



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

**Escuela Nacional de Estudios Profesionales
Iztacala**

B0548/88

G. 2.

B I O L O G I A

**RESPUESTA FOTOSINTETICA (METABOLISMO ACIDO DE LAS
CRASULACEAS) EN Escontria chiotilla (Weber) Rose.
EN AMBIENTE CONTROLADO.**

TESIS PROFESIONAL

Que para obtener el Título de:

B I O L O G O

P r e s e n t a

MANUEL MANDUJANO PIÑA

Los Reyes Iztacala

Octubre 1988



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

A MIS PADRES

SARA Y JESUS

Quienes han sido para mi un ejemplo a seguir, por su cariño, su comprensión y su invaluable apoyo.

A LOURDES

Por su cariño, comprensión y estímulo constante.

A MIS HERMANOS

Ma AUSENCIA

MIGUEL

ANTONIO

MARIA

CARMEN

LILIA

MARTHA ELENA

Por su ayuda incondicional en todo momento.

A MIS AMIGOS Y COMPAÑEROS

Con quienes he aprendido y compartido momentos agradables de mi vida.

AGRADECIMIENTOS

Al Biologo José Luis Andrade Torres, por su apoyo, su paciencia, su amistad incondicional y estímulo constante en la realización del presente -- trabajo.

Un agradecimiento muy especial a la M. en C. Martha O. Salcedo Alvarez, al Biologo Alberto Arriaga Frias y al Biologo Gerardo Ortiz Montil, por su amistad y apoyo para la realización de este trabajo.

A todo el personal que labora en la Asignatura de Biología Celular, ---- Biología General I y Fisiología Vegetal.

De igual forma quiero expresar mi agradecimiento a Hugo Perales Vela y Teresita Aguilar Cardenas, por su disponibilidad al trabajo de labora---torio.

Finalmente quiero agradecer a los sinodales por su crítica constructiva y revisión de este trabajo:

M. en C. Ernesto Aguirre Leon

M. en C. Ignacio Peñalosa Castro

Biol. Gerardo Ortiz Montiel

Biol. Alberto Arriaga Frias

El presente trabajo se llevó a cabo en el laboratorio de Fisiología Vegetal, de la Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, bajo la dirección del Biologo José Luis Andrade Torres.

INDICE

| | |
|---|----|
| Resumen..... | 1 |
| Introducción..... | 2 |
| Objetivos..... | 5 |
| Antecedentes..... | 6 |
| I. Plantas con fijación nocturna de CO ₂ | 6 |
| II. Efecto de los factores ambientales sobre la fotosíntesis MAC..... | 7 |
| II.a. Agua..... | 7 |
| II.b. Luz..... | 10 |
| II.b.1. Radiación Fotosintética-- mente Activa..... | 10 |
| II.b.2. Fotoperíodo..... | 11 |
| II.b.2.1. Fotoperíodo Crítico.... | 12 |
| II.c. Temperatura..... | 13 |
| II.d. Nutrición..... | 14 |
| III. Planta en Estudio..... | 16 |
| Material y Método..... | 18 |
| Colecta de Plantas..... | 18 |
| Construcción de las Cámaras..... | 18 |
| Diseño de los Experimentos..... | 18 |
| Variables de Respuesta..... | 20 |
| Acidez Titulable..... | 20 |
| Potencial Osmótico..... | 20 |
| Determinación del Almidón..... | 20 |
| Presentación de Resultados..... | 21 |
| Resultados y Discusión..... | 22 |
| I. Efecto de la Luz..... | 22 |
| II. Efecto de la Temperatura..... | 28 |
| III. Potencial Osmótico..... | 33 |
| IV. Contenido de Acidez Titulable a las 07Hrs. | 37 |
| V. Consideraciones Finales..... | 37 |
| Conclusiones..... | 40 |
| Recomendaciones..... | 41 |
| Referencias..... | 42 |
| Apendice..... | 48 |

INDICE DE FIGURAS

| Fig. | | Pag. |
|------|---|------|
| A | Representación esquemática del metabolismo MAC | 6a |
| 1 | Valores de acidez titulable y almidón en el fotoperíodo de 24 horas luz | 23 |
| 2 | Valores de acidez titulable y almidón en el fotoperíodo de 14 horas luz. | 25 |
| 3 | Valores de acidez titulable y almidón en el fotoperíodo de 10 horas luz. | 27 |
| 4 | Valores de acidez titulable y almidón en el termoperíodo 30/20°C durante el día y la noche. | 29 |
| 5 | Valores de acidez titulable y almidón en el termoperíodo 20/20°C durante el día y la noche. | 30 |
| 6 | Valores de acidez titulable y almidón en el termoperíodo 30/30°C durante el día y la noche. | 32 |
| I | Cuadro de valores del potencial osmótico, obtenidos en los diferentes fotoperíodos. | 34 |
| II | Cuadro de valores del potencial osmótico, obtenidos en los diferentes termoperíodos. | 34 |

ABREVIATURAS

| | |
|----------------|---|
| MAC | Metabolismo Acido de las Crasulaceas |
| C ₃ | Fotosíntesis que se caracteriza por formar un compuesto de tres carbonos, intermediario en la fijación de CO ₂ |
| C ₄ | Fotosíntesis que se caracteriza por formar un compuesto de cuatro carbonos como intermediario en la fijación - de CO ₂ |
| RubisCO | Enzima Ribulosa bifosfato Carboxilasa/Oxigenasa. |
| PEP-C | Enzima Fosfoenol Piruvato Carboxilasa. |
| PEP-CK | Enzima Fosfoenol Piruvato Carboxiquínasa. |
| RFA | Radiación Fotosinteticamente Activa. |
| C.C | Capacidad de Campo. |
| 60% de CC | 60% de la Capacidad de Campo. |

RESUMEN

El Metabolismo Acido de las Crasulaceas es el mecanismo fotosintético más ampliamente distribuido entre las cactáceas/y dada la -- abundancia de estas plantas en nuestro país, la investigación sobre este proceso adquiere una relevancia muy especial.

Se ha encontrado, que este metabolismo fotosintético es susceptible de ser modificado por factores ambientales, tales como; el fotoperíodo, las temperaturas diurnas y la cantidad de agua que se encuentre - disponible en el ambiente. Por lo cual en el presente trabajo se sometió Escontria chiotilla (Una cactácea endémica de nuestro país) a condiciones de ambiente controlado, en el cual se consideraron como variables de respuesta, la acidez titulable, los contenidos de almidón y el potencial osmótico, en la parte aérea de la planta.

Se encontró que el fotoperíodo largo (14 horas luz y 10 horas de obscuridad), aunado a la condición de sequía estimulan el comportamiento fotosintético de MAC, en esta planta, encontrándose también que - la temperatura óptima fué 20/30°C durante la noche y el día respectivamente. Por lo tanto se puede establecer a E. chiotilla como una planta-inducible al metabolismo ácido.

INTRODUCCION

La tierra es un planeta bañado en luz. No debiera sorprender pues, que muchos de los organismos vivos que han evolucionado sobre ella, han desarrollado la capacidad de captar energía lumínica. De entre - - todas las interacciones que se producen entre la vida y la luz, la principal de ellas es la fotosíntesis, en la cual se sintetizan compuestos - orgánicos que son la base para la estructura de la vida (Miller, 1979).

Para fines prácticos la fotosíntesis se divide en dos fases, una luminosa y otra oscura. En la fase luminosa dos moléculas relativamente inestables se forman con la energía solar: el Adenosin Trifosfato (ATP) y el Nicotín Adenín Dinucleótido Fosfato (NADPH). En la fase oscura el ATP y el NADPH suministran la energía necesaria para formar glucosa a partir de dióxido de carbono. (CO_2), ambas fases se llevan a cabo - en las células vegetales y dentro de estas, en los organelos denominados cloroplastos (Miller, 1979; Daubenmire, 1982).

Las enzimas que llevan a cabo la fijación del CO_2 y la formación de carbohidratos en las células vegetales, son solubles y pueden -- ser estudiadas fácilmente por los bioquímicos, debido a esto la fase oscura fue la parte de la fotosíntesis sometida a experimentación en primer lugar. Melvin Calvin y sus colaboradores descifraron este proceso - enzimático en la Universidad de California en el año de 1948 (Dyson, --- 1975; Miller 1979).

Aunque se han desarrollado nuevos conocimientos acerca del - proceso de fijación del CO_2 en las plantas como el maíz y las cactáceas_ (Moore, 1981) es importante señalar, que independientemente de la forma_ en la cual el CO_2 sea asimilado, la planta requiere que los estomas permanezcan abiertos, mientras se realiza el intercambio de gases; esto - - trae como consecuencia la pérdida de agua a través de los estomas, todo esto aunado a que el proceso fotosintético se ve disminuido por la pre - sencia del oxígeno, especialmente en condiciones cálidas.

Para adaptarse a estas condiciones las plantas han desarrollado tres estrategias fotosintéticas: C_3 , C_4 , y el Metabolismo Acido de las Crasuláceas (MAC) (Moore, 1981; Salisbury, 1978; Medina, 1977).

C_3 es la vía más corta de asimilación del CO_2 directamente al ciclo de Calvin, en el cual estas moléculas reaccionan con la Ribulosa 1,5 difosfato y la reacción es catalizada por la enzima Ribulosa 1,5, difosfato Carboxilasa/Oxigenasa (Rubis CO) (Somerville, 1984) y uno de los primeros compuestos que se forman es el ácido 3-fosfoglicérico. Es debido a este compuesto que se desprende la característica C_3 por estar formado -- por tres carbonos (Bjorsman, 1973; Salisbury, 1978).

El proceso fotosintético, C_4 se caracteriza porque el primer compuesto formado en la fase oscura, no es el ácido 3-fosfoglicérico, sino los ácidos málico y aspártico que contienen cuatro carbonos, en su estructura. Por esta razón se les denomina plantas C_4 . Sin embargo estas plantas presentan anatomía foliar diferente a las C_3 y MAC, además otra característica de estas plantas es la participación de la enzima Fosfoenol Piruvato Carboxilasa (PEP-C) en la fijación del CO_2 (Moore, 1981; Bjorsman, 1973).

Finalmente las plantas MAC se caracterizan por fijar el CO_2 durante la noche, mediante la PEP-C con energía proveniente de la respiración; el ácido málico sintetizado se acumula en la vacuola, de donde sale al día siguiente, es descarboxilado y el CO_2 obtenido de esta reacción se utiliza en la síntesis de carbohidratos con la energía obtenida del proceso luminoso de la fotosíntesis (Medina, 1977).

A pesar de que las diferentes estrategias fotosintéticas provocan a su vez algunas desventajas que pueden o no ser importantes dependiendo de las condiciones del medio ambiente, así la estrategia que la planta utilice depende, no tanto del tipo de planta, sino del sitio donde esta se encuentre. Es así como W.G.E. Erick mostró que la distribución de las plantas C_3 , C_4 y MAC se relacionaban con la altitud. Las plantas C_3 -- dominaban las comunidades de altitudes grandes, las C_4 eran más frecuentes en las turas medias y las especies MAC dominaban las comunidades de -- desierto en altitudes bajas. La estrategia fotosintética no es de ninguna

manera el único factor que determina donde debe vivir una planta, pero - si es muy importante (Moore, 1981).

Los tres mecanismos C_3 , C_4 y MAC tienen tantas ventajas como desventajas y una planta puede competir con éxito sólo cuando los beneficios de su propio mecanismo fotosintético sobrepasan los daños. -- Es de esta manera que las plantas MAC parecen estar mejor adaptadas a las condiciones muy áridas. Su método de conservar el agua, a través - del cierre de sus estomas en el día es valioso en el desierto y sin embargo reduce severamente su habilidad para adquirir y asimilar el -- carbono (op.cit.). Además, se ha encontrado, que estas plantas son capaces de modificar su modelo de intercambio de CO_2 . Un ejemplo de esto es el caso de Opuntia basilaris (Cactaceae) la cual después de un período - de lluvias, asimila este gas durante el día (Szarek y Ting, 1975).

Por otra parte, en una serie de investigaciones que se han - realizado con plantas que presentan MAC, se ha encontrado que algunos - factores como: Fotoperíodo (Crews, et.al. 1976; Phillips y Jennings, 1976 Queiroz y Brulfert, 1982) y la Temperatura (Nobel y Hartsock, 1984) son capaces de modular el comportamiento fotosintético en estos organismos.

Como se mencionó anteriormente el mecanismo MAC se encuentra ampliamente distribuido en las zonas áridas y semiáridas del mundo, dada su capacidad para adaptarse a estas condiciones. En México, Rzendowki -- (1983) ha reportado que las regiones áridas y semiáridas ocupan un 60% - del área total del país, en el cual, Bravo (1973) establece que se albergan posiblemente la mayor cantidad de especies pertenecientes a la familia Cactaceae que se encuentran en el continente Americano.

Dada la extensión que tienen en nuestro país las zonas áridas es conveniente que se conozca más acerca de las características fisiológicas que presentan las plantas que se encuentran en estas zonas. Sobre todo las pertenecientes a la familia Cactaceae. Hasta el momento existen pocos estudios con este enfoque, es por esto que el presente trabajo - plantea los siguientes objetivos:

OBJETIVO GENERAL.

Evaluar el efecto del fotoperíodo, agua y temperatura sobre el Metabolismo Acido de las Crasulaceas en Escontria chiotilla (Weber) - Rose. Bajo condiciones de ambiente controlado.

OBJETIVOS PARTICULARES

Determinación de las fluctuaciones diurnas de ácidos orgánicos en la parte aérea de la planta, durante un período de doce horas, tomando la primera medición a las 07 horas, por el método de titulación.

Determinación de la concentración diurna de almidón en la parte aérea de la planta, durante un período de doce horas, iniciando las mediciones a las 07 horas.

Determinación del potencial osmótico de la planta en la parte aérea, en dos tiempos; al inicio a las 07 y 16 horas.

ANTECEDENTESI. Plantas con fijación nocturna de CO₂.

Debido a que las primeras observaciones científicas del ---- intercambio de gas y acidez en las 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 ácidos nocturnos acoplado al catabolismo de ácidos diurnos, este tipo único de metabolismo de ácidos orgánicos fue conocido como Metabolismo Acido de las Crasuláceas (MAC). En 1885 Devries consideró los ácidos orgánicos como una -- adaptación a los suelos calcáreos, el limo en el cual las plantas MAC -- neutralizaban estos ácidos, posteriormente en 1892 Aubert sugirió que la alta concentración de ácidos previene la pérdida de agua transpiracional (Szarek y Ting, 1975, citado por Martínez, 1987). Aunque este metabolismo fue encontrado por primera vez en la familia Crasulaceae. Hoy se sabe que no es específico, pues se puede observar también en las familias: -- Agavaceae, Aizoaceae, Asteraceae, Asclepidaceae, Bromeliaceae, Euforbiaceae, Liliaceae, Orchidaceae, Mesembryanthemaceae, Geraneaceae, Portulacaceae y algunos miembros de las Cucurbitaceae, Vitaceae, Lamiaceae y -- también gimnospermas y dos helechos epífitos (Osmond, 1978; Ting, 1985 Osmond y Holtum, 1981).

Actualmente ya se conoce un esquema general de la forma en -- la cual el CO₂ es fijado durante la noche (Fig.A). La reacción clave -- de la fijación nocturna del CO₂ es la catalizada por la enzima PEP-C, -- resultando oxalacetato que se trasforma hasta ácido málico, este es transportado dentro de la vacuola central de la célula y almacenado hasta el período de luz; cuando este ácido málico es descarboxilado por la enzima málica (o en algunos casos por la Fosfoenol Piruvato Carboxiquinasa PEP-CK Black, 1973, citado por Kluge, 1976) el CO₂ producido por esta reacción sirve directamente como sustrato para la enzima Rubis-CO y es -- convertido fotosintéticamente hasta carbohidrato en la fase oscura. El piruvato generado como producto secundario por la descarboxilación del malato es metabolizado por el ciclo de Krebs, así este proceso provee --

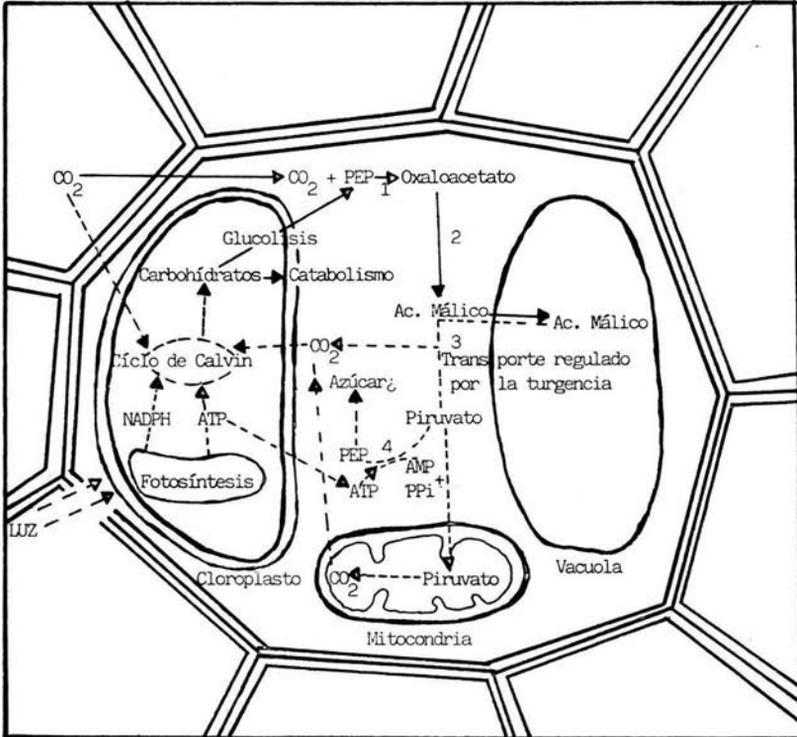


Fig. A Esquema que presenta los eventos principales del metabolismo MAC y su compartimentalización en el interior de la célula -vegetales. Con las principales enzimas responsables del proceso: 1.- PEP-Carboxilasa, 2.- Malato deshidrogenasa, 3.- -- Enzima Málica y 4.- Piruvato fosfodiquinasa. Reacciones dominantes durante la noche(—) y en el transcurso del día - (-----). Tomado de Kluge (1976).

CO₂ como sustrato de una manera más eficiente para la fotosíntesis, algunas moléculas de piruvato, también pueden ser convertidas directamente a Fosfoenol Piruvato (PEP). Durante el día este compuesto generado en ta les caminos podría ser usado en la gluconeogenesis (Kluge, 1976).

Recientemente Ting (1985) define a MAC bajo los siguientes - criterios:

- 1.- Se presenta una fluctuación diurna de ácidos orgánicos.
- 2.- Se presenta un comportamiento de fluctuación diurna en - el contenido de los carbohidratos, pero recíproco al de los ácidos orgánicos.
- 3.- Altos niveles de PEP-C con gran actividad durante la noche.
- 4.- Algunas de las células de estas plantas presentan una -- gran vacuola de almacenaje, así como un gran número de cloroplastos.
- 5.- Presentan algún grado de succulencia ajustado con una --- gran extensión de clorenquima.
- 6.- Intercambio de gas nocturno y pérdida de agua durante - este mismo período.

Además menciona que estas plantas son nativas de ambientes- áridos y semiáridos y raras en desiertos fríos como el de Siberia.

Por otro lado la capacidad MAC puede ser distinguida como -- Obligada (o Constitutiva) en plantas que pueden ser dotadas de este metabolismo todo el tiempo y como Facultativa (o Inducible), son las --- plantas en las cuales la maquinaria metabólica de MAC es sintetizada en respuesta a algunas señales ambientales como ; fotoperíodo o "stress" - hídrico. De tal manera que las magnitudes de la actividad MAC responde a las condiciones del medio externo e interno (Osmond, 1978).

II. Efecto de los Factores ambientales sobre la Fotosíntesis MAC.

II.a. Agua.

La pérdida de agua a través de los estomas, mientras el --

CO₂ es absorbido en las plantas MAC, es menor si la comparamos con las C₃ y las C₄ (Osmond, 1981), por lo que la economía de agua en este tipo de plantas se debe a la asimilación de CO₂ durante la noche, cuando la temperatura es baja y las diferencias de presión de agua sobre las hojas también son bajas (Osmond, 1978; Ting, 1985).

Otra característica que se ha encontrado en estos organismos es la frecuencia estomática, ya que en las plantas C₃ y C₄, se presentan 20,000 estomas por cm² aproximadamente, mientras que en MAC, sólo se presentan 2,500 estomas por cm², lo cual reduce severamente la pérdida de agua (Kluge y Ting, 1978, citado por Osmond, 1981). Los beneficios -- que provocan estas características a las plantas MAC las capacitan para sobrevivir en ambientes áridos con un sistema fotosintético funcional - (Osmond, 1981).

Una característica más que se ha encontrado en estas plantas es la succulencia, aunque no siempre asociada al metabolismo MAC (Phillips y Jennings, 1976). Sin embargo Nobel (1976, 1977) ha considerado que la succulencia presenta un efecto de amortiguador para estas plantas, debido al gran contenido de agua, la baja proporción superficie volumen y las características ya mencionadas respecto a la frecuencia estomática y la fijación del CO₂. No obstante cuando alguna de estas características se pierde, el efecto de amortiguador de la succulencia es anulado. Un ejemplo de esto ha sido observado por Osmond (1981) en las regiones de Australia invadidas por Opuntia, donde la frecuencia de las lluvias en verano es tal, que prolonga el período de fijación del CO₂ durante el día, por lo que el efecto amortiguador de la succulencia no es funcional en esta planta durante el período de lluvias. De tal manera que la interpretación que da Nobel a efecto amortiguador es funcional sólo cuando las plantas se encuentran en sequía.

Sin embargo, se ha demostrado que el agua juega un papel --- fundamental en el comportamiento del metabolismo MAC, como lo demuestra Szarek y Ting (1975) sobre la respuesta fisiológica que se da en Opuntia basilaris después de un período de lluvias ya que se presenta un marcado

acrecentamiento en el metabolismo ácido así como un incremento en la eficacia sobre el uso del agua y la asimilación del CO_2 , dando como resultado que las variaciones día-noche de acidez titulable se incrementan hasta en un 170%, por lo que se establece que las plantas MAC presentan una rápida respuesta a pequeñas cantidades de precipitación, no obstante los grandes períodos de sequía por los que pasan. No obstante --- Nobel y Hartsock (1976, citado por Osmond, 1978) encontraron que Agave - deserti sometido a riego prolongado anula la fijación de CO_2 durante la noche, por lo que la planta fija este gas sólo durante el día.

Al considerar el comportamiento de algunas Cactáceas bajo condiciones de "stress" hídrico prolongado, estas responden cerrando sus estomas y anulando el intercambio de gas con el medio, sin embargo estas plantas presentan una fluctuación de ácidos orgánicos, por lo que éstas son capaces de utilizar el CO_2 producido por la respiración (Osmond, --- 1981; Ting y Rayler, 1982). Este comportamiento se ha encontrado en muchas plantas, entre ellas Opuntia basilaris (Ting y Rayder, 1982) la cual bajo "stress" prolongado es capaz de reciclar el CO_2 generado por la respiración por lo que la planta mantiene sus estomas cerrados y anula virtualmente la pérdida de agua, a este comportamiento de MAC se le denomina MAC "idling" .

También se ha encontrado que algunas plantas MAC no cierran sus estomas completamente durante el día, lo cual trae como consecuencia la pérdida de agua durante el período de luz por transpiración, que puede ser comparable con una planta C_3 la cual pierde 700g. de agua por cada g. de CO_2 fijado (Osmond, 1978). Esto ha sido observado en Echeveria pumila en la cual mucho del CO_2 fijado durante la noche, es perdido en el día, debido a que los estomas permanecen abiertos (Meinzer y - Rundel, 1973, citado por Osmond, 1981).

Otro trabajo realizado por Winter (1972, citado por Osmond, - 1978) con Mesembryanthemon crystallium que normalmente presenta fotosíntesis C_3 , después de 7 a 14 días sujetos a "stress" de agua, las hojas maduras presentan asimilación de CO_2 y síntesis de ácido málico durante

la noche, acompañado del cierre de sus estomas en el proceso de la desacidificación durante el período de luz. Esta nueva capacidad metabólica es asociada con un gran incremento en la actividad de las enzimas requeridas, y se dice que envuelve una verdadera inducción, en el sentido que nuevas proteínas enzimáticas son sintetizadas. Este fenómeno ha sido observado en varias especies, cuando se someten a tratamientos de salinidad, humedad ambiental, temperatura y sequía (Osmond, 1978; Aulio, 1986). Sin embargo cuando a estas plantas se les retira el "stress" la capacidad MAC es perdida.

II.b. Luz

b.1. Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA)

Se ha encontrado en las plantas que presentan metabolismo -- ácido, que la RFA recibida durante el día y la intensidad de ésta, estimula la síntesis de ácido málico durante la noche (Nobel y Hartsock, -- 1978; Woodhouse et. al. 1980) otro aspecto interesante es la relación -- que guarda la geometría del tallo y su orientación en ciertas cactáceas -- ya que pueden ser interpretadas como adaptaciones a la RFA (Woodhouse -- et. al. 1980). Ahora bien Nobel (1981) define que la relación entre RFA -- y la orientación, tiene consecuencias fisiológicas para las plantas MAC, ya que la productividad de estos organismos está frecuentemente limitada por la luz.

Dado el interés que existe por conocer la relación luz-res-- puesta fisiológica, se han desarrollado estudios que tratan de explicar -- ésta. Uno de ellos es el realizado por Woodhouse, et.al. (1980) sobre -- Agave deserti en donde encontrarón, que si el plano de inclinación es de 40° Norte, este mostraba una menor asimilación de carbono en el verano -- si la comparamos con la fijación realizada en el invierno, con lo cual -- la inclinación reduce la acidez hasta un 24%, pero si la inclinación es del lado Este Oeste en verano o en invierno con un ángulo de 70°, la aci -- dez se reduce hasta un 42%.

Un trabajo realizado por Nobel(1982, citado por Martínez, -- 1987) en diferentes partes del mundo : Chile, Estados Unidos de Norteamé

rica e Israel con Opuntia ficus-indica reveló que su actividad fotosintética se encuentra influenciada por:

- 1.- La orientación de los cladodios.
- 2.- La dirección cuyo máxima RFA es interceptada.
- 3.- El fototropismo.

debido a que existe una dependencia entre la RFA y los cambios de acidez, descubriéndose que la mayor acidez nocturna fué cuando el cladodio se encontraba en orientación Este Oeste y cuyo angulo fue de 30°. Aunque es importante aclarar que además de la orientación que tenga ya sean los cladodios en el caso de Opuntia o las ramificaciones en las suculentas columnares, debe considerarse lo accidentado del terreno donde se encuentran estas plantas para poder realizar una mejor interpretación de los resultados (Woodhouse, et.al. 1980; Nobel, 1982).

Por su parte Osmond(1979) encontró que la intensidad de luz también controla la proporción de desacidificación durante las primeras etapas del período de luz en Opuntia inermis de tal manera que la desacidificación se incrementa continuamente hasta alcanzar una intensidad -- máxima. Este evento también fue demostrado por Barrow y Cockburn (1982).

b.2. Fotoperíodo.

La cantidad de horas luz que reciba una planta puede activar o desactivar algunos procesos metabólicos. Un ejemplo es el caso de --- Kalanchoe blossfeldiana variedad "Tom thumb" una MAC inducible , la --- cual por tratamientos de días cortos se estimula el comportamiento MAC - En los días largos las hojas juvenes de esta planta no son de la misma-suculencia, no presentan la capacidad de fijar CO_2 en la noche y tienen poca actividad de las enzimas responsables de MAC (Queiroz, 1974, citado por Osmond, 1978). Se ha establecido que esta planta presenta el sistema de metabolismo ácido después del septimo día sometida a fotoperíodo - corto. Estos cambios ocurren más lentamente a temperaturas bajas y son - inhibidos por la luz roja cuando esta se prende en la noche (Queiroz, -

1969, citado por Osmond, 1978). Por lo que se considera la inducción fotoperiódica de MAC como el resultado de la participación del fitocromo - (Queiroz y Brulfert, 1982).

Otros estudios recientes sobre K. blossfeldiana, sugieren que el incremento en la actividad enzimática de MAC se ve favorecida, después del tratamiento de días cortos, por lo que se activa la producción de nuevas enzimas de diferentes propiedades y desde aquí la inducción en un sentido estricto (Queiroz y Brulfert, 1975, citado por Osmond, 1978).

La inducción de MAC en K. velutina (Queiroz y Brulfert, 1982) se ha realizado cuando esta planta se somete a tratamiento de días cortos, sin embargo en esta planta las partes jóvenes son más susceptibles - al estímulo por el fotoperíodo que las partes maduras. Este comportamiento también se ha observado en K. blossfeldiana (op.cit.).

Hasta ahora el fotoperíodo que más se ha mencionado como promotor del metabolismo ácido, es el de días cortos y noches largas (9/15 - horas día/noche), sin embargo también existen plantas que son inducidas a - MAC por el fotoperíodo de día largo (15/9 horas día/noche). Como ejemplos podemos citar a K. daigremontiana (Phillips y Jennigs, 1976) y Aloe-vera (Crews, 1976) en las cuales se encontró que después del tratamiento de días largos, se incrementó en la cantidad de ácidos orgánicos y la fijación nocturna de CO_2 , las cuales son características de del metabolismo MAC.

b.2.1. Fotoperíodo Crítico

En la naturaleza se puede establecer, que no existen cambios bruscos, ya que todos se presentan de una manera gradual, por lo que --- esta transición puede ser de vital importancia para los procesos fisiológicos que se dan en los organismos. Por lo que podemos definir que existen períodos críticos, los cuales pueden ser considerados todos aquellos que estimulen o inhiban una respuesta. Es así como el fotoperíodo crítico de una planta es aquel que induce o reprime una respuesta fisiológica como un ejemplo podemos establecer el citado por Queiroz y Brulfert ---- (1982) en hojas jóvenes de K. blossfeldiana, la cual fué sometida a los fotoperíodos de 16/8 y 14/10 horas día/noche y el metabolismo MAC no se

presentó, sin embargo cuando el fotoperíodo fué 12/12 ya se detecta el metabolismo ácido, aunque se define mejor con el fotoperíodo 9/15 horas de luz/obscuridad.

II.c. Temperatura

La estabilidad térmica de los aparatos fotosintéticos a temperaturas altas y bajas, es determinado por una variedad de propiedades, - ninguna de las cuales es única para la fijación del CO_2 en las plantas - C_3 , C_4 y MAC (Daubemire, 1982; Osmond, 1981).

El efecto de la temperatura sobre el proceso de fijación del CO_2 en las plantas MAC, ha sido muy discutido. Sin embargo en muchos --- estudios de regulación estomática, se ha encontrado que la temperatura - es uno de los factores más importantes, ya que al incrementarse esta pro mueve el cierre de los estomas y baja la eficiencia de asimilación de -- CO_2 (Nobel y Hartsock, 1978, 1979).

Ahora bien se ha encontrado que la temperatura óptima para - la captación de CO_2 en cactáceas es cerca de los 10°C ; las temperaturas- internas de la planta durante el día, no parecen tener mucha influencia- en el intercambio de CO_2 como las temperaturas durante la noche. El ca- lentamiento excesivo del tallo de cactáceas durante la noche, cusa una - gran liberación de CO_2 , pero en condiciones normales la liberación del- CO_2 durante el día puede ser compensada por la captación de este gas du- rante la noche, siempre y cuando la temperatura interna de la planta sea baja durante la noche, este último factor es probablemente el de mayor - importancia para el control de la captación de CO_2 , así como para la --- distribución de las especies de cactáceas (Patten y Dinger, 1968, citado por Martinez, 1987).

Medina y Osmond (1981, citado por Osmond, 1981) establecen - la temperatura óptima para la fijación de CO_2 en K.daigremontiana es de 15°C . Por otro lado estos mismos autores encontraron que la reducción en la asimilación de CO_2 nocturno fue relativamente baja en plantas creci- das a altas temperaturas durante la noche, por lo que proponen que ---- esta temperatura puede tener un efecto sobre el transporte de malato has-

ta y desde la vacuola.

Un análisis amplio de los efectos de la temperatura en el día y la noche en los modelos de intercambio de gas en las plantas MAC - ha sido establecido por Wagner y Larcher (1981, citado por Osmond, 1981) quienes presentan que Sempervivum montanum no se desacidifica a bajas - temperaturas en la luz y presenta un modelo de intercambio similar a una planta C_3 . En altas temperaturas algunas especies como Caralluma nagevansis presenta una pérdida substancial de CO_2 durante el período de luz (Lange, et.al. 1979, citado por Osmond, 1981).

Se ha observado que las altas temperaturas durante el día y la intensidad luminosa en niveles altos incrementan la capacidad para fijar CO_2 , en el subsecuente período de obscuridad (Woodhouse, et.al. - 1980; Osmond, 1981).

Aunque se han encontrado algunas diferencias en las temperaturas óptimas para el metabolismo MAC: Osmond (1978) reporta entre 12 y 17°C como la temperatura adecuada durante la noche. Mientras Nobel y --- Hartsock (1981) encontraron en cactus y agaves que la temperatura durante el día y la noche fue de 30 y 10°C respectivamente y que la temperatura óptima en la captación de CO_2 para seis especies de cactáceas y --- tres de agave se encuentran entre los 12 y 20°C. Ahora bien Martínez -- (1987) reporta que para Escontria chiotilla la temperatura óptima durante la noche fué entre los 18 y 20°C. Por lo anterior es importante destacar, que no parece existir una temperatura óptima para el metabolismo ácido, sino más bien un rango de temperatura, que puede estar por abajo de 20°C durante la noche y más de 25°C durante el día, dependiendo de la planta y el lugar donde esta habite.

II.d. Nutrición

El estado nutricional de las plantas puede afectar fuertemente su actividad metabólica. Sin embargo este proceso sólo ha sido estudiado en detalle sobre las plantas C_3 y C_4 , por lo que es poco conocido en las plantas MAC (Nobel, 1983).

Uno de los elementos que más se ha trabajado en nutrición mineral es el nitrógeno, del cual se ha encontrado que tiene una estrecha

relación con la respuesta fotosintética, ya que cuando este elemento --
desciende, también la fotosíntesis baja su intensidad. Esto se puede de-
ber a la función estructural que el nitrógeno desempeña en las proteí--
nas enzimáticas que están contenidas en las hojas (Osmond, 1981; Nobel, -
1983).

Ahora bien tanto los hábitats áridos como los epífitos en --
los bosques forestales, presentan bajas concentraciones de nitrógeno dis-
ponible, sobre todo para las plantas que presentan metabolismo MAC (---
Osmond, 1981).

Uno de los pocos trabajos realizados con este enfoque fué en
X. pinnata crecida bajo tres niveles de nitrógeno, se encontró que a ba-
jas concentraciones de este elemento la planta eliminaba la posibilidad-
de fijar CO_2 durante el atardecer y sólo lo asimilaba durante la noche
Además se encontró que altos niveles de este elemento pueden presentar-
un problema para la planta dada la gran cantidad de proteína enzimática-
producida Osmond (op.cit.)

Por otro lado Nobel (1983) encontró en varias especies de -
cactáceas, que mientras mayor es la disponibilidad de nitrógeno, la sín-
tesis de ácidos orgánicos se ve incrementada. También se encontró un --
comportamiento interesante del Ca, Mg y Mn en el clorénquima de estas -
plantas, ya que se presentaban altas concentraciones, mientras que el Na
presentó niveles bajos. Observaciones similares fueron hechas por ----
Phillips y Jennigs(1976) en K. daigremontiana.

Un trabajo realizado recientemente por Hernández y Mendieta-
(1987) sobre trece especies de cactáceas que se encuentran en el valle-
de Tehuacan Puebla, mostró que la disponibilidad de agua que se da en -
el ambiente modifica los contenidos de nutrientes en el tejido de la -
planta, por lo que encontraron que el Mg, Na y S se encuentran en ----
mayor cantidad al inicio de lluvias en el suelo y en las plantas la --
concentración de estos elementos se incrementa después de las lluvias -
También encontraron que E. chiotilla es una de las especies que presen-
ta los valores más altos en el contenido de nitrógeno, potasio y en menor
proporción sodio, este último reportado por Nobel (1983) como un elemen

to esencial para el metabolismo MAC.

III. La Planta en Estudio

La jiotilla es una cactácea perteneciente al orden Opuntiales, propias de las regiones semiáridas. Por su sabor y el bajo precio a que se da en los mercados regionales, el fruto es muy apreciado por los habitantes de estas regiones.

| | |
|-------------------|----------------------------|
| Familia: | Cactaceae |
| Nombre Científico | <u>Escontria chiotilla</u> |
| Nombre Común | Jiotilla o Quiotilla. |

Son plantas que miden hasta 7^{m.} de altura, con troncos cortos provistos de numerosas ramas rectilíneas que se subdividen oblicuamente sobre su punto de emergencia y fácilmente se desprenden; de 7 á 8 costillas agudas aerolas muy juntas a menudo confluentes, elípticas y espinas radiales de 10 a 15 cortas; de todas las espinas centrales, la de mayor tamaño, aplanadas de 7cm. de longitud. Flores campanuladas, nacen cerca del extremo de la rama, de 3 cm. de longitud (incluyendo el ovario). Fruto color gris-verdoso, con pulpa roja comestible de 5cm. de diámetro. Crecen en zonas semiáridas, en lugares planos o de poca pendiente. Es característica de zonas alteradas. Se encuentran asociadas con otras cactáceas de gran tamaño y con especies de arbóreas características de matorral micrófilo; a menudo forman agrupaciones llamadas quiotillales. Estas agrupaciones están registradas para la cuenca baja del balsas, en el área del río Tepalcatepec, en la cuenca alta del Papaloapan, en Oaxaca dentro de la región de Cuicatlán, en Teotitlán y en Totolapan. Se ha colectado en el Cañón del Zopilote en Guerrero y en la zona de la Presa de Infiernillo, Michoacán. Es muy abundante en el valle de Tehuacán, Puebla, en los poblados de Calipan, Acatlán y Coxcatlán (Bravo, 1973; Nieto, 1980).

Dadas las condiciones adversas que se presentan en las zonas semiáridas para el manejo de un sistema de cultivos variado, la recolección de la jiotilla es una actividad importante para sus habitantes y su alta productividad hace de ella un recurso de interés. la colecta de-

este fruto se realiza durante los meses de abril a junio. El fruto se consume en su forma natural, preparado como mermelada o en conserva; también se elabora vinillo con la jiotilla. El tálamo de la planta -- seca se utiliza para levantar cercas y como leña. El hecho de que estos frutos se utilicen legalmente para la producción de mermelada, indica que los frutos deben de ser ricos en mucílagos y sustancias pécticas. Esta característica amplía el campo de su uso ya que este tipo de productos secundarios de las plantas tienen gran demanda en la industria alimenticia, especialmente en la dulcera y en la elaboración de pastas, y en la farmacéutica como vehículo de pomadas en calidad de demulcente y emoliente.

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

En las zonas donde crece de una manera natural este recurso puede constituir una fuente adicional de ingresos para sus habitantes. El desarrollo de pequeñas industrias para el procesamiento de esta fruta en la elaboración de mermeladas, conservas y productos derivados puede resultar muy beneficioso para elevar el nivel de vida de las comunidades enclavadas en las zonas semiáridas, en la misma forma que en las zonas templadas de Puebla, han prosperado tales empresas con bastante éxito (Nieto, 1980).

MATERIAL Y METODO

Colecta de Plantas

En el presente estudio se colectaron plantas pequeñas de --- Escontria chiotilla (con una altura que va de 25 a 35 cm.) en la localidad de Venta Salada Municipio de Coxcatlán Puebla, ubicado a los $97^{\circ} 11' 48''$ y $97^{\circ} 12' 13''$ longitud Oeste y a los $18^{\circ} 16' 45''$ y $18^{\circ} 17' 9''$ -- latitud Norte (Carta Geológica Orizaba E-14-6, 1;250 000), se colectaron un número aproximado de 120 plantas, transportandolas hasta la ENEP-Iztacala, al mismo tiempo se colectó suelo de la misma localidad, para posteriormente trasplantar a los organismos vivos en este previamente esterilizado, de tal forma que las condiciones fueran homogéneas. Cada planta se sembró en una maceta (con una altura de 14 cm. y un diámetro de -- 10 cm.), una vez trasplantadas se asignaron a cámaras de crecimiento, en -- las cuales se controlaron las condiciones.

Construcción de las Cámaras

Las cámaras fueron construidas con ángulo metálico de 3/4 de pulgada, cartón corrugado, ventiladores y polietileno. Las dimensiones -- fueron: 1.35 m. de largo, 0.70 m. de altura y 0.50 m. de ancha. La -- iluminación fue proporcionada por dos lámparas fluorescentes de 30 Watts (solar) y tres lámparas incandescentes de 70 Watts (Phillips) en cada -- una de las cámaras.

Diseño de los Experimentos

El trabajo se dividió en dos experimentos, en los cuales se eligieron 45 plantas al azar para cada uno de los experimentos, por lo -- cual se asignaron 15 plantas en cada cámara y dentro de éstas se distribuyeron en las siguientes condiciones de humedad: 5 a capacidad de campo (CC), 5 al 60% de CC y 5 en sequía.

Primer Experimento. En las tres cámaras con 15 plantas cada una, se conservaron constantes los siguientes parámetros: Temperatura -- $30 \pm 2^{\circ}\text{C}$ en el día y $18 \pm 2^{\circ}\text{C}$ durante la noche, la Humedad Relativa -----

presentó fluctuaciones que fueron del 40% al 60%, la intensidad Luminosa fue en promedio de 2500 Lux *. El agua fue ajustada a tres niveles; a -- Capacidad de Campo (CC), 60% de CC y Sequía, por el método de las columnas (Aguilera y Martínez, 1980, citadas por Arriaga, 1985) de acuerdo a la siguiente fórmula.

$$CC = PsCC = \frac{Psh - Pss}{Pss} \times 100$$

donde: CC es capacidad de campo.

PsCC es el porcentaje de humedad a capacidad de campo.

Psh es el peso del suelo húmedo.

Pss es el peso del suelo seco.

El valor del porcentaje de humedad en el punto de marchitez permanente (PMP) se obtuvo dividiendo el PsCC entre 2.2 (Torres, 1983, - -- Arriaga, 1985).

En este primer experimento se consideró como un factor el fotoperíodo al cual se le asignaron tres niveles, los cuales corresponden a uno por cámara como sigue;

Cámara #1 24 horas luz.

Cámara #2 14 horas luz (día largo).

Cámara #3 10 horas luz (día corto).

Estas condiciones fueron preservadas durante 60 días, al término de los cuales se procedió a realizar las determinaciones de Acidez -- Titulable, contenido de Almidón y Potencial Osmótico.

Segundo Experimento. En este el fotoperíodo se mantuvo constante (14 horas luz y 10 horas obscuridad) y se consideró como factor la temperatura estableciéndose tres niveles, los cuales fueron distribuidos en las cámaras de la siguiente forma.

* Aunque cabe destacar que esta fue medida a la altura de las macetas y no al nivel de la planta.

Cámara #1 30±2°C en la luz y 18±2°C en la oscuridad.

Cámara #2 20±2°C durante la luz y oscuridad.

Cámara #3 30±2°C durante la luz y oscuridad.

VARIABLES DE RESPUESTA

Acidez Titulable

La técnica utilizada fue una modificación de la de Mathur -- (1978) en la cual se toma un gramo de la planta con un horador, ésta cantidad de tejido se macera con agua destilada previamente hervida y -- posteriormente se filtra en cuatro capas de gasa, el filtrado se afora a 5 ml. con agua destilada, éste se titula con una solución de Hidróxido de Sodio (NaOH) 0.004 Normal hasta un pH de 8.3 con un potenciómetro, -- para facilitar la lectura y de esta manera cada mililitro de Hidróxido de Sodio gastado es corresponde a 10 microequivalentes (ueq.) de ácidos orgánicos por cada gramo de peso fresco de la planta. Estas mediciones -- se realizaron cada 2 h. por triplicado, iniciando a las 07 hrs. durante un período de 12 hrs.

Potencial Osmótico

El método utilizado fue el de la diferencia de peso Salis--- bury (1978 citado por Arriaga, F.A. et.al. 1982) que consiste en encontrar una solución conocida, en la cual el tejido ni pierda ni gane peso, a -- este punto corresponde el valor de potencial osmótico, que se obtiene -- mediante el uso de una tabla de valores.

Determinación del Almidón.

La muestra para la cuantificación de almidón, se tomó al ---- mismo tiempo que la de acidez titulable por lo que se realizó con igual intervalo y período de tiempo. La técnica utilizada fue una modificación de la descrita por McCready (1950) que consiste en lo siguiente:

Se toman 5 gramos de tejido fresco de la planta, el cual se homogeniza en un mortero, adicionando 75 ml. de alcohol al 80% y poste-- riormente se hierve durante 20 minutos. En este momento la muestra puede ser almacenada a 4°C. Cuando la muestra es procesada de inmediato se decanta el alcohol que contiene el tejido y se le agregan 10 ml. de ácido perclórico al 52% , se agita constantemente durante 20 minutos en frío -

Si la extracción no se ha realizado completamente, se decanta el sobrenadante en un vaso de precipitados y se le agregan 6.5 ml. de ácido perclórico a los residuos de tejido nuevamente y se mantiene en agitación constante durante 20 min. más, posteriormente se reúnen los sobrenadantes en un vaso de pp. y se aforan a 100 ml. con agua destilada, esta muestra es filtrada, para retirar los residuos de tejido. De este filtrado se toman 5 ml. en un tubo de ensaye, se le adicionan 7ml. de reactivo de antrona (preparado como sigue: 2g. de antrona se disuelven en 1000 ml, de ácido sulfúrico al 95% y es almacenado a 0°C), todo esto se debe realizar en una cama de agua fría, posteriormente se lleva a una temperatura de 100°C durante 7.5 min. y después de ese tiempo se enfría rápidamente hasta 25°C para ser leído a 630 nanómetros en un espectrofotómetro (Espectronic 20) mediante una curva patrón.(Ver apéndice).

Presentación de Resultados

Para el análisis de resultados se realizaron gráficas de los valores promedio (variables de respuesta) obtenidos durante los muestreos en cada uno de los tratamientos.

Se elaboraron cuadros comparativos de las mediciones del potencial osmótico.

Se realizó un análisis de varianza para los datos de acidez titulable, obtenidos a las 07 horas.

RESULTADOS Y DISCUSIONI. Efecto de la Luz .

Se han considerado los cambios diurnos de acidez titulable, de los extractos de tejido verde como una característica fisiológica de las plantas MAC (Ranson y Thomas, 1960. citado por Crews et.al. 1976). - Otra característica de estas plantas es la fluctuación de los contenidos de almidón de una forma inversa a la acidez. Por lo que en la figura número 1 podemos observar que el comportamiento de acidez y los contenidos de almidón, bajo las condiciones de humedad: (A) Capacidad de Campo, (B) 60% de la Capacidad de Campo y (C) Sequía, no presenta fluctuaciones diurnas, por lo que este comportamiento apoya lo encontrado por Crews (op.cit.) en Aloe vera, cuando fue sometida a luz constante durante las 24 horas y a temperaturas de 15 y 30°C. De tal forma que estas condiciones ambientales eliminaron el metabolismo MAC.

Es importante resaltar que el contenido de almidón fue superior en la condición de sequía donde se registraron valores desde 18 a 37 mg. (fig. 1C).

Algunas consideraciones que se han hecho respecto al comportamiento de los carbohidratos en los vegetales, han establecido que las plantas en condiciones de sequía (edáfica o atmosférica) experimentan cambios en el contenido de carbohidratos, como un reflejo de las alteraciones en su metabolismo (Vaadia et.al. 1961, citado por Larqué-Saavedra, 1972). Es así como se ha encontrado que en plantas de frijol y maíz, sometidas a condiciones de sequía, se reducen los contenidos de almidón (Larqué-Saavedra, 1972). Por otro lado Chang (1979) encontró que los contenidos de almidón en plantas de algodón se encontraba distribuido de una manera diferencial, ya que de la hoja 2 - a la 4 después del apice - los contenidos fueron altos y descendían progresivamente dependiendo de la edad de la hoja.

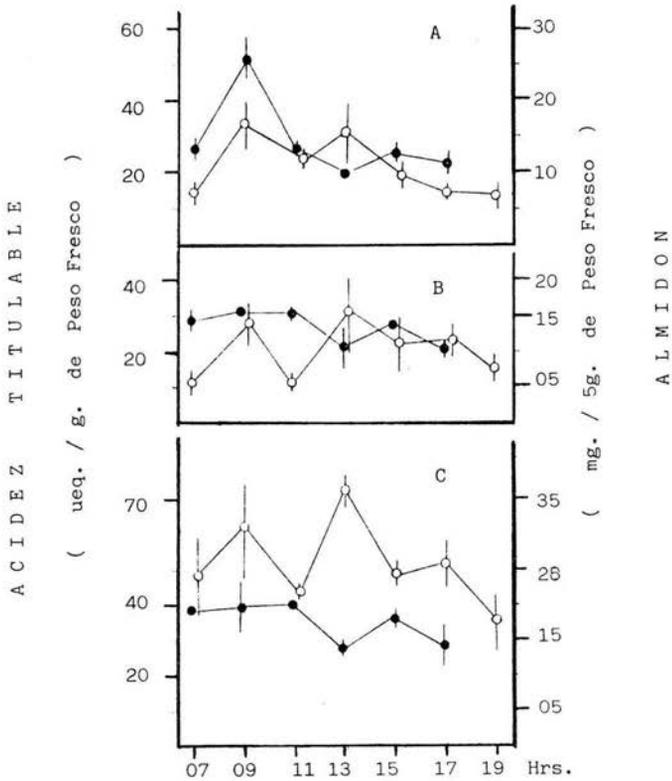


Fig. 1 Valores promedio con su error de la fluctuación diaria de acidez titulable(●—●) y los contenidos de almidón(○—○) en el tratamiento de 24 horas luz, en las tres condiciones de humedad:(A) CC, (B) 60% de CC y (C) seca. En la parte aérea de la planta.

Ahora bien los cambios en la fotosíntesis y especialmente -- en los contenidos de carbohidratos en las plantas de algodón fueron examinados por Ackerson (1981), Ackerson y Hebert (1981), quienes sometieron a las plantas a condición de riego y sequía, estableciendo que las plantas de algodón sujetas a stress hídrico exhiben adaptaciones a esta condición mediante la osmoregulación de tal manera que se encuentra que las relaciones entre la turgencia de la hoja y el potencial de agua -- dependen de la edad, aquí podemos encontrar una relación que apoya las observaciones de Chang (op.cit.) respecto al comportamiento del almidón por lo que se puede pensar en una posible relación.

El preacondicionamiento de stress modifica la ultraestructura celular en las hojas de algodón, ya que los cloroplastos que se encuentran expuestos a esta condición presentan grandes gránulos de almidón en su estroma y presentan algunas membranas tilacoidales degradadas.

También se encontró que los modelos de acumulación de glucosa dependen de la edad de la hoja. Pero cuando las hojas fueron turgentes, las plantas adaptadas presentaban más glucosa que las no adaptadas aunque los modelos de acumulación dependen de la edad de las hojas. La acumulación de Sacarosa en respuesta al decremento del potencial de agua también depende de la edad de las hojas, encontrando en las hojas jóvenes adaptadas la traslocación de sacarosa mientras que las no adaptadas de la misma edad acumulan sacarosa y las hojas viejas tanto las -- adaptadas como las no adaptadas acumulan sacarosa. Se encontró que las -- hojas viejas de las plantas adaptadas al stress presentaron 5 veces más almidón que las hojas de las no adaptadas. Los datos implican que el -- almidón puede tener un papel activo en el ajuste osmótico de la planta.

En la figura 2 se presenta la condición de día largo (14 - horas luz y 10 oscuridad) en las tres condiciones de humedad y el comportamiento que se puede observar presenta una tendencia al metabolismo MAC, ya que la primera etapa del período de luz, se detectan altos valores de acidez titulable (40 ueq en la condición de CC, 60% de CC y 60

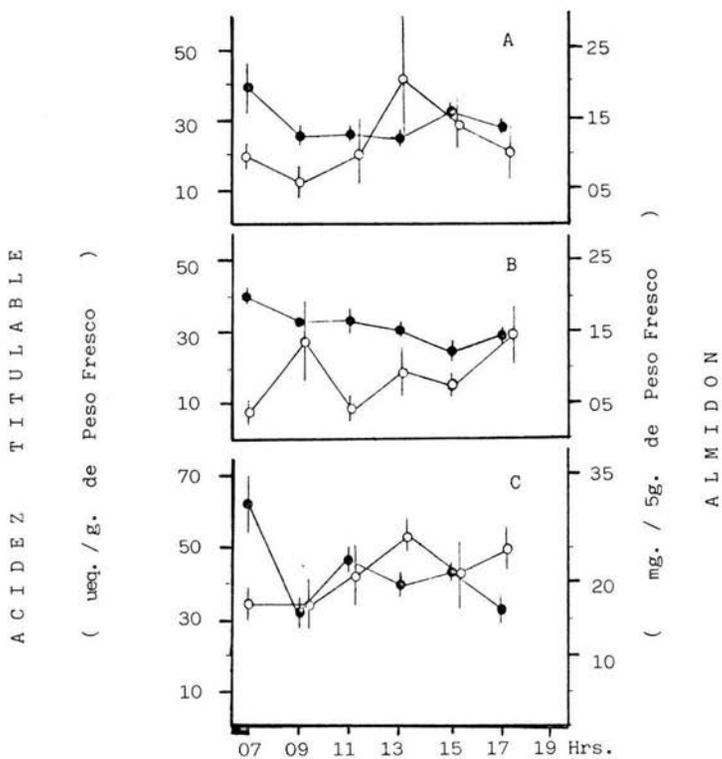


Fig. 2 Valores promedio con su error de la fluctuación diaria de acidez titulable(●—●) y los contenidos de almidón(○—○) en el tratamiento de días largos(14 horas luz - 10 horas obscuridad) en las tres condiciones de humedad: (A) CC, (B) 60% de CC y (C) --- sequía. En la parte aérea de la planta.

ueq. en Sequía) y bajas concentraciones almidón (10,20 y 30 mg. en CC, -- 60% de CC y Sequía respectivamente) de tal manera que la acidez baja, -- mientras el contenido de almidón se incrementa.

No obstante lo anterior, las condiciones más ampliamente -- conocidas para el proceso de MAC son noches largas y frias asociadas con días cortos y calurosos (Crews et.al. 1976; Queiroz, 1982). Sin embargo, existen antecedentes de inducción fotoperiódica de MAC, por días largos_ en Sedum telephium Muller y Kluge (1979, citado por Andrew, 1986) y en -- Kalanchoe daigremontiana Phillips y Jennings (1976).

Ahora bien considerando las distinciones que hace Osmond (- 1978) respecto a la capacidad, para inducir el metabolismo MAC. En este_ trabajo se puede definir a E.chiotilla como una planta que puede ser modulada en su comportamiento MAC por el fotoperíodo largo, cabe destacar_ que el comportamiento MAC se acentúa más en la condición de sequía (fig. 2C). Además en esta condición las fluctuaciones son más marcadas, por lo cual se debe señalar también la capacidad adaptiva que presenta este - - mecanismo a condiciones de stress hídrico.

Recientemente un trabajo realizado por Martínez (1987) con - E. chiotilla en el campo, mostró que la mayor cantidad de ácidos orgánicos no corresponden a los meses más secos (Octubre a Marzo), más bien se encuentran en relación con el mes de Abril, en el cual el día comienza - alargarse, y las temperaturas comienzan a incrementarse durante el día - por arriba de los 30°C y las noches sobre 18 y 20°C. Por lo que se puede establecer similitudes entre el comportamiento registrado en campo y el - de laboratorio, ya que en este último la condición más eficiente resultó ser la de fotoperíodo largo, con temperaturas similares a las registra - das en campo.

La figura número 3 representa el tratamiento de día corto(10 horas luz y 14 obscuridad) y bajo las tres condiciones de humedad se pue de observar que no existe fluctuación de los ácidos orgánicos.

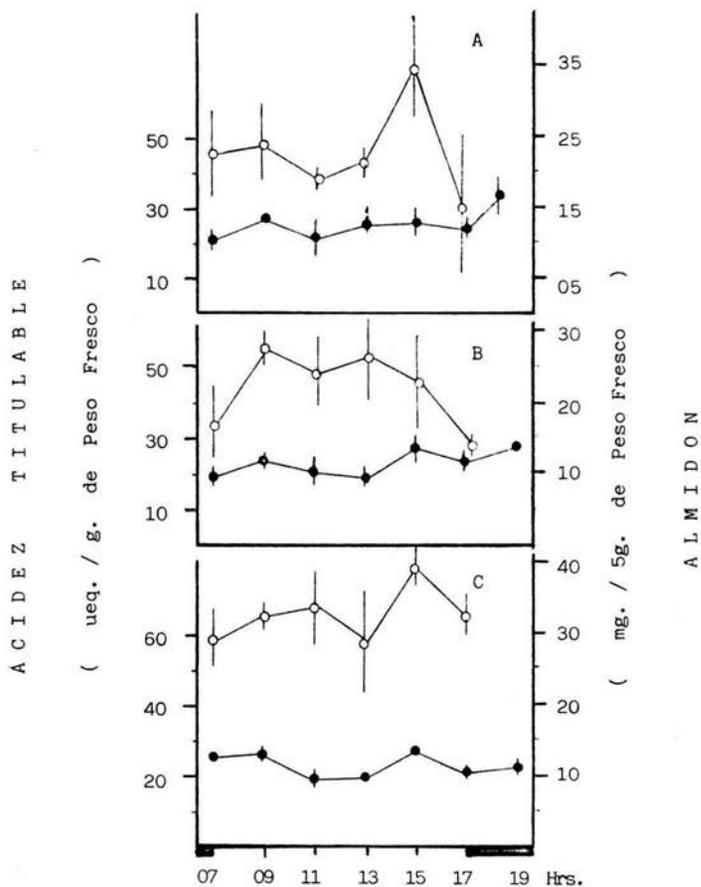


Fig. 3 Valores promedio con su error de la fluctuación diaria de acidez titulable(●—●) y los contenidos de almidón(○—○) en el tratamiento de días cortos (10 horas luz - 14 horas oscuridad) en las tres condiciones de humedad: (A) CC, (B) 60% de CC y (C) --- sequía. En la parte aérea de la planta.

Aunque este fotoperíodo es considerado como el más eficiente para inducir la estrategia MAC, ya que se ha reportado en un mayor número de plantas (Crews, 1976; Queiroz, 1982). No obstante, la planta en -- estudio no respondió a éste estímulo.

Al mismo tiempo al analizar las concentraciones de almidón -- que se presentaron en las tres condiciones de humedad bajo fotoperíodo -- corto (fig. 3A,B y C) no se observa una fluctuación bien marcada, sin -- embargo la condición de sequía fue donde se registraron los valores más altos de almidón, lo cual confirma la tendencia de mayor capacidad para -- sintetizar carbohidratos bajo condiciones de sequía en esta planta.

II. Efecto de la Temperatura.

Como se mencionó anteriormente en el material y método en -- este segundo experimento, sólo se modificó el factor temperatura a cam -- bio de mantener constante el fotoperíodo (14 horas luz y 10 oscuridad). Por lo que la primera condición fue la del termoperíodo 30/20°C durante -- la luz y oscuridad respectivamente (fig. 4).

Ahora bien esta primera condición de temperatura presenta -- las fluctuaciones tanto de almidón como de ácidos orgánicos típicos de -- un metabolismo MAC, aún en las condiciones de Capacidad de Campo y el -- 60% de la Capacidad de campo (fig. 4A y B). Por lo que la condición de -- sequía (fig. 4C) parece ser la más definida en el comportamiento MAC, de -- tal forma que podemos establecer su alta capacidad adaptativa al uso efi -- ciente del agua.

En la figura 5, que representan las plantas sometidas al ter -- moperíodo de 20°C durante las 24 horas, estas plantas no presentaron las fluctuaciones típicas de MAC. Si bien es cierto que para E. chiotilla se reporta una temperatura óptima de 18 a 20°C (Martínez 1987) esto es sola -- mente durante la noche, ya que en el día se registraron temperaturas -- hasta los 32°C.

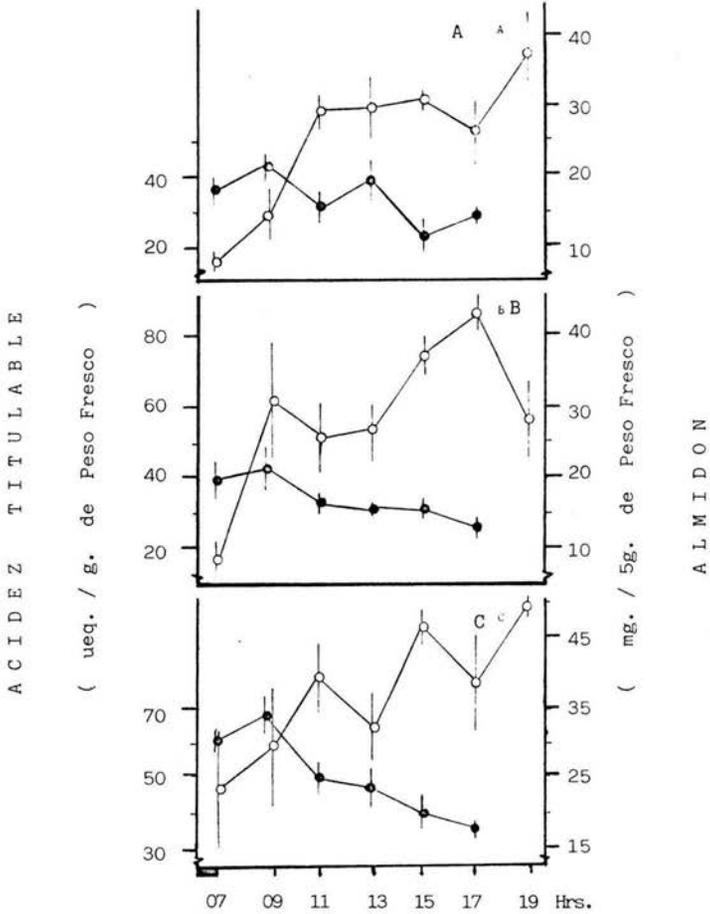


Fig. 4 Valores promedio con su error de la fluctuación diurna de acidez titulable(—●—●) y los contenidos de almidón(—○—○) en el termoperíodo 30/20 °C durante el día y la noche respectivamente, - bajo tres niveles de humedad; (A) CC, (B) 60% de CC y (C) sequía En la parte aérea de la planta.

"30"

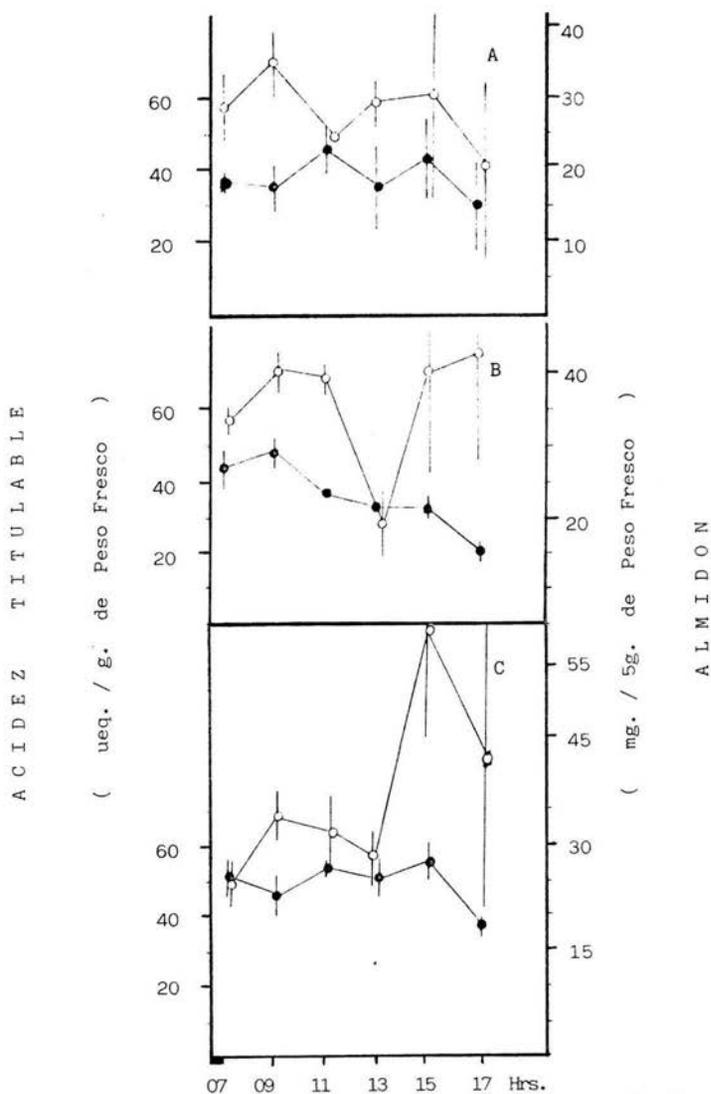


Fig. 5 Valores promedio con su error de la fluctuación diaria de acidez titulable(●—●) y los contenidos de almidón(○—○) en el termoperíodo de 20°C durante las 24 horas, bajo tres condiciones de humedad; (A) CC, (B) 60% de CC y (C) sequía. En la parte aérea - de la planta.

Un trabajo que nos puede ayudar a explicar el comportamiento de E. chiotilla bajo estas condiciones es el de Wagner y Larcher (1981, - citado por Osmond, 1981) en el que demostraron en Sempervivum montanum que no se - lleva a cabo la desacidificación a bajas temperaturas en el período de luz y presenta un modelo de intercambio de CO_2 similar al de una planta C_3 , - lo cual podemos constatar en las figuras (5A y C), debido a que no parece llevarse a cabo el proceso de desacidificación durante el período de - luz.

Sin embargo en la fig. 5B esta idea no parece confirmarse, - debido probablemente a otros factores que no fueron completamente contro - lados como la distancia que presentaban las plantas del sistema de enfria - miento o la posición respecto a las lámparas incandescentes. Aunque se - debe hacer notar que los valores en los cuales se observa la fluctuación de acidez en esta figura son más pequeños que los observados en sequía - (fig. 5C).

Por último el termoperíodo de $30^\circ C$ durante las 24 horas (fi - gura 6) en el cual se observan las fluctuaciones tanto de acidez titula - ble como de almidón por lo que podemos considerar que bajo las tres con - diciones de humedad, la planta, se encuentra dentro de MAC.

Al hacer una serie de consideraciones acerca de la temperatu - ra, encontramos que Nobel y Hartsock (1978, 1984) reportan que las fluc - tuaciones óptimas de la temperatura son de 15 y $25^\circ C$ durante la noche y el día respectivamente. Por otra parte Medina y Osmond (1981, citado por Osmond, 1981) encuentran, que en las plantas crecidas a altas temperatu - ras durante la noche, la asimilación del CO_2 durante este último período fue relativamente baja. Esto me lleva a considerar que las altas tempera - turas no anulan completamente las fluctuaciones de ácidos orgánicos como lo propone Crews et.al. (1976). No obstante otros estudios de PEP-C he - chos por Kluge et.al. (1981), Marion (1982) y Randolph (1986), respecto - a su elevada actividad en condiciones de temperaturas altas y la varie - dad de subformas que puede presentar esta enzima, la cual puede ser esti - mulada por la presencia de glucosa 6-fosfato e inhibida por el malato. - Aunque en Crasula argenta se ha demostrado (Min - Xian, 1987) la existen -

ACIDEZ TITULABLE

(ueq. / g. de Peso Fresco)

ALMIDON

(mg. / 5g. de Peso Fresco)

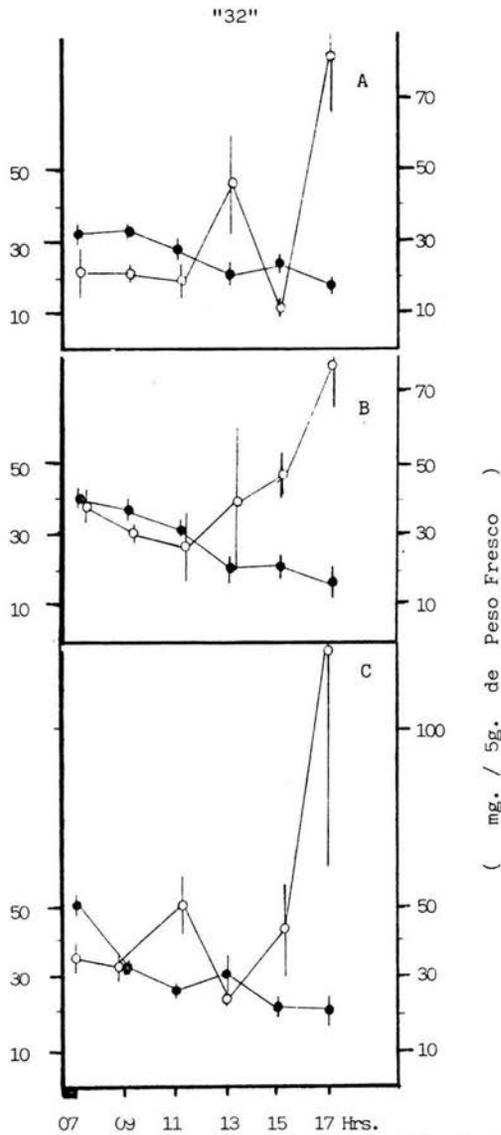


Fig. 6 Valores promedio con su error de la fluctuación diaria de acidez--titulable(●●●) y los contenidos de almidón(○●○) en el termo--período de 30°C durante las 24 horas, bajo tres condiciones de --humedad; (A) CC, (B) 60% de CC y (C) sequía. En la parte aérea de--la planta.

cia durante el día de una forma dimérica de la enzima la cual es fuertemente inhibida por el malato, mientras que en la noche adquiere una forma tetramérica la cual parece ser funcional para la fijación del CO₂.

Por otra parte se ha encontrado (Mahadev, 1987) que las reacciones del transporte electrónico en plantas suculentas del desierto, toleran altas temperaturas, lo que les permite a estas plantas aclimatarse a las variaciones estacionales de este factor. Por lo que se encontró que Agave deserti y Opuntia ficus - indica son capaces de tolerar una temperatura hasta de 60°C, resultando además que el fotosistema II es más sensible a la temperatura que el fotosistema I. Sin embargo cuando las plantas fueron sometidas a un tratamiento de 50°C durante una hora el transporte electrónico se inhibió en un 39% y 31% cuando el tratamiento de temperatura se prolongó durante 4 horas. Posteriormente fueron sometidas a 60°C durante una hora y la reducción fue de 54% en A. deserti y 36% en OP. ficus - indica, por lo que se puede establecer la alta tolerancia que presentan estas suculentas a las temperaturas elevadas, lo cual las capacita para sobrevivir en desiertos cálidos.

Es debido a las características mencionadas anteriormente, las cuales pueden ser consideradas para tratar de explicar el comportamiento de E. chiotilla, sobre todo en el termoperíodo de 30°C durante las 24 horas donde el aparato fotosintético se mantuvo funcional.

III. Potencial Osmótico

Otro parámetro que se cuantificó en la planta de estudio fue su potencial osmótico, en dos tiempos (07 y 16 horas) que se pueden observar en el cuadro I y II donde podemos detectar que no hay un comportamiento regular de los fragmentos de tejido, ya que en algunos casos se llegan a obtener hasta tres mediciones completamente diferentes.

"34"

| HORA | 07 Hrs. | | | 16 Hrs. | | |
|-------------------|------------------------------|---------------------|----------------------------|------------------------------------|---------------------------|---------------------------|
| CONTENIDO DE AGUA | C.C | 60% de C.C | SEQUIA | C.C | 60% de C.C | SEQUIA |
| CAMARA # 1 | -2.67 bars -4.01 -5.36 | -2.67 bars -4.01 | -8.24 bars -14.5 | -5.36 bars | -5.36 bars | -6.79 bars -11.25 |
| CAMARA # 2 | -4.01 " | -2.67 " | -5.36 " -2.67 -6.90 | -2.67 " -5.36 | -1.34 " -4.01 -5.36 | -5.36 " |
| CAMARA # 3 | -4.01 " -6.79 | -1.34 " | -4.01 " -6.79 -11.25 | -4.01 " -2.67 -5.36 -1.34 | -1.34 " -5.36 -2.67 | -1.34 " -5.36 -9.70 |

Cuadro I. Valores del potencial osmótico obtenidos bajo los siguientes contenidos de agua: Capacidad de Campo (C.C), 60% de la Capacidad de Campo (60% de C.C) y Sequía. Con los siguientes fotoperiodos: 24 Hrs. luz (Cámara #1), 14 Hrs. luz (Cámara # 2) y finalmente 10 Hrs. luz (Cámara # 3).

| HORA | 07 Hrs. | | | 16 Hrs. | | |
|-------------------|------------------------------|------------------|--------------------------------------|---------------------------|---------------------|-----------------------------|
| CONTENIDO DE AGUA | C.C | 60% de C.C | SEQUIA | C.C | 60% de C.C | SEQUIA |
| CAMARA # 1 | -4.01 bars -9.7 -11.25 | -5.3 bars | -9.7 bars -8.24 -6.79 -4.01 | -4.01 bars | -4.01 bars -6.79 | -9.7 bars -6.79 -4.01 |
| CAMARA # 2 | -11.25 " -12.85 | -5.36 " -4.01 | -9.7 " -12.85 | -12.85 " -9.7 -6.79 | -5.36 " | -11.25 " |
| CAMARA # 3 | -4.01 " -5.36 | -5.36 " | -5.36 " -8.24 | -2.67 " | -5.36 " | -6.79 " -9.70 |

Cuadro II. Valores del potencial osmótico obtenidos bajo los siguientes contenidos de agua: C.C, 60% de C.C y Sequía. Con los siguientes termoperiodos: --- 20/30°C (Cámara #1), 20/20°C (Cámara # 2) y finalmente 30/30°C (Cámara # 3) durante el día y la noche respectivamente.

Aunque Smith (1984, citado por Ting, 1985) si encontró diferencias en K. daigremontiana cuando midió su potencial osmótico durante la noche -- (640 kPa) y en el día (350 kPa). No obstante que se trató de considerar dos momentos en los cuales las concentraciones de solutos en el tejido son completamente diferentes como se puede observar en las figuras anteriores, sin embargo los resultados obtenidos no son congruentes a lo que se esperaba, por lo cual se presentan las siguientes consideraciones:

1.- Las grandes cantidades de ceras que presentan este tipo de plantas en su epidermis (Daubenmire, 1982). Por lo tanto la dificultad que puede presentar este tejido a la permeabilidad.

2.- Debido al porte de la planta y la cantidad de tejido que se tomó, fue imposible sacar muestras siempre del mismo lugar.

3.- El daño que se le causó al tejido al momento de la ---- extracción, probablemente provocó la ruptura de una gran cantidad de células que liberaron sus solutos al medio.

4.- Se ha encontrado en otras cactáceas (Barcikowski, 1984)- que las concentraciones de solutos experimentan cambios de una forma horizontal entre el clorénquima y el hidrénquima, lo cual puede estar afectando el potencial osmótico.

Es debido a esto que se hace necesario valorar las posibilidades metodológicas para el potencial osmótico en este tipo de plantas.

No obstante lo anterior, se puede observar una ligera tendencia en los datos (cuadro I y II), ya que los valores de potencial osmótico más altos, los encontramos en la condición de sequía. Por lo que la pérdida de agua en esta condición genera cambios en el metabolismo de los carbohidratos y un reciclaje interno del CO₂ Sutton et.al. (1981, citado por Barcikowski, 1984), esta tendencia la podemos observar en los contenidos de almidón que se dan en todos los tratamientos.

Un trabajo realizado por Barcikowski (1984) ha demostrado que la capacidad de retención de agua en el clorénquima de tres especies de cactáceas es mayor que en el tejido de almacenamiento, esto se establece

ce debido a la alta cantidad de solutos presentes en este tejido, los -
cuales pueden ser ácido málico y azúcares solubles entre otros. De tal -
manera que esta capacidad de hidratación en este tejido favorece la esta -
bilidad del aparato fotosintético en estas plantas y sobre todo cuando -
se encuentran sometidas a condición de "stress" hídrico. Otro trabajo --
que ha demostrado la participación de los productos fotosintéticos en la
capacidad de retención de agua es el que realizó Ulrich (1984) con ----
Cereus validus, reportada como una MAC constitutiva, en la cual el mala-
to incrementa la presión osmótica durante la noche, mientras que en el -
día se reduce, por lo que se establece una estrecha relación entre el --
contenido malato y la capacidad de retención de agua en las plantas MAC.

Se han realizado una serie de trabajos interesantes relacio-
nados con la succulencia, que se observa en las plantas adaptadas a condi-
ciones de "stress" hídrico. Uno de los cuales ha llevado a cabo Jutta --
(1987) con Peperomia magnoliaefolia donde la pérdida de agua fue signifi-
cativamente diferente entre el hídrenquima (tejido de almacenamiento), -
que perdió del 75 al 85% de agua y el clorenquima (tejido fotosintético)
donde la falta de agua fue de 15 a 25%, razón por la cual la diferencia_
entre los contenidos de agua después de un período de "stress" involu -
cra diferencias en la osmorregulación, debido a esto se considera de vi-
tal importancia los contenidos de aniones, cationes, ácidos orgánicos, -
aminoácidos y azúcares, en los diferentes tejidos de la planta. Por lo_
que las diferencias en la osmolaridad entre el hídrenquima y clorenquima
provocan un flujo constante de agua. No obstante este autor ha observado
un flujo dinámico de los componentes osmóticos en estos tejidos, lo cual
lo lleva a proponer un modelo de flujo entre el tejido de almacenamiento
y el fotosintético en las cactáceas.

Por las consideraciones anteriores se confirma la possibili -
dad de que E. chiotilla presente gradientes en su potencial osmótico - -
dependiendo del tejido donde se tome la muestra para hacer la lectura.

IV.- Contenido de Acidez Titulable a las 07 hrs.

Al realizar un análisis de varianza (ver apéndice) para dos factores tomando como valores, la acidez titulable obtenida a las 07 horas (fig.7), se encontró que los factores que influyeron en una manera significativa, sobre la síntesis de ácidos orgánicos fueron el contenido de agua y el fotoperíodo resultando más eficiente la condición de fotoperíodo largo (14 horas luz y 10 obscuridad) y la condición de sequía, - 60% de la capacidad de campo y también resultaron diferencias significativas en los termoperíodos 20/30 y 30/30°C noche y día respectivamente.-

V. Consideraciones Finales

En suma el efecto del fotoperíodo y las condiciones de humedad en el suelo pueden alterar los modelos de intercambio de CO_2 en Escontria chiotilla y de una manera menos marcada el termoperíodo, como lo demuestra el análisis de varianza. Sin embargo es importante marcar algunos aspectos del análisis gráfico de las fluctuaciones de acidez titulable y los contenidos de almidón ya que en el termoperíodo 30/20°C durante el día y la noche es donde se observan las fluctuaciones más marcadas por lo que cabe aclarar que los datos del ANOVA sólo comprenden un muestreo.

Dada la importancia que tiene para México conocer las características de su vegetación y aún más para aquellas que son endémicas, como es el caso de la planta que se ocupa el presente trabajo. Y debido a esto es importante resaltar los estudios que se han realizado sobre ella. Destaca el trabajo de Martínez (1987) que aporta algunos aspectos tanto ecológicos como fisiológicos de esta planta. Es importante hacer algunas consideraciones sobre la posible relación temperatura-precipitación pluvial-acidez titulable, la cual fue parcialmente probada en el laboratorio ya que a capacidad de campo no se observó un incremento significativo de la acidez y no se presentó la fluctuación. No obstante la temperatura encontrada en el campo como la óptima si presentó un efecto sobre las fluctuaciones tanto en la acidez como en los contenidos de almidón. Sin embargo el factor que se observó más influyente sobre la fi-

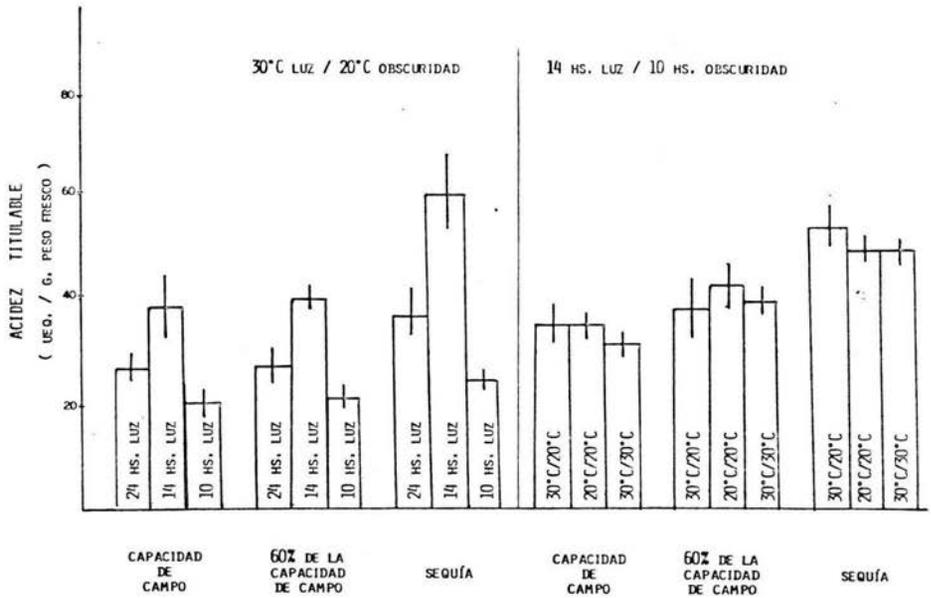


Fig. 7 Resultados de acidez titulable obtenidos a las 07 horas en cada uno de los tratamientos, se observa el valor promedio de tres repeticiones con su error.

siología MAC fue el fotoperíodo y considerando las observaciones de campo donde se encontró que la mayor cantidad de acidez titulable se registró en abril, por lo que probablemente en este mes se alcance el fotoperíodo crítico, si esto es así estamos frente a una planta MAC facultativa e inducible por fotoperíodos largos, debido a la latitud en la que se desarrolla esta planta, ya que en esta zona el día empieza a alargarse después del mes de abril y los días cortos se registran en los meses de invierno cuando los valores de acidez titulable fueron pequeños. De esta manera la capacidad adaptativa del metabolismo ácido a condiciones de -- "stress" hídrico parece confirmarse en el campo ya que la síntesis de -- ácidos orgánicos se dá en mayor proporción cuando las condiciones de --- transpiración parecen ser más favorecidas por las altas temperaturas y -- los largos períodos de irradiación solar.

Otro trabajo que es importante mencionar es el realizado por Hernández y Mendieta (1987) enfocado sobre todo a la parte nutricional, encontrando en E. chiotilla altos niveles de nitrógeno, lo cual nos puede ayudar a entender la capacidad inducible de esta planta. Ya que la -- cantidad de proteína enzimática que se requiere para la síntesis del sistema PEP-C y el Rubis-CO demandan altas cantidades de nitrógeno, y como consecuencia la síntesis activa de subproductos fotosintéticos entre los que se encuentran el malato y los carbohidratos, los cuales participan -- de una manera importante en las relaciones hídricas de la planta.

CONCLUSIONES

- Escontria chiotilla es una planta con capacidad MAC ----
inducible por luz y temperatura.

40 - El fotoperíodo largo (14 horas luz y 10 oscuridad) y el
modo 30/20°C durante el día y la noche respectivamente parecen
ser las condiciones más favorables para inducir el Metabolismo Acido de
las Crasuláceas en Escontria chiotilla.

- La capacidad MAC en Escontria chiotilla es fuertemente --
favorecida por la condición de sequía.

- La síntesis de carbohidratos (almidón) es favorecida por
las condiciones de sequía en Escontria chiotilla. Por lo cual se puede -
establecer la capacidad osmótica que esta planta presenta para la reten-
ción de agua en época de sequía.

- Considerando el comportamiento que presentó Escontria --
chiotilla en ambiente controlado y las observaciones hechas en el campo-
se puede establecer que la fisiología fotosintética de MAC en esta plan-
ta resulto ser un mecanismo con capacidad adaptativa a condiciones de -
"stress" hídrico.

RECOMENDACIONES

- Se sugiere realizar muestreos en ciclos de 24 horas para la acidez titulable y los contenidos de ácido málico en esta planta.
- Para realizar una valoración más confiable de la actividad de MAC se sugiere la separación del clorénquima (tejido fotosintético) del resto de la planta.
- Evaluar las metodologías para determinar el potencial osmótico en este tipo de plantas, tanto en campo, como en laboratorio.
- Determinar el contenido de solutos en las partes jóvenes y viejas de la planta.
- Determinar el contenido de solutos, tanto en el hidrénquima como en el clorénquima para determinar si existe un flujo dinámico de los componentes osmóticos en estos tejidos.
- Se recomienda realizar experimentos con temperaturas más bajas durante el período de obscuridad.

R E F E R E N C I A S

- Ackerson, C.R. y R.R. Hebert, 1981.
Osmoregulation in Cotton in Response to Water Stress. I Plant Physiol. -- 67:484-488.
- Ackerson, C.R. 1981.
Osmoregulation in Cotton in Response to Water Stress II. Plant. Physiol. 67:489-493.
- Andrew, C.G, et al. 1986.
Photosynthetic changes in the Inducible CAM plant Sedum telephium L. - - Following the Imposition of Water Stress. I General Characteristics. - - Annals of Botany. 57:689-695.
- Arriaga, F.A. 1985.
Evaluación de la respuesta Fisiológica de tres variedades de Sorgo, bajo el esquema de Riego - Segua. Tesis de Licenciatura. UNAM - E.N.P. Izta-cala, México.
- Aulio, K. 1986.
CAM-like Photosynthesis in Littorella uniflora (L.) Aschers.: The Role of Humidity. Annals of Botany. 58:273-275.
- Barcikowski, W. y P.S. Nobel. 1984.
Water Relations of Cati During Desiccation: Distribution of Water in -- Tissues. Bot. Gaz. 145 (1): 110-115.
- Barrow, R.S. y W. Cockburn. 1982.
Effects of Light Quantity on the Decarboxylation of Malic Acid in Crassula cean Acid Metabolism Photosynthesis. Plant Physiol. 69:568-571.
- Bjorkman, O. y J. Berry, 1973.
High efficiency photosynthesis. Scientific American. 229(4); 80-93.
- Bravo, H.H. 1978.
Las Cactáceas de México. 2a. ed. Ed. U.N.A.M. México.
- Chang, W.C. 1979.
Starch and Its Component Ration in Developing Cotton Leaves. Plant Phy - siol. 63:973-977.
- Crews, C.E. et al. 1976.
Changes in the metabolism plants grown in controlled environments. En -- CO₂ Metabolismo and Plant Productivity. ed. Burris R.H., C.C. Black, pp 235-50 Baltimore:Univ. Park Press.

Cockburn, W. 1979.

Relationships between Somatal Behavior and Internal Carbon Dioxide -----
Concentration in Crassulacean Acid Metabolismo Plants. Plant Physiol. --
63:1029-1032.

Daubenmire, F.R. 1982.

Ecología Vegetal. 3a. edición. Ed. LIMUSA. México.

Dyson, D.R. 1975.

Principios de Biología Celular. Ed. Fondo de cultura economica. México.

Gibson, A.C. 1982.

The Anatomy of Succulence. En Crassulacean Acid. Metabolism, ed. Ting.-
P.I. y M. Gibbs, pp. 1-17. Rockville:Am.Soc.Plant Physiol.

Guralnick, L. et. al. 1982.

Photoperiodic Control of CAM in Portulacaria afra. En Crassulacean Acid_
Metabolism ed. Ting. P.I.M. Gibbs, pp. 297-299. Rockville:Am. Soc. - ---
Plant Physiol.

Hernández, G.O., y S.M. Mendieta, 1987.

Estudio Comparativo de las Relaciones ionicas de cactáceas en diferentes
zonas del municipio de Coxcatlán Puebla. Tesis de Licenciatura. UNAM ---
ENEP. Iztacala. México.

Jutta, E.S. y M.K. Werner, 1987.

Response of the Succulent Leaves of Peperomia magnoliaefolia to Dehydra
tion. Plant Physiol. 83:190-194.

Kluge, M. 1976.

Models of CAM Regulation: En Burris, R.H. Metabolism CO₂, Metabolism and
plant productivity. Baltimore: Univ. Park Press. U.S.A.

Kluge, M., J. Brulfert, y O. Queiroz, 1981.

Diurnal changes in the regulatory properties of PEP-Carboxilase in Cras-
sulacean Acid Metabolism (CAM). Plant cell and Environment. 4:251-256.

Larqué-Saavedra, A., D.M. Ortega, S.J. Kohashi, 1972.

Variaciones en el contenido de carbohidratos en maíz (Zea mays L.) cuan-
do disminuye la humedad aprovechable en el suelo. I.Maíz "Latente" Agro-
ciencia, Serie B. 8:3-19.

Larqué-Saavedra, A. D.M. Ortega y S.J. Kohashi, 1972.

Variaciones en el contenido de carbohidratos en el maíz (Zez mays) cuan-
do disminuye la humedad aprovechable en el suelo. II. maíz "susceptible"
Agrociencia, Serie B. 8:21-27.

- Mahadev, B.C., P.S. Nobel, 1987.
High -Temperature Sensitivity and Its Acclimatation for Photosynthetic -
Electron Transport Reactions of Desert Succulents Plant. *Physiol.*84:1063
1067.
- Marion, H.L. 1982.
Phosphoenol Pyruvate Carboxylase: an Enzymologist's View. *Ann. Rev. Plant
Physiol.* 33:297-315.
- Martínez, M.D. 1987.
Fluctuación Fotosintética de Escontria chiotilla (Weber) Rose, en la lo-
calidad de Coxcatlán Puebla. Tesis de Licenciatura UNAM-ENEP. Iztacala.-
México.
- Mathur, D.D., et. al. 1978.
Elemental analysis of Crassulaceas Acid Metabolism. *Plant Tissue. Commun
Soil. Sci. Plant Anal.* 9:127-139.
- McCready, R.M., J. Guggolz, S. Veron. y H.S. Owens, 1950.
Determination of starch and Amylose in Vegetables. *Analytical chemistry*_
22(9):1156-1158.
- Medina. E. 1977.
Introducción a la Ecofisiología Vegetal. Dpto. de Asuntos Científicos de
la Sría. General de la O.E.A. Washington, D.C.
- Miller, R.R. 1979.
La membrana Fotosintética. *Inv. Ciencia* 39:62-75.
- Min-Xian, W., Randolph, T.W. 1987.
Regulation of Phosphoenol pyruvate carboxylase from Crassula argentea. -
Plant. Physiol. 84:1080-1083.
- Moore, P. 1981.
The varied Way plants, *Taps. New Scientist.* 12:394-397.
- Muller, D., Kluge, M. 1980.
Immunological studies on phosphoenolpyruvate carboxylase in Sedum - - --
species with crassulacean acid metabolismo or C₃ photosynthesis. *Plant.-
cell. and Environment.* 3:249-253.
- Nieto, P.C. 1980.
La jiotilla. Ed. Inireb México (Folleto).
- Nishio, J.N. y I.P. Ting, 1987.
Carbon Flow and Metabolic Specialization in Fissue Layers of the Crassu-
lacean Acid Metabolism Plant, Peperomia camptotricha. *Plant. Physiol* - -
84:600-604.

- Nobel, P.S. 1976.
Water relations and photosynthesis of a desert CAM plant. Agave deserti.
Plant Physiol 58:576-582.
- Nobel, P.S. 1977.
Water relation and photosynthesis of barrel cactus, Ferocactus acanthodes in the Colorado desert. Oecologia 27:117-133.
- Nobel, P.S. y L. Hartsock, 1979.
Environmental influences on Open Stomates of a Crassulacian Acid Metabolism Plant, Agave deserti. Plant Physiol. 63:63-66.
- Nobel, P.S. y L. Hartsock, 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.
- Nobel, P.S. 1983.
Nutrient Levels in Cacti-Relation to Nocturnal Acid Accumulation and Growth, Amer. J. Bot. 70(8):1244-1253.
- Nobel, P.S. y S.D. Smith, 1983.
High and Low temperature tolerances and their relationships to distribution of agaves. Plant cell and Environment. 6:711-719.
- Nobel, P.S. y L. Hartsock, 1984.
Physiological responses of Opuntia ficus-indica to growth temperature. Physiol. Plant. 60:98-105.
- Osmond, C.B. 1978.
Crassulacean Acid Metabolism: a curiosity in context. Ann.Rev. Plant Physiol 29:379-414.
- Osmond, C.B. 1979.
Carbon assimilation patterns and growth of the introduced CAM plant Opuntia inermis in Eastern Australia. Oecologia 40:331-350.
- Osmond, C.B. y J.A.M. Holtum, 1981.
Crassulacean acid metabolism. En the Biochemistry of plant: A Comprehensive Treatise, ed. M.D. Hatch, N.K. Boardman, 8:283-328 London/New York: Academic.
- Osmond, C.B. K. Winter, y H. Zielgler, 1981.
Functional Significance of Different Pathways of CO₂ Fixation in photosynthesis. En Encyclopedia of plant Physiology ed. Pirson, G.A., Zimmermann, 12:480-535.

- Phillips, R.D. y D.H. Jennings, 1976.
Succulence, Cations and Organic Acid in Leaves of Kalanchoe daigremontia
na Grown in Long and short Days in Soil and water culture. New Phytol. -
77:599-611.
- Queiroz, O. y J. Brulfert, 1982.
Photoperiod-Controlled Induction and Enhancement of Seasonal Adaptation
to Drought. In Crassulacean Acid Metabolism, ed. Ting, P.I. Gibbs, M. pp.
208-230 Rockville: Am. Soc. Plant Physiol.
- Randolph, T.W. y B.M. Kay, 1986.
Malate Inhibition of Phosphoenolpyruvate Carboxylase from Crassula. Plant
Physiol. 82:985-990.
- Reyes, C.P. 1978.
Diseño de Experimentos Aplicados. Ed. Trillas. México.
- Rzedowski, J. 1978.
Vegetación de México LIMUSA. México.
- Salisbury, F.B. y C.W. Ross, 1978.
Plant Physiology. 2a. ed. Ed. Wadsworth Publishing Co., Belmont Cal.
- Slavik, B. 1974.
Methods of studying Plant Water Relations. Ed. Springer Verlag. New York.
- Szarek, S.R. y I.P. Ting, 1975.
Physiological Response to Rainfall in Opuntia basilaris (Cactaceae). Amer.
J.Bot. 62(6):602-609.
- Timpa, D.J. et. al. 1986.
Effects of Water Stress on the Organic Acid and Carbohydrates Composi --
tion of Cotton Plants. Plant Physiol. 82:724-728.
- Ting, I.P. 1976.
Crassulacean Acid Metabolism in Natural Ecosystems in Relation to Annual
CO₂ Uptake Patterns and Water utilization. En CO₂ Metabolism and Plant -
Productivity. ed. Burris. H.R. C.C. Black, pp 235-50 Baltimore. Univ. --
Park Press.
- Ting, I.P. y L. Rayder, 1982.
Regulation of C₃ to CAM shifts. En Crassulacean Acid Metabolism, ed. --
I.P. Ting, M. Gibbs. pp. 193-207.
- Ting, I.P. 1985.
Crassulacean Acid Metabolism. Ann. Rev. Plant Physiol. 86:595-622.

Ulrich, L. y P.S. Nobel, 1984.

Day-Night Variation in Malate Concentration, Osmotic Pressure, and Hydrostatic Pressure in Cereus validus. Plant Physiol. 75:840-807.

Woodhouse, R.M. et al. 1980.

Leaf Orientation, radiation interception, and nocturnal acidity increases by the CAM plant Agave deserti (Agavaceae). Amer. J. Bot. 67(8):---1179-1185.

"48"

APENDICE

CURVA PATRON PARA LA DETERMINACION DE LAS CONCENTRACIONES DE ALMIDON

| Concentración de glucosa mg. | % de Trasmítancia |
|---------------------------------|-------------------|
| 0.33 | 94 |
| 0.67 | 74 |
| 1.33 | 40 |
| 2.00 | 22 |
| 2.67 | 12 |

Cuadro que muestra los valores de la curva patrón, los cuales se les aplicó un ajuste por mínimos cuadrados obteniendo el siguiente modelo:

$$\% \text{ TRASMITANCIA} = -35.27 \text{ CONC. de GLUCOSA} + 97.78$$

Los resultados obtenidos por la aplicación de este modelo se multiplican por el factor de dilución de la muestra y finalmente por 0.92 para obtener los valores de almidón.

"50"

| | 10 Hrs. luz | 14 Hrs. luz | 24 Hrs. luz |
|------------|----------------|----------------|----------------|
| C.C | 20 14 24 | 45 47 23 | 33 22 25 |
| 60% de C.C | 17 25 21 | 38 40 43 | 31 33 21 |
| SEQUIA | 23 25 27 | 70 70 45 | 35 39 40 |

Valores de acidez titulable (ueq./g. de peso fresco) obtenidos a las 07 Hrs. En las diferentes condiciones de fotoperíodo y agua.

| | 20/30°C Día/Noche | 20/20°C Día/Noche | 30/30°C Día/Noche |
|------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| C.C | 44 30 33 | 41 33 34 | 37 30 30 |
| 60% de C.C | 47 43 27 | 34 42 54 | 40 46 34 |
| SEQUIA | 53 50 65 | 57 42 54 | 49 48 55 |

Valores de acidez titulable (ueq./g. de peso fresco) obtenidas a las 07 Hrs. En los diferentes termoperíodos y contenidos de agua.

"51"

| Fuente de Variación | G.L. | Suma de Cuadrados | Cuadrados Medios | F cal. | F tablas |
|---------------------|------|-------------------|------------------|--------|----------|
| Agua | 2 | 960.074 | 480.037 | 8.34 | 3.55 |
| Fotoperíodo | 2 | 2691.96 | 1345.98 | 23.385 | 3.55 |
| Agua Fotoperíodo | 4 | 504.037 | 126.009 | 2.189 | 2.93 |
| Error | 18 | 1036.00 | 57.556 | | |
| Total | 26 | 5192.071 | | | |

Análisis de varianza para la variable de respuesta acidez titulable a las 07 Hrs.

| Fuente de Variación | G.L. | Suma de Cuadrados | Cuadrados Medios | F cal. | F tablas |
|---------------------|------|-------------------|------------------|--------|----------|
| Agua | 2 | 1488.22 | 744.111 | 13.971 | 3.55 |
| Temperatura | 2 | 37.55 | 18.778 | 0.353 | 3.55 |
| Agua Temperatura | 4 | 71.556 | 17.889 | 0.336 | 2.93 |
| Error | 18 | 958.667 | 53.259 | | |
| Total | 26 | 2555.993 | | | |

Análisis de varianza para la variable de respuesta acidez titulable, a las 07 Hrs.

Como podemos observar de el cuadro de arriba sólo se presentan diferencias significativas del fotoperíodo y el agua sobre la variable de respuesta. Mientras en el cuadro de abajo el agua es el único factor que provoca diferencias significativas en la variable de respuesta.