol. 219: 469-472.
32. Nobel S.P. y H.L.T. 1981. Shifts in the optimal temperature for nocturnal CO₂ uptake caused by changes in growth temperature for cacti and agaves. *Physiol. Plant.* 53: 523-527.
 33. Nobel S.P. 1982. Orientation, PAR interception, and nocturnal acidity increases for terminal cladodes of a widely cultivated cactus, Opuntia ficus-indica. *Amer.J.Bot.* 69 (9): 1462-1469.
 34. Nobel S.P. y H.L.T. 1983. Relationships between photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation, and CO₂ uptake for a crassulacean acid metabolism plant, Opuntia ficus-indica. *Plant Physiol.* 71: 71-75.
 35. Nobel S.P. y H.L.T. 1984. Physiological responses of Opuntia ficus-indica to growth, temperature. *Physiol Plant.* 60: 98-105.
 36. Osmond C.B. 1978. Crassulacean acid metabolism: A curiosity in context. *Ann. Rev. Plant Physiol.* Vol. 29: 379-414.
 37. Piña L.I. 1977. Pitayas y otras cactáceas afines del Estado de Oaxaca. *Cact. Suc. Méx.* XXII.
 38. Phillips D.R. y J.H.D. 1976. Succulence, cations and organic acids in leaves of Kalanchoe daigremontiana grown in long and short days in soil and water culture. *New Phytol.* 77: 599-611.
 39. Queiroz O. y B.J. 1982. Photoperiod-controlled, induction and enhancement of seasonal adaptation to drought: in Ting P.I. y - Gibbs M. *Crassulacean acids metabolism*. Waverly Press, Baltimore, Maryland. U.S.A.
 40. Ranson S.L. y T.M. 1960. Crassulacean acid metabolism. *Ann. Rev.*

- Plant Physiol. 11: 81-110.
41. Rayder L. y T.P.I. 1981. Carbon metabolism in two species of Pereskia (cactaceae). Plant Physiol. 68: 139-142.
 42. Rojas G.M. 1978. Fisiología vegetal aplicada. Ed. McGraw-Hill. México.
 43. Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Ed. LIMUSA. México.
 44. Salisbury B.F. y R.W.C. 1978. Plant Physiology. Ed. Wadsworth Publishing, Inc. U.S.A.
 45. Sipes L.D. y T.P.I. 1985. Crassulacean acid metabolism and crassulacean acid metabolism modifications in Peperomia campptrichia. Plant Physiol. 77: 59-63.
 46. Smith Jr., E.C. 1965. "Flora, Tehuacan Valley". Botany. 31 (4): 105-143.
 47. Sutton G.B., T.P.I. y S.R. 1981. Carbohydrate metabolism of cactus in desert environment. Plant Physiol. 68: 784-787.
 48. Szarek R.S. y T.P.I. 1975. Physiological responses to rainfall in Opuntia basilaris (cactaceae). Amer. J. Bot. 62(6): 602-609.
 49. Ting P.I. y D.W.M.Jr. 1968. Non-autotrophic carbon dioxide metabolism in cacti. Bot. Gaz. 129 (1): 9-15.
 50. Ting P.I. 1976. Crassulacean acid metabolism in natural ecosystems in relation to annual CO₂ uptake patterns and water utilization: in Burris R.H. y B.C.C. metabolism CO₂, metabolism and plant productivity. Baltimore: Univ. Park Press. U.S.A.
 51. Ting P.I. y G.M. 1982. Crassulacean acid metabolism. Waverly Press, Baltimore, Maryland. U.S.A.
 52. Ting P.I. 1985. Crassulacean acid metabolism. Ann. Rev. Plant

Physiol. 36: 595-622.

53. Virzo S.A., A.A., G.L. y F.A. 1980. Environmental influences on CAM activity of Cissus quadrangularis. Journal of experimental Botany. Vol. 31 (120): 75-82.
54. Walter H. 1977. Zonas de vegetación y clima. Ed. Omega. España.
55. Woodhose M.R., W.G.J. y N.S.P. 1980. Leaf orientation, radiation interception and nocturnal acidity increases by the CAM plant Agave deserti (Agavaceae). Amer. J. Bot. 67 (8): 1179-1185.
56. Woodward F.L., D.P.P., B.A.J. y E.R.J. 1985. Nocturnal accumulation of acid in leaves of wall Pennywort (Umbilicus rupestris) following exposure to water stress. Annals of Botany. 55: 217-223.
57. Zavala H.J.A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. Biotica. Vol. 7 (1). México.