



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

EFFECTO DE LA INCLINACION DE LOS CLADODIOS EN LA INTERCEPCION DE LUZ Y FIJACION DE CARBONO EN *Opuntia puberula* Pfeiffer

## T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:  
B I O L O G A  
P R E S E N T A :  
ROCIO LUGUI SORTIBRAN MARTINEZ



DIRECTORES: DRA. CLARA TINOCO OJANGUREN  
DR. ALFONSO VALIENTE BANUET

280480  
ESTADISTICA

MEXICO, D. F. FACULTAD DE CIENCIAS  
SECRETARIA ESCOLAR

1999

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México

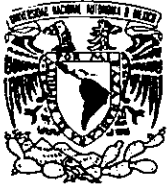


**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:  
"Efecto de la inclinación de los cladodios en la intercepción  
de luz y fijación de carbono en Opuntia puberula Pfeiffer"

realizado por Rocío Luguí Sortibrán Martínez

con número de cuenta 9023458-5 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis	
Propietario	Dra. Clara Tinoco Ojanguren
Propietario	Dr. Alfonso Valiente Banuet
Propietario	Dr. Carlos Vázquez Yanes
Suplente	Dra. Teresa Terrazas Salgado
Suplente	Dra. María del Pilar Huante Pérez

*Clara Tinoco Ojanguren*  
*Alfonso Valiente Banuet*  
*Carlos Vázquez*  
*Teresa Terrazas*  
*María del Pilar Huante Pérez*

*Edna M. Suarez D.*  
Consejo Departamental de Biología  
Dra. Edna María Suarez D.

A mi familia

Mis padres Guillermo y Lucero

A Tania

A Leopoldo Valiente

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en especial a mis directores de tesis, la Dra. Clara Tinoco Ojanguren y al Dr. Alfonso Valiente Banuet por todo su apoyo y dedicación en la realización de este trabajo, por sus valiosas aportaciones, por su confianza y por aceptar que trabaje con ustedes. Además quiero agradecer el apoyo económico recibido.

A mis sinodales: la Dra. Clara Tinoco Ojanguren, Dr. Alfonso Valiente Banuet, Dr. Carlos Vázquez Yanes, Dra. Teresa Terrazas Salgado y a la Dra. Pilar Huante Pérez por revisar este trabajo, sus comentarios contribuyeron al mejoramiento de esta tesis.

A la Dra. Teresa Terrazas por el apoyo en la realización del trabajo de anatomía vegetal, así como permitirme asistir a sus clases de anatomía de la madera en el Colegio de Posgraduados, gracias por todo. También quiero agradecer a los miembros del laboratorio de anatomía vegetal y a los compañeros de clase por su disposición para que todo saliera bien.

Al biol. Rubén Pérez Ishiwara por su ayuda en los análisis de las fotografías hemisféricas, así como al laboratorio de Interacción planta-animal del Instituto de Ecología, en especial al biol. Raúl Alcalá por haberme facilitado el equipo para realizar este análisis.

También quiero agradecer a todas aquellas personas que de alguna manera tuvieron algo que ver en la realización de esta tesis, considerando que en las siguientes líneas es posible que haya olvidado a alguien.

Al Dr. Francisco Molina por sus valiosas aportaciones en este trabajo.

A mis compañeros del laboratorio de comunidades: Alberto, Ariel, Adolfo, Leticia, Blanca, Carlos, Hector, Liliana, Mónica, Noé, Olga, Norma, Rocío, Soriano, Rodolfo, Javier, Amelia, Pablo, Raymundo, Tamara, Verónica, Alfonso y Coro por su apoyo en las salidas al campo, sus comentarios y aportaciones, así como su divertida compañía.

A José Antonio Soriano por ayudarme a tomar las fotos hemisféricas y prestarme su equipo fotográfico.

A mis compañeros de generación: Iván, Raul, Pedro, Emiliano, Isaac, Fernanda, Armando, Marcela, Rocío, Jorge, José Miguel, Tamara, Ane, Ivette, Charly, Francisco Botello y todos los demás por compartir aquellos tiempos y por su amistad.

A Fernanda Higareda, Ivette Galicia y Ane Peña del Valle por su apoyo en el campo y en el laboratorio, por su solidaridad y amistad.

A Leopoldo Valiente por tu gran apoyo y comprensión en todo momento, por tus valiosas aportaciones, gracias por confiar en mi.

Agradezco infinitamente a mi familia por su apoyo y confianza.

## ÍNDICE

CONTENIDO	PÁGINAS
RESUMEN	1
I.- INTRODUCCIÓN	1
II.- OBJETIVOS GENERALES	4
III.- OBJETIVOS ESPECÍFICOS	5
IV.- MATERIALES Y MÉTODOS	5
1.- Área de estudio	5
2.-Especie estudiada	7
3.-Determinación de ángulos de inclinación de los cladodios y su ambiente lumínico	9
4.-Determinación del efecto del ángulo de inclinación en la intercepción de RFA y temperatura de los cladodios	10
5.- Determinación de la ganancia de carbono y contenido de agua	11
6.- Determinación de contenido de clorofila, características anatómicas y conductancia estomática en las caras abaxial y adaxial de los cladodios	11
7.- Producción de frutos	14
V.- RESULTADOS	14
1.- Ángulo de inclinación de los cladodios y el ambiente lumínico	13
2.- Efecto del ángulo de inclinación de los cladodios en la intercepción de RFA, temperatura y ganancia carbono	20
3.- Contenido de agua	31
4.- Diferencias entre las caras abaxial y adaxial de los cladodios	33
5.- Producción de frutos	37
6.- Diferencias morfológicas entre poblaciones	37
VI.- DISCUSIÓN	38
VII.- CONCLUSIONES	45
VIII.- BIBLIOGRAFÍA	45

## RESUMEN

Las especies del género *Opuntia* se caracterizan por un patrón de crecimiento de cladodios verticales en arreglos bajo una orientación en azimuth preferencial, variable de acuerdo al sitio en el que crecen. *Opuntia puberula* Pfeiffer, a diferencia de otras platiopuntias, presenta un crecimiento horizontal con una sola cara expuesta a la radiación solar. Este particular patrón de crecimiento tiene efectos sobre la intercepción de radiación fotosintéticamente activa (RFA) y la temperatura del cladodio, y consecuentemente sobre su ganancia de carbono. En este trabajo se evalúan los efectos del ángulo de inclinación de los cladodios en individuos de *O. puberula* sobre la intercepción de luz, la temperatura y la ganancia de carbono, así como las diferencias en características estructurales asociadas con la fotosíntesis. Estas características se evalúan bajo los cambios estacionales en la disponibilidad de luz y agua en dos comunidades semidesérticas del Valle de Tehuacán, Puebla, México, correspondientes a individuos que crecen en una Selva Baja Caducifolia de Coxcatlán y a individuos propios a una Selva Baja Perennifolia Espinosa "Mezquitil" de Zapotitlán. Para los organismos estudiados se determinó el ángulo de inclinación de los cladodios en ambientes lumínicos contrastantes, se realizaron marchas diurnas de luz y temperatura ambientales, se evaluó la acumulación de ácido málico y contenido de agua, a la vez que se determinaron entre ambas caras de cladodios el contenido de clorofila y otros aspectos estructurales asociados a la fotosíntesis, a partir de cortes anatómicos. Los resultados indican que *O. puberula* presenta un crecimiento claramente horizontal que contrasta con el de otras platiopuntias, y aunque se encontraron ajustes preferentes de acuerdo al ambiente lumínico, restricciones estructurales limitan su capacidad de crecimiento vertical. La posición de los cladodios afecta significativamente la intercepción de RFA y la temperatura del cladodio. La incidencia de RFA bajo el dosel se reduce hasta en un 80%, condiciones en las que los cladodios horizontales pueden interceptar mayor o igual RFA que un cladodio vertical. Se encontró una relación positiva entre RFA y ganancia de carbono, aunque al considerar ambas zonas no se encontraron los cambios esperados en la ganancia de carbono resultado de cambios estacionales en la disponibilidad de luz, debido posiblemente a limitaciones por temperatura y fotohinibición. La cara expuesta o adaxial de los cladodios presentó el doble de contenido de clorofila que la cara abaxial y una tendencia a presentar un mayor clorénquima, lo que potencia su capacidad de utilización de luz bajo el dosel. La población de Coxcatlán, constituida por colonias o individuos pequeños, presentó una producción de frutos baja en comparación con la de Zapotitlán, aunque de acuerdo a los resultados sobre la acumulación de carbono, al recibir una mayor cantidad de luz, pudiera ser considerada la más favorecida. Las características estructurales y ecofisiológicas de *O. puberula* pueden explicar la distribución restringida que los individuos de esta especie presentan a sitios bajo el dosel de árboles y arbustos.

## INTRODUCCIÓN

En condiciones naturales, las plantas están expuestas a déficit hídrico durante el día, y/o durante el año (Hale y Orcutt, 1987). Este déficit se presenta por insuficiencia de agua disponible para las plantas, lo cual está relacionado con el clima, precipitación, características del suelo, y demanda evaporativa (Thames y Evans, 1981). La duración e intensidad del déficit varía en diferentes hábitats, siendo una expresión más extrema en las zonas áridas, caracterizadas por alta radiación y precipitaciones anuales en ocasiones menores a los 60 mm (Noy-Meir, 1973), donde las plantas han desarrollado diferentes mecanismos para enfrentar el déficit de agua. Así como hay gran variedad de hábitats secos, también existen variedad de mecanismos de adaptación. Hay especies vegetales que evitan la sequía y otras que las toleran. Las del primer tipo generalmente tienen características en su crecimiento que les permiten evitar las condiciones de déficit hídrico. Las plantas tolerantes pueden clasificarse en dos tipos: a) las capaces de tolerar la deshidratación y b) las que posponen la deshidratación mediante el uso eficiente del agua (reducción de la transpiración o incremento de la absorción de agua del suelo).

Las plantas suculentas y en particular las cactáceas presentan características que les permiten en conjunto hacer un uso eficiente del agua, y se caracterizan por haber reducido su superficie transpiratoria a través de una disminución del área foliar (la cual puede ser total), y una baja proporción superficie/volumen, lo que les permite tener una alta capacidad de almacenamiento de agua. Su metabolismo fotosintético, conocido como metabolismo ácido de crasulaceas (CAM), se caracteriza por la toma neta de  $\text{CO}_2$  y la apertura de estomas durante la noche, cuando el déficit de presión de vapor es menor, minimizando la pérdida de agua por transpiración (Nobel, 1988).

Sin embargo, estas características, que representan una ventaja en términos de uso eficiente de agua les impone restricciones en la captación de la radiación fotosintéticamente activa (RFA), en su ganancia de carbono y en el control de temperatura. En este sentido, la disminución en la proporción superficie/volumen disminuye el área de intercepción de radiación fotosintéticamente activa (RFA), y reduce la pérdida de calor sensible. La fijación nocturna de  $\text{CO}_2$  limita la ganancia de carbono a la capacidad de almacenamiento de la vacuola, y la apertura nocturna de los estomas restringe la capacidad de enfriamiento de la planta por transpiración durante el día.



(pérdida de calor latente). Así las cactáceas presentan en general tasas bajas de crecimiento y pueden experimentar temperaturas muy altas durante el día (Gibson y Nobel, 1986).

Aún y cuando las cactáceas tienen una notable capacidad para sobrevivir a altas temperaturas (hasta 50° C), se ha observado que disminuyen la apertura estomática, la acumulación de ácido málico y la fijación neta de CO<sub>2</sub> de hasta en un 50% (Didden-Zopfy y Nobel, 1982; Nobel, 1988). Así, algunas características morfológicas que afectan el balance energético de los tallos como son una cutícula cerosa y blanca, la pubescencia de los tallos, la presencia de glóquidas y espinas en los meristemos, diámetro de los tallos y posición vertical de los mismos, juegan un papel importante en el control de la temperatura de estas especies (Nobel, 1978, 1980b).

La disminución en el área de intercepción de RFA producida por la disminución de la proporción superficie/volumen y por la posición vertical de los tallos, puede producir que la fijación de CO<sub>2</sub> se vea limitada por la luz en la época de crecimiento, aún en zonas áridas donde la luz no se considera un factor limitante. Nobel (1988) describe la relación directa entre ganancia de carbono en plantas CAM y la cantidad total de RFA que reciben durante el día, y concluye que un factor importante para las cactáceas es una mayor eficiencia en la captación de luz. En las cactáceas columnares las características de los tallos tales como la altura, número y profundidad de las costillas, incremento en el número de brazos, orientación y arreglo de los mismos permiten hacer más eficiente la intercepción de RFA (Nobel, 1981;Galler y Nobel, 1987;Nobel, 1988).

En el caso de las platiopuntias, que poseen tallos fotosintéticos aplanados (cladodios) se ha observado que la orientación de la superficie fotosintética es una característica importante que determina la intercepción de RFA. Las platiopuntias, tienen los cladodios con una disposición vertical que les permite evitar las altas temperaturas al disminuir la intercepción de radiación al medio día. Además, presentan una orientación en azimuth preferencial de acuerdo al sitio en el que crecen incrementando la intercepción de RFA en la mañana y en la tarde durante la época de crecimiento (Nobel, 1980a, 1981; Galler y Nobel, 1987). De modo, que en latitudes intertropicales como México, las caras de los cladodios están preferentemente orientados este-oeste, orientación en la que favorece la intercepción de RFA (Becerra-Rodríguez, Barrientos-Pérez, y Díaz-Montenegro, 1976; Nobel, 1980a, 1981, Cano-Santana, Cordero y Ezcurra, 1992). Esta orientación favorece a la vez la actividad de ambas caras del cladodio, ya que las caras de los cladodios se pueden considerar independientes con respecto a la absorción de luz y acumulación de ácido málico, por lo tanto la actividad de ambas caras tiene fuertes repercusiones en la

productividad de la planta (Nobel, Cui e Israel, 1994). Estas características, representan el resultado de un compromiso entre incrementar la eficiencia de intercepción de luz fotosintéticamente activa y reducir los efectos dañinos de la radiación solar y la pérdida de agua (Solbrig y Orians, 1977; Harris y Campbell, 1988; Cano-Santana, Cordero y Ezcurra, 1992).

*Opuntia puberula* Pfeiffer es una especie de platiopuntia que a diferencia de la mayoría de las especies de nopales que tienen un crecimiento vertical de sus cladodios y una orientación en azimuth preferencial, los despliega en posición horizontal con una cara expuesta a los rayos solares. *O. puberula*, propia del sotobosque de la selva baja caducifolia tiene una distribución desde Sinaloa hasta el Istmo de Tehuantepec en el litoral del Pacífico, y de Tamaulipas hasta Veracruz en el litoral del Golfo de México (Bravo, 1978). Aunque existen especies de platiopuntia que presentan un crecimiento rastrero *Opuntia rastrera*, *O. basilaris*, *O. microlaris* y *O. glaucescens*. Estas especies tienen sus cladodios verticales y con una orientación en azimuth preferencial, donde ambas caras están expuestas a los rayos del sol (Bravo, 1978).

En el Valle de Tehuacán, Puebla, *O. puberula* crece únicamente bajo la copa de arbustos donde la disponibilidad de luz es baja al igual que la temperatura comparado a sitios expuestos. En Zapotitlán su distribución se restringe a una zona de cárcavas y de mezquiales donde la disponibilidad de luz es aún más baja. La especie está ausente en sitios completamente expuestos. El clima en estos sitios es cálido a semiárido con dos máximos de precipitación, en junio y en septiembre (Valiente, 1991).

El patrón inusual de la disposición de los cladodios de *O. puberula* hace de esta especie un sistema interesante para estudiar el significado de la posición de los cladodios como determinante de la ganancia de carbono, en relación a la distribución de la especie en hábitats preferencialmente sombreados. A la vez que su estudio nos permite explorar la respuesta de aclimatación de las caras (abaxial y adaxial) a diferentes condiciones de luz dado que una sola cara está expuesta a la radiación solar. La distribución preferencial en hábitats principalmente sombreados en áreas con una precipitación estacional marcada, permite también estudiar el efecto de cambios estacionales en la disponibilidad de luz (producidos por cambios en la estructura del dosel) y de agua en la ganancia de carbono de *O. puberula*.

Estudiar lo anterior ayuda a entablar consideraciones de que la posición horizontal de los cladodios de *Opuntia puberula* limita a esta especie a crecer en sitios sombreados, ya que en condiciones de luz alta los cladodios horizontales experimentarían daño producido por irradiación y

temperaturas altas al medio día, debido a la poca plasticidad de los cladodios. Bajo el dosel donde la luz puede ser un factor limitante, la posición horizontal de los cladodios puede ser ventajosa en términos de intercepción de luz. Se postula que dado que el clorénquima de cada cara de los cladodios actúa independientemente con respecto a la absorción de luz diferencial, la cara expuesta a una mayor radiación debería tener características que le permitan hacer un uso eficiente de este recurso, asociado a una mayor concentración de clorofilas, densidad de estomas y tejido fotosintético.

En esta tesis se presenta un estudio que aborda estos problemas considerando las siguientes preguntas:

- 1) ¿Existe variación en el ángulo de inclinación de los cladodios de *Opuntia puberula* en relación con el ambiente lumínico en que se desarrolla, determinando si tiene una restricción en el crecimiento que podría explicar su distribución restringida a ambientes sombreados?.
- 2) ¿Cuál es el efecto del ángulo de inclinación de los cladodios en la intercepción de RFA, temperatura de los cladodios y la ganancia de carbono en condiciones de poca disponibilidad de RFA bajo la copa de los arbustos?.
- 3) ¿Cuál es el efecto de cambios estacionales en la disponibilidad de luz (producida por cambios en la estructura del dosel) y agua en la ganancia de carbono de *Opuntia puberula*?.
- 4) ¿Dada la posición preferentemente horizontal de los cladodios, existen diferencias entre las caras abaxial y adaxial en términos anatómicos y de concentración de clorofila que podrían explicar la eficiencia de la cara expuesta de los cladodios?.

## OBJETIVOS GENERALES

I.- Determinar el efecto del ángulo de inclinación de los cladodios de *Opuntia puberula* en la intercepción de luz, temperatura, ganancia de carbono y características de la estructura de sus cladodios.

II.- Determinar el efecto de cambios estacionales de disponibilidad de luz y agua en la ganancia de carbono.

temperaturas altas al medio día, debido a la poca plasticidad de los cladodios. Bajo el dosel donde la luz puede ser un factor limitante, la posición horizontal de los cladodios puede ser ventajosa en términos de intercepción de luz. Se postula que dado que el clorénquima de cada cara de los cladodios actúa independientemente con respecto a la absorción de luz diferencial, la cara expuesta a una mayor radiación debería tener características que le permitan hacer un uso eficiente de este recurso, asociado a una mayor concentración de clorofilas, densidad de estomas y tejido fotosintético.

En esta tesis se presenta un estudio que aborda estos problemas considerando las siguientes preguntas:

- 1) ¿Existe variación en el ángulo de inclinación de los cladodios de *Opuntia puberula* en relación con el ambiente lumínico en que se desarrolla, determinando si tiene una restricción en el crecimiento que podría explicar su distribución restringida a ambientes sombreados?.
- 2) ¿Cuál es el efecto del ángulo de inclinación de los cladodios en la intercepción de RFA, temperatura de los cladodios y la ganancia de carbono en condiciones de poca disponibilidad de RFA bajo la copa de los arbustos?.
- 3) ¿Cuál es el efecto de cambios estacionales en la disponibilidad de luz (producida por cambios en la estructura del dosel) y agua en la ganancia de carbono de *Opuntia puberula*?.
- 4) ¿Dada la posición preferentemente horizontal de los cladodios, existen diferencias entre las caras abaxial y adaxial en términos anatómicos y de concentración de clorofila que podrían explicar la eficiencia de la cara expuesta de los cladodios?.

## OBJETIVOS GENERALES

I.- Determinar el efecto del ángulo de inclinación de los cladodios de *Opuntia puberula* en la intercepción de luz, temperatura, ganancia de carbono y características de la estructura de sus cladodios.

II.- Determinar el efecto de cambios estacionales de disponibilidad de luz y agua en la ganancia de carbono.

## OBJETIVOS PARTICULARES

- 1.-Determinar la relación entre el ángulo de inclinación de los cladodios y el ambiente lumínico que experimentan en condiciones naturales
- 2.-Determinar el efecto del ángulo de inclinación en la intercepción de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) y temperatura de los cladodios en condiciones naturales y sus consecuencias en la ganancia de carbono.
- 3.-Comparar el efecto de cambios estacionales en la disponibilidad de luz y agua sobre la ganancia de carbono en *Opuntia puberula* ,en una comunidad desértica y en una de selva baja caducifolia del Valle de Tehuacán, Puebla.
- 4.-Determinar si existen diferencias entre las caras abaxial y adaxial de los cladodios de *O. puberula* en términos de características anatómicas como son el número de estomas, la concentración de clorofila y el grosor del clorénquima y de la cutícula.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### 1. Área de estudio

El estudio se realizó en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Figura 1) que está situado en la porción centro-sur de México entre los estados de Puebla y Oaxaca. Esta área es considerada como el desierto más meridional de México, debido a que se encuentra situado al sur de los 20° de latitud Norte (Rzedowski, 1978). El clima es cálido a semiárido con dos máximos de precipitación, en junio y en septiembre. Las condiciones áridas del Valle se deben principalmente al efecto de sombra orográfica que produce la Sierra Madre Oriental (Valiente, 1991).

El estudio se llevó a cabo en dos zonas del Valle de Tehuacán- Cuicatlán que difieren en el promedio anual de precipitación en el tipo de vegetación y en la estructura del dosel bajo el cual crece *O. puberula* y por lo tanto en el ambiente lumínico del sotobosque.

1) Jardín Botánico de Helia Bravo. Esta zona se localiza a 1.8 km al Este de Zapotitlán de las Salinas a 1407 msnm (18°20' N y 97°28' O). En el Jardín Botánico se encuentra una zona de

## OBJETIVOS PARTICULARES

- 1.-Determinar la relación entre el ángulo de inclinación de los cladodios y el ambiente lumínico que experimentan en condiciones naturales
- 2.-Determinar el efecto del ángulo de inclinación en la intercepción de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) y temperatura de los cladodios en condiciones naturales y sus consecuencias en la ganancia de carbono.
- 3.-Comparar el efecto de cambios estacionales en la disponibilidad de luz y agua sobre la ganancia de carbono en *Opuntia puberula*, en una comunidad desértica y en una de selva baja caducifolia del Valle de Tehuacán, Puebla.
- 4.-Determinar si existen diferencias entre las caras abaxial y adaxial de los cladodios de *O. puberula* en términos de características anatómicas como son el número de estomas, la concentración de clorofila y el grosor del clorénquima y de la cutícula.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### 1. Área de estudio

El estudio se realizó en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Figura 1) que está situado en la porción centro-sur de México entre los estados de Puebla y Oaxaca. Esta área es considerada como el desierto más meridional de México, debido a que se encuentra situado al sur de los 20° de latitud Norte (Rzedowski, 1978). El clima es cálido a semiárido con dos máximos de precipitación, en junio y en septiembre. Las condiciones áridas del Valle se deben principalmente al efecto de sombra orográfica que produce la Sierra Madre Oriental (Valiente, 1991).

El estudio se llevó a cabo en dos zonas del Valle de Tehuacán- Cuicatlán que difieren en el promedio anual de precipitación en el tipo de vegetación y en la estructura del dosel bajo el cual crece *O. puberula* y por lo tanto en el ambiente lumínico del sotobosque.

1) **Jardín Botánico de Helia Bravo.** Esta zona se localiza a 1.8 km al Este de Zapotitlán de las Salinas a 1407 msnm (18°20' N y 97°28' O). En el Jardín Botánico se encuentra una zona de

cárcavas de erosión por el paso del río salado, con un suelo aluvial profundo. La temperatura promedio es de 21° C. y el rango de la precipitación promedio anual es de 376.4 mm, el máximo de lluvias se presenta en junio con 96.5 mm (Valiente, 1991). La vegetación es una selva baja espinosa perennifolia o mezquital donde predominan las especies arbóreas *Prosopis laevigata*, *Acacia constricta*, *Cercidium praecox*, *Celtis pallida*, *Castela tortuosa*, *Maytenus phyllantoides* (Osorio-Beristain et al., 1996). En esta zona *O. puberula* crece formando colonias grandes bajo la copa de *Prosopis laevigata*, a lo largo de un arroyo estacional que por el efecto de las cárcavas es una zona muy sombreada y húmeda.

2) **San Rafael Mpio. Coxcatlán.** Esta zona se localiza a los 18° 16' N y 97° 09' O (1010 msnm). La temperatura promedio es de 18° C, la media de la precipitación es 394.6 mm anual presentándose los máximos en junio y julio con 109.53 mm (Valiente, 1991). La vegetación es una selva baja caducifolia. Las especies arbóreas más características son *Ceiba parvifolia*, *Mimosa luisana*, *Celtis pallida*, *Cercidium praecox*, *Bursera morelensis*, *B. fagaroides*, *B. arida*, *Ziphus amole*, *Castella tortuosa*, las cactáceas columnares más abundantes son *Pachycereus weberi* y *Stenocereus pruinosus* (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996). En esta zona *O. puberula* crece bajo el dosel de arbustos de *Mimosa luisana*, *Acacia cochliacantha*, *Cercidium praecox*. Los individuos de *O. puberula* en esta zona crecen en colonias más pequeñas y se encuentran en sitios más expuestos a la radiación de sol que los de la zona de Zapotitán, presentan comúnmente pigmentos rojos alrededor de las areolas o en áreas grandes de la cara adaxial, debido probablemente a la concentración alta de xantofilas.

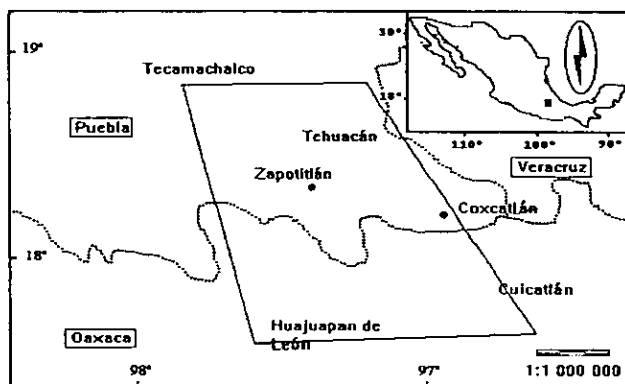


Figura 1. Mapa de localización del Valle de Tehuacán- Cuicatlán, Puebla y las zonas de estudio.

## 2. Especie estudiada

*Opuntia puberula* Pfeiffer es una especie de platiopuntia conocida localmente como “nopal de tortuga”, “nopal de culebra” o “nopal zorrillo” (figura 2). Presenta cladodios gruesos, largamente ovales de 7.5 a 12.5 cm de longitud por 5 a 7.5 cm de ancho, puberulentos, verdes y que crecen en posición horizontal. Presenta areolas algo distantes, a veces rodeadas por una mancha roja, que en la parte superior llevan un grupo de glóquidas amarillas y raramente una o dos espinas blancas divergentes de 8 mm de longitud. Las plantas de *Opuntia puberula* son bajas de 40 a 70 cm de altura, con tronco más o menos definido, ramas escasas y pendulosas. La flor es amarillo fuerte de 3.5 cm de largo, pericarpelo aovado con 20 a 30 areolas, 8 tépalos anchamente aovados e irregularmente imbricados, estilo cilíndrico de 15 mm de largo sobresaliente a los estambres, lóbulos del estigma 6 semiascendentes, estambres numerosos y filamentos mucho más cortos que los pétalos. Crece en el sotobosque de la selva baja y mediana caducifolia y se distribuye desde Sinaloa hasta el Istmo de Tehuantepec en el litoral del Pacífico, y desde Tamaulipas hasta Veracruz en el litoral del Golfo de México (Bravo, 1978).



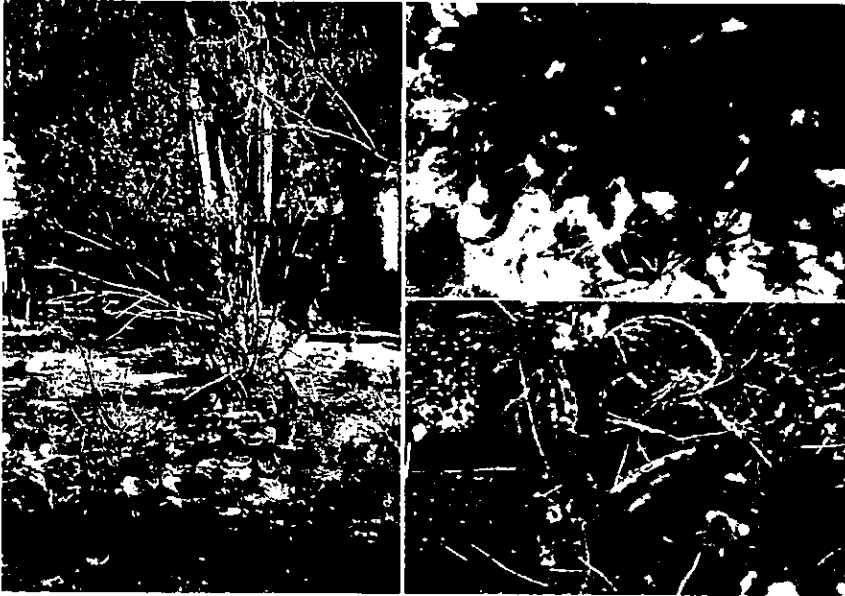


Figura 2. *Opuntia puberula* Pfeiffer en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla.

### 3.- Determinación del ángulo de inclinación de los cladodios y el ambiente lumínico que experimentan.

Para determinar la relación entre el ángulo de inclinación de los cladodios y su ambiente lumínico se midió el ángulo de inclinación de los cladodios de *O. puberula* con respecto a la horizontal, utilizando un clisímetro (mide en grados y la escala hasta 1.0°). Se midieron los ángulos de 50 cladodios por individuo, de un total de 30 individuos por zona. Cada cladodio se tomó al azar y los individuos seleccionados se incluyeron aquellos que crecieran en diferentes ambientes lumínicos, de acuerdo a la apertura del dosel.

El ambiente lumínico se caracterizó de cada uno de los individuos de *O. puberula* utilizando el método de análisis de fotografías hemisféricas del dosel. Esta técnica permite la descripción de la variación temporal y espacial de los niveles de luz bajo el dosel (Rich, 1988, 1990). Las fotografías fueron tomadas con un lente de ojo de pescado (SIGMA) 8 mm, cubriendo aproximadamente un campo visual de 180°. Este lente se adaptó a una cámara Pentax (35 mm) modelo K1000 semiautomática bajo una apertura del diafragma de f 5.6 y una posición de foco en infinito. Se utilizó una película blanco y negro (asa 100) Fuji Neopan. La cámara se montó en un tripie a 40 cm de distancia del suelo, en la parte central de cada individuo, el pentaprisma y el disparador siempre orientados hacia el norte, con el propósito de tener un punto de referencia. Las fotografías se tomaron por la mañana entre 6:30 y 8:00 para reducir la interferencia del resplandor del sol, debido a que el reflejo de los rayos de luz directa provocan en la lente un arco de luz que interfiere con la imagen real del dosel que se desea obtener. Se evitaron también periodos de viento fuerte que puedan modificar al momento la estructura del dosel.

Las fotografías se tomaron en tres fechas: la primera en mayo de 1997 (la concordancia a la medición de los ángulos), en la época de lluvias (julio) de 1997 y en secas (marzo) de 1998. Estas fotografías fueron tomadas en el mismo sitio en todas las fechas, ya que cada individuo tenía una varilla fija en la cual se colocaba la base del tripie. Al tomar la foto en el mismo sitio se pudo evaluar el cambio en la estructura entre dosel en las dos épocas y por lo tanto las diferencias en la incidencia de la RFA en los cladodios.

El análisis de fotografías se hizo con el programa *Canopy* (Rich, 1988) que consiste en digitalizar el negativo por medio de un lector óptico y se almacena en la memoria de una computadora. El negativo se coloca coincidiendo el norte que tiene el programa como referencia, la imagen está representada por puntos blancos y puntos negros. Los puntos blancos representan las

aberturas donde penetra la luz y los puntos negros representan el follaje de las plantas por donde no incide la luz. El programa estima dos factores de luz: el factor de sitio indirecto (FSI) es la proporción de luz difusa, que está dado por la cantidad de luz difusa del sitio que es reflejada del cielo (como función de la orientación y elevación del ángulo de incidencia de los rayos del sol) y el factor de sitio directo (FSD) es la proporción de luz directa, definido como la integración del total de rayos de luz directa que incide en una zona a partir de una trayectoria solar definida para una latitud y mes dado, a lo largo de un día. FSI es calculado como la media de las aberturas presentes en una región de reflejo de la luz del cielo (la suma de la proporción de aberturas en cada región dividido por el número de regiones). FSD es calculado como la media de la proporción de aberturas presentes en la región de distribución de luz solar directa contando las regiones representadas en la región representadas por periodo de dos meses (Rich, 1988, 1990). En este trabajo se utilizaron los datos de FSD ya que se encontró una correlación alta y positiva de los valores de FSD y FSI ( $R^2= 0.913$   $p>=0.05$ ).

La relación entre ángulos de inclinación y FSD se analizó considerando los promedios de los ángulos por individuo, los cuales se agruparon en cuatro categorías:

1= ángulos menores de  $17^\circ$  , 2 =ángulos de  $18^\circ$  a  $23^\circ$  , 3= ángulos de  $24^\circ$  a  $29^\circ$  y 4 = ángulos mayores de  $30^\circ$ . Los datos se analizaron con una regresión logística usando el promedio del Factor de Sitio Directo (FSD) registrado en tres fechas (mayo y julio, 1997 y marzo, 1998) como una variable independiente (Programa JMP Statistics, version 3.1.Inc.SAS.1995)

#### *4. - Determinación del efecto del ángulo de inclinación en la intercepción de la radiación fotosintéticamente activa y temperatura de los cladodios.*

Se realizaron marchas diurnas de la RFA que incide sobre los cladodios, temperatura del cladodio y temperatura ambiente en individuos que crecen en los ambientes más “soleados” y más “sombreados” en su rango de distribución natural en las zonas estudiadas. Para determinar el efecto del ángulo de inclinación en estos parámetros se realizaron las marchas en ambas caras de cladodios horizontales y verticales. En el caso de cladodios verticales se tomaron en algunos que crecen naturalmente en esa posición. Se realizaron además marchas diurnas en cladodios que se colocaron en posición vertical y horizontal en una zona completamente expuesta (afuera del dosel), donde *O. puberula* no crece.

La RFA se midió con fotodiodos (GaAsP Hanamatsu modelo G1118) y un sensor cuántico (LICOR 190SB). Los fotodiodos fueron calibrados con el sensor cuántico (Pearcy, 1984). La temperatura se midió con termopares de cobre-constantan calibre 24, diámetro 0.051 mm los cuales se insertaron a 1-2 mm de la superficie del cladodio. Las mediciones se tomaron a intervalos de 5 segundos y almacenaron los promedios cada 5 min, los datos se registraron y almacenaron en "data loggers" Campbell 21X.

##### 5. - *Determinación de la ganancia de carbono y contenido de agua con relación al ambiente lumínico.*

###### **Ganancia de Carbono**

Se determinó la ganancia de carbono y el contenido de agua en los cladodios en dos épocas del año (lluvias y secas) Se cuantificó la acumulación nocturna de ácido málico en los tejidos de los cladodios como un índice de la ganancia de carbono (Nobel y Hartsock, 1983). El muestreo fue en cladodios (cinco cladodios de 6 individuos por zona y temporada), creciendo en los extremos de luz de su rango de distribución natural. También se tomaron muestras en los cladodios que tenían sensores. Se tomaron dos muestras de los cladodios con un sacabocado de 2 cm de diámetro, una al amanecer y la otra al atardecer. Las muestras se almacenaron en etanol al 80% y se procesaron en los siguientes 6 días, de acuerdo a la siguiente metodología de extracción del ácido: las muestras se calentaron en una parrilla eléctrica, casi a sequedad, el extracto se llevó a un volumen de 20 ml con agua destilada y se tituló con NaOH 0.01N hasta pH 7.0 con un potenciómetro. Se calculó la acumulación nocturna de ácido sustrayendo la cantidad obtenida en la mañana (cuando se observa el máximo) de la tarde (cuando se observa el mínimo) después de la descarboxilación diurna del ácido málico (Olivares y Medina, 1984).

La concentración de ácido málico se calculó con base en la siguiente fórmula: (Ayres, 1970).

$$N \text{ es la normalidad} = \frac{\# \text{ equivalentes}}{1000 \text{ ml de solución}}$$

$$N \text{ de NaOH} = 0.01 \text{ en } 1000\text{ml}$$

$$\# \text{eq NaOH titulados} = \# \text{ de eq de ácido málico}$$

entonces

$$\begin{array}{l}
 \text{N NaOH} \quad 0.01 \text{ eq.} \quad \text{-----} \rightarrow \quad 1000 \text{ ml} \\
 \# \text{ eq. de ácido málico} = X \quad \longleftarrow \text{-----} \text{ ml NaOH utilizados} \\
 1 \text{ eq.} = 1000000 \mu\text{eq.}
 \end{array}$$

Los ganancia de carbono se expresan como  $\mu\text{eq}$  de ácido málico  $\text{cm}^{-2}$  de área proyectada.

### Contenido de Agua

El contenido de agua (CRA) en los cladodios se calculó como la diferencia de peso fresco y peso seco normalizado con el peso seco (Beadle et al., 1987). Se tomaron muestras temprano en la mañana con un sacabocado de 2 cm de diámetro, se secaron en una estufa a  $60^{\circ}\text{C}$  durante tres días. El CRA se determinó en 6 individuos en cada zona en época de lluvias y época de sequía. Se consideraron 10 cladodios por individuo.

### 6.- Determinación de contenido de clorofila, características anatómicas y conductancia estomática de las caras abaxial y adaxial de los cladodios.

#### Contenido de Clorofila

El contenido de clorofila se determinó midiendo la absorbancia de extractos de clorofila en longitudes de onda de 664 y 647 nm con un espectrofotómetro (Spectronic 20D+; Milton Roy, U.S.A.). Se tomaron muestras de tejido de tres cladodios por individuo, se seleccionaron tres individuos en las condiciones más sombreadas y tres en las más soleadas de su rango de distribución natural (en adelante se denominan como individuos de “sombra” y “sol” respectivamente). Las muestras se tomaron con un sacabocado de 2 cm de diámetro y se almacenaron en acetona al 80%. Se utilizaron frascos forrados de aluminio para evitar la fotooxidación de clorofilas y se mantuvieron en refrigeración hasta su lectura. Se maceró por separado el clorénquima de la cara superior (adaxial) y de la cara inferior (abaxial) de los cladodios, posteriormente se centrifugó el extracto (5000 rpm/5 min) teniendo cuidado de evitar la luz. La concentración de clorofila se calculó de la siguiente manera de acuerdo a Coombs et al. (1987)

$$\text{clorofila a } (\mu\text{M}) = 13.19 A_{664} - 2.57 A_{647} * V$$

$$\text{clorofila b } (\mu\text{M}) = 22.10 A_{647} - 5.26 A_{664} * V$$

$$\text{Total clorofila } (\mu\text{M}) = 7.93 A_{664} + 19.53 A_{647} * V$$

Donde  $V$  es el volumen agregado de acetona,  $A_{647}$  es la absorbancia en longitud de onda de 647nm y  $A_{664}$  es la absorbancia en longitud de onda de 664nm.

### **Densidad de Estomas**

Para determinar la densidad de estomas se colectaron cladodios de individuos creciendo en diferentes ambientes lumínicos (tres individuos de “sombra” y tres de “sol”, cinco cladodios por cada individuo). Se disectaron tiras de epidermis de la parte central de los cladodios de ambas caras (abaxial y adaxial). Estas se deshidrataron en etanol al 70% por 24:00 hrs y después en etanol al 96% por una hora. Una vez deshidratadas se tiñeron con safranina por un tiempo de una hora y con verde puro por 5 s y finalmente se montaron los cortes en bálsamo de canada. (Pimienta-Barrios, Loera y López-Amezcuca, 1993). Se determinó la densidad de estomas en 10 campos seleccionados al azar (ocular 4X) por muestra en ambas caras del cladodio, con un microscopio óptico Olympus y el programa Imagen-Pro plus versión 3.1 (Media Cybernetics, 1997).

### **Cutícula e hipodermis, y clorénquima**

Para determinar el grosor de la cutícula e hipodermis, y del clorénquima se utilizaron los mismos cladodios para las características anatómicas. Se hicieron cortes transversales de 3 mm de la parte central con la ayuda de un microtomo de deslizamiento, los cuales se deshidrataron en etanol al 70% por 24 hrs, etanol al 96% por una hora. Una vez deshidratadas se tiñeron con safranina por un tiempo de una hora y con verde puro por 5 segundos y finalmente se montaron los cortes con bálsamo de Canadá. (Pimienta-Barrios, et al., 1993) En cada corte se registró información del grosor de la cutícula e hipodermis, y del clorénquima con la ayuda de un microscopio óptico Olympus y el programa de Imagen Pro plus versión 3.1 (Media Cybernetics, 1997).

### **Conductancia estomática**

Para conocer la conductancia estomática de ambas caras de los cladodios se realizaron marchas de 24 hrs a intervalos en periodos de 3 hrs usando un porómetro de estado estable (LI COR. LI 1600). Las mediciones se realizaron en 4 individuos en cada zona de estudio, dos de “sol” y dos de “sombra”, se midió la conductancia en el haz y el envés de tres cladodios por individuos el muestreo se realizó en época de secas.

## 7. - Producción de frutos

Se cuantificó el número de frutos producidos en los mismos individuos en que se tomaron las fotografías hemisféricas. El número de frutos se determinó en un m<sup>2</sup> el cual se trazo en el centro del individuo. Se cuantificó el # de frutos en un total de 30 individuos por zona en el mes de julio de 1997.

Para caracterizar los colores de la epidermis de *Opuntia puberula* se utilizó el código de Munsell. (Munsell Color Charts for plant tissues. Second edition. Revised 1977).

## RESULTADOS

### 1. - El ángulo de inclinación de los cladodios y el ambiente lumínico

#### Ángulos de inclinación y ambiente lumínico.

Los ángulos de inclinación con respecto a la horizontal de los cladodios de *O. puberula* fueron en promedio de  $19.15^\circ \pm 0.94^\circ$  usando un tamaño de muestra de 1500 cladodios para cada sitio. El 47% de los cladodios en Zapotitlán y, el 44% de los de Coxcatlán tienen un ángulo entre  $0^\circ$  a  $10^\circ$  y aproximadamente el 20% están entre  $11^\circ$  y  $20^\circ$  para ambas zonas como se observa en la figura 3. Son escasos los cladodios que tienen ángulos mayores de  $50^\circ$  (5%). El promedio de ángulos en Coxcatlán es de  $19.89^\circ \pm 0.9^\circ$  mientras que en Zapotitlán es de  $18.54^\circ \pm 0.98^\circ$ . Estas diferencias no son estadísticamente significativas ( $n=30$ ) ( $\text{Prob} > 0.0984$ ).

## 7. - Producción de frutos

Se cuantificó el número de frutos producidos en los mismos individuos en que se tomaron las fotografías hemisféricas. El número de frutos se determinó en un m<sup>2</sup> el cual se trazo en el centro del individuo. Se cuantificó el # de frutos en un total de 30 individuos por zona en el mes de julio de 1997.

Para caracterizar los colores de la epidermis de *Opuntia puberula* se utilizó el código de Munsell. (Munsell Color Crarts for plant tissues. Second edition. Revised 1977).

## RESULTADOS

### 1. - El ángulo de inclinación de los cladodios y el ambiente lumínico

#### Ángulos de inclinación y ambiente lumínico.

Los ángulos de inclinación con respecto a la horizontal de los cladodios de *O. puberula* fueron en promedio de  $19.15^\circ \pm 0.94^\circ$  usando un tamaño de muestra de 1500 cladodios para cada sitio. El 47% de los cladodios en Zapotitlán y, el 44% de los de Coxcatlán tienen un ángulo entre  $0^\circ$  a  $10^\circ$  y aproximadamente el 20% están entre  $11^\circ$  y  $20^\circ$  para ambas zonas como se observa en la figura 3. Son escasos los cladodios que tienen ángulos mayores de  $50^\circ$  (5%). El promedio de ángulos en Coxcatlán es de  $19.89^\circ \pm 0.9^\circ$  mientras que en Zapotitlán es de  $18.54^\circ \pm 0.98^\circ$ . Estas diferencias no son estadísticamente significativas ( $n=30$ ) ( $\text{Prob}>0.0984$ ).



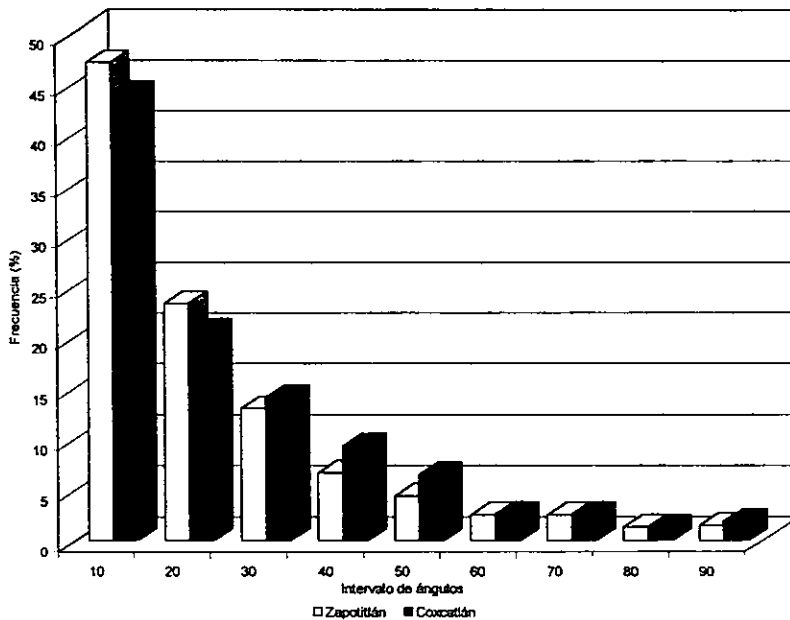


Figura 3. Frecuencia porcentual de cladodios de *Opuntia puberula* en los sitios estudiados, de acuerdo a intervalos de ángulos de inclinación con respecto a la horizontal

Las proporciones de los rangos de ángulos de inclinación de los cladodios cambian en relación a la proporción de luz que reciben. Los ángulos son mayores a medida que aumenta la luz (Figura 4 y Tabla 1). La frecuencia de los individuos que tienen ángulos menores de 17° (categoría 1, Figura 4) disminuye a mayor FSD y aumenta la frecuencia de individuos con ángulos de 17° a 23° (categoría 2, Figura 4). No es significativo el aumento de la frecuencia de individuos con ángulos mayores de 24° (categoría 3 y 4, Figura 4). A niveles muy bajos de luz los ángulos de inclinación son menores de 23° y a niveles más altos los ángulos son mayores de 30°. Aun en los sitios más expuestos *Opuntia puberula* tiene cladodios con crecimiento horizontal y los pocos cladodios que se encuentran a más de 45° es por una restricción en el crecimiento normal. Experimentos de trasplante de cladodios en condiciones de sol y sombra mostraron que aun en sitios completamente expuestos los cladodios de *O. puberula* tienen una capacidad limitada para modificar el ángulo de inclinación de sus cladodios (observación personal).

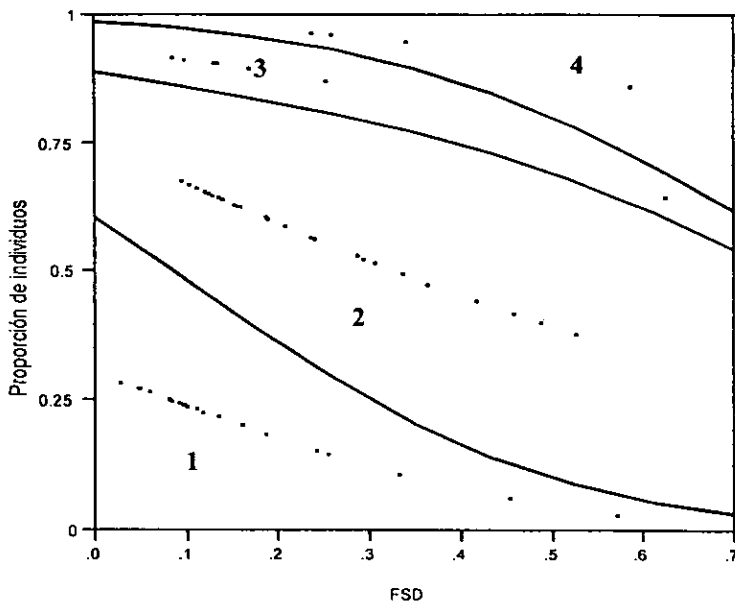


Figura 4. Regresión logística de proporción de individuos de *O. puberula* que se encuentran en rangos de ángulos de inclinación promedio de sus cladodios en relación con los datos de luz calculado con las fotos hemisféricas, Factor de Sitio Directo (FSD), considerando a individuos de ambos sitios. Los rangos corresponden a: 1= ángulos menores de 17° ; 2= ángulos de 18 a 23° ; 3= ángulos de 24 a 29° y 4= ángulos mayores de 30°.

Tabla 1 Análisis de regresión logística de proporción de individuos de acuerdo a los ángulos de inclinación promedio con respecto a la horizontal de los cladodios de *O. puberula* y la relación con el ambiente lumínico que experimentan (Factor de Sitio Directo)

Fuente de Variación	Suma de cuadrados	de g.l	X <sup>2</sup>	Prob>X <sup>2</sup>
Modelo	3.947	3	7.895	0.0482
Error	65.556			
Total	69.50			

### El ambiente lumínico

El ambiente lumínico en el cual crecen los individuos de *Opuntia puberula* es sombreado. el 81% de los individuos reciben una proporción de 0.04 a 0.2 de factor de sitio directo (FSD) (Figura 5). Se observó que los individuos de esta especie preferentemente crecen bajo la copa de

los arbustos que en su mayoría son *Prosopis laevigata* y *Mimosa luisana* (en Zapotitlán y Coxcatlán, respectivamente).

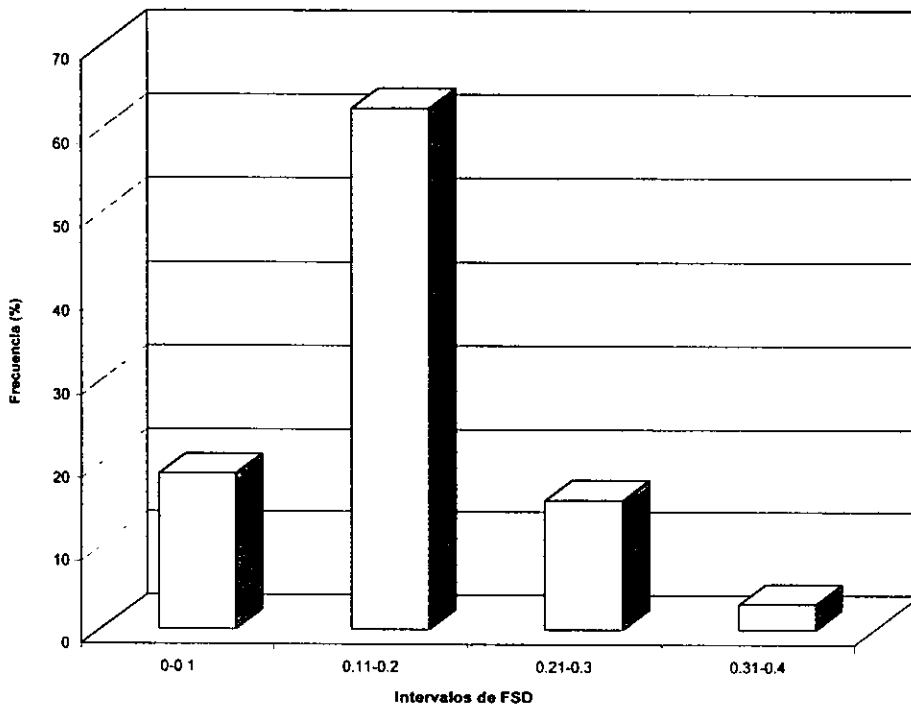


Figura 5. Frecuencia porcentual de todos los individuos muestreados en ambos sitios, de acuerdo con intervalos del factor de sitio directo (FSD) (n=60).

El rango del FSD en los individuos de Zapotitlán es de 0.0439 a 0.2112, y para Coxcatlán es de 0.072 a 0.371 (Tabla 2). El coeficiente de variación en Coxcatlán es de 33.09%, para el caso de Zapotitlán el coeficiente es de 34.24%, lo cual indica la heterogeneidad del ambiente que experimentan los individuos en los sitios de estudio (Tabla 3).

En general los individuos del área de Zapotitlán tienen niveles de luz más bajos que los individuos de Coxcatlán (Figura 6), en parte debido a la existencia de cárcavas que obstruyen la radiación solar en la mañana y en la tarde.

La cantidad de RFA total diurna que llega a un sitio completamente expuesto en ambas zonas fue de 44.42 y 44.28 mol m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> en Coxcatlán y Zapotitlán, respectivamente (Tabla 3). Con base en este total se calculó la luz directa tomando en cuenta que el 15% del total es luz difusa. Por lo tanto la luz directa fue de un valor de 37.75 mol m<sup>-2</sup> día y la proporción de FSD fue de un valor de 0.84, y en relación a las fotos hemisféricas se calculó que bajo los arbustos la cantidad de luz que se recibió en promedio fue de 5.88 mol m<sup>-2</sup> día. En Zapotitlán, de acuerdo al individuo de menor luminosidad tuvo 1.65 mol m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> equivalente a 0.043 de FSD y el de máxima 7.93 mol m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>, equivalente a 0.211 de FSD, mientras que en Coxcatlán el individuo más sombreado tuvo 3.04 mol m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> que equivale a 0.080 de FSD y el más soleado 13.51 mol m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> equivalente a 0.358 de FSD (Figura 5).

Tabla 2. Rangos de promedio y error estándar de ángulos de inclinación de cladodios de individuos de *Opuntia puberula* y el ambiente lumínico (Factor de Sitio Directo)(FSD) de cada individuo en ambos sitios de estudio.

FSD	Zapotitlán		FSD	Coxcatlán	
	Ángulo	error. Estándar		ángulo	error. Estándar
0.0439 - 0.2112	11.16 - 34.64	1.51 - 4.71	0.0720 - 0.371	11.5 - 34.9	2.11 - 4.74

Tabla 3 Promedio del Factor de Sitio Directo (FSD) de las tres fechas por sitio, desviación estándar y coeficiente de variación de todos los individuos seleccionados. Se presenta también el total de radiación fotosintéticamente activa recibida durante el día en un sitio expuesto, medida con un sensor cuántico (LI COR 190SB) (n=90)

Sitio	Promedio FSD	Desviación estándar	Coeficiente de variación	Total de RFA en sitio expuesto (mol m <sup>-2</sup> día <sup>-1</sup> )
Coxcatlán	0.190	0.06	33.09%	44.42
Zapotitlán	0.122	0.04	34.24%	44.28

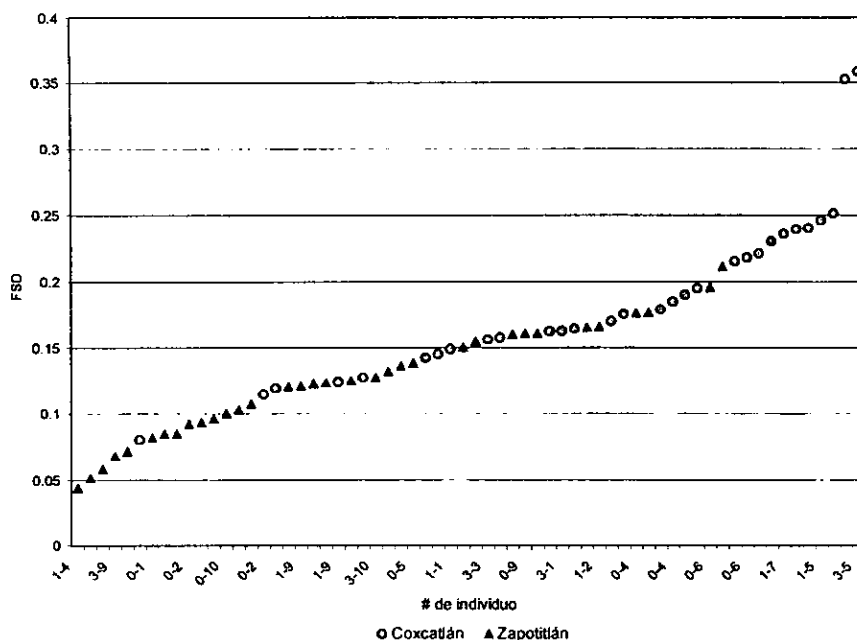


Figura 6. Valores de Factor de Sitio Directo (FSD) de fotografías hemisféricas que se tomaron a los individuos de *Opuntia puberula* muestreados en los sitios de estudio (Zapotitlán y Coxcatlán). Los valores son los promedios de FSD determinados en tres fechas (mayo 1997, julio 1997 y marzo 1998) y se presentan en forma ascendente. En el eje de las ordenadas se muestra la clave de identificación de los individuos.

El ambiente lumínico de los individuos de *Opuntia puberula* es diferente significativamente entre las zonas y entre épocas (Tabla 4). En la época de lluvia el FSD es semejante en los sitios pero se presenta un cambio en el FSD en la época de secas donde éste aumenta, Coxcatlán presentó un FSD mayor que en Zapotitlán (Figura 7).

Tabla 4. Análisis de varianza del ambiente lumínico de factor de sitio directo (FSD) de los individuos de *O. puberula* de los sitios estudiados y en las temporadas de lluvia y secas.

Fuente	Valor Lambda	F	g.l	Prob >F
Sitio	0.8163	10.3513	1	0.0024
Época	0.6426	25.5839	1	<0.0001
Sitio*Época	0.7339	16.6735	1	0.0002

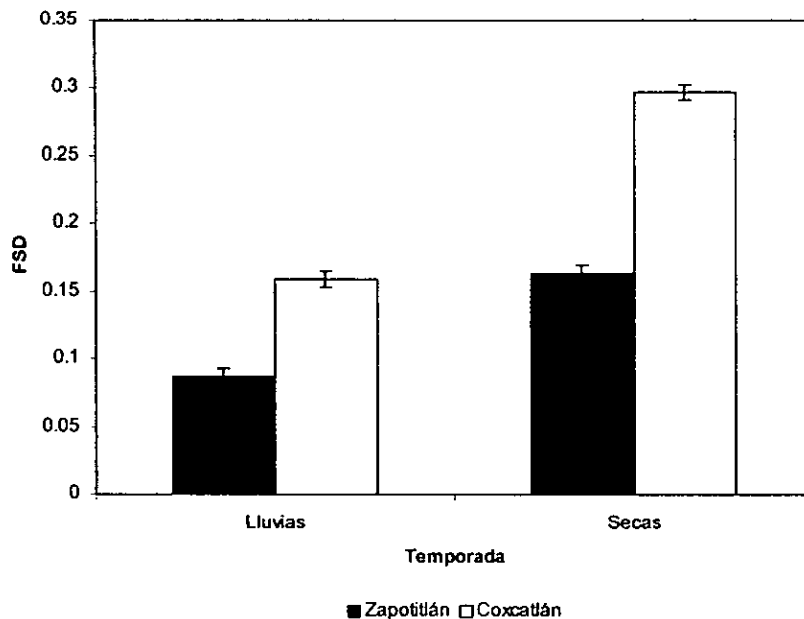


Figura 7. Variación del Factor de sitio directo (FSD) en las temporadas de lluvia y secas del ambiente lumínico de los individuos de *O. puberula* de los sitios de estudio. La barra de error representa el error estándar de la media (n=60).

## 2. - Efecto del ángulo de inclinación de los cladodios en la interceptación de la RFA, temperatura y ganancia de carbono

### Intercepción de luz y temperatura

En los diferentes ambientes los cladodios de posición horizontal interceptan mayor cantidad de RFA que cladodios verticales (cladodios a los que se modificó su ángulo a 90° con propósito de comparación en sitios expuestos), pero los tejidos alcanzan temperaturas mayores que los de la posición vertical (Tablas 5a y b y Figuras 8A y 9). En cladodios verticales completamente expuestos el curso diario de RFA muestra dos picos (Figuras 8A y B). En la mañana la cara que está orientada al este, recibe mayor cantidad de RFA, mientras que la cara orientada al oeste tiene una mayor incidencia de RFA después de las 12:00 hrs. En un cladodio horizontal el curso diario de RFA muestra el máximo al medio día de acuerdo al movimiento del sol. En un

sitio expuesto se observa que el total de RFA que recibe en un día un cladodio vertical es la mitad de lo que recibe un cladodio horizontal por ejemplo en Zapotitlán recibe 45.6 y 25.1 mol m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> respectivamente y bajo arbustos se reduce significativamente la intercepción de RFA (83% para Zapotitlán y 66% para Coxcatlán) (Figuras 8A 9A y Tabla 6) El total diario de RFA para un cladodio en posición horizontal fue mayor que en un cladodio vertical (Tabla 6). Bajo el dosel el ambiente lumínico que experimentan los cladodios es más heterogéneo (Figuras 8B y 9B).

En los sitios más sombreados la intercepción de RFA es de 3.62 mol m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> para un cladodio vertical, en cambio una disposición horizontal de los cladodios aumenta la superficie de intercepción de luz al medio día, cuando entra mayor cantidad de luz directa a través del dosel y en un día puede recibir bajo las mismas condiciones 11.53 mol m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> (Figura 9B). Sin embargo, dependiendo de su sitio de localización bajo el dosel y su estructura, un cladodio vertical puede recibir igual o menor RFA que uno horizontal (Tabla 5). Tomando en cuenta los promedios, (Tabla 6) un cladodio vertical pueden recibir igual RFA que uno horizontal siendo el coeficiente de variación de 98% en Zapotitlán en época de secas. Presentando periodos de intensidades de luz alta intercalados con periodos de luz baja (menos de 500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) (Figuras 8B y 9B).

Tabla 5 a interceptación de RFA y temperatura en cladodios horizontales y verticales en sitios expuestos (S.E.) y bajo el dosel de arbustos. Total= Total de RFA diaria ( $\text{mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ). Máximo= Máximo RFA durante el día ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y Máximo de temperatura durante el día ( $^{\circ}\text{C}$ ), en temporada de lluvias.

Zapoti (S.E)	Total	Máximo	Total horizontal	Total vertical	Coxcaltán (S.E) Total	Máximo	Total horizontal	Total vertical
Horiz/superior	44.28771	2219	45.672435	25.148289	Horiz/superior	44.4231	2155	47.38132986
Horiz/inferior	1.384725	135.8			Horiz/inferior	2.95822986	185.95	
Verti/este	13.233171	1007.7			Verti/este	10.7542119	1420.8	
Verti/oeste	11.915118	966.6			Verti/oeste	17.04927	1208	
T° horizontal		41.96			T° horizontal		49.4	
T° vertical		33.14			T° vertical		42.75	
T° aire		37.37			T° aire		36.49	
Zapotitl (0-2)	Total	Máximo	Total horizontal	Total vertical	Coxcaltán (0-10) Total	Máximo	Total horizontal	Total vertical
Horiz/superior	7.2323778	952.97	7.4605224	4.6540845	Horiz/superior	15.174456	1884	15.79065801
Horiz/inferior	0.2281446	27.663			Horiz/inferior	0.61620201	55.932	
Verti/este	2.0277657	290.48			Verti/este	2.0820198	117.18	
Verti/oeste	2.6263188	420.91			Verti/oeste	11.079156	1237	
T° horizontal		33.52			T° horizontal		42.88	
T° vertical		33.76			T° vertical		40.88	
T° aire		27.6			T° aire		37.91	
Zapotitl (3-4)	Total	Máximo	Total horizontal	Total vertical	Coxcaltán (1-2) Total	Máximo	Total horizontal	Total vertical
Horiz/superior	22.96497	2107	24.0606693	5.89181997	Horiz/superior	26.08446	1679.9	27.59918667
Horiz/inferior	1.0956993	107.1			Horiz/inferior	1.5147267	95.612	
Verti/este	1.34278887	234.37			Verti/este	3.7634481	396.16	
Verti/oeste	4.5490341	577.75			Verti/oeste	21.848967	1617	
T° horizontal		42.64			T° horizontal		53.87	
T° vertical		36.75			T° vertical		49.76	
T° aire		39.8			T° aire		37.24	
Zapotitl (0-10)	Total	Máximo	Total horizontal	Total vertical				
Horiz/superior	10.313713	1188.6	11.53890381	3.6261219				
Horiz/inferior	1.2251909	150.76						
Verti/este	1.8586221	299.35						
Verti/oeste	1.7674998	223.65						
T° horizontal		39.77						
T° vertical		33.42						
T° aire		28.67						



Tabla 5b. Intercepción de RFA y temperatura en cladodios horizontales y verticales bajo el dosel de diferentes arbustos en la temporada de secas. Total= Total de RFA diaria ( $\text{mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ). Máximo= Máximo RFA durante el día ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y Máximo de temperatura durante el día ( $^{\circ}\text{C}$ ), en temporada de secas.

Zapotitlán (1-2)		Máximo	Total horizontal	Total vertical	Coxcatlán (0-10)		Máximo	Total horizontal	Total vertical
Total	10.360125	1452	11.2874739	11.645439	Horiz/superior	16.86513	1317	18.824937	17.708037
Horiz/superior	0.9273489	93.6			Horiz/inferior	1.959807	122.4		
Horiz/inferior	10.203843	1254			Verti/este	3.341367	415.4		
Verti/este	1.441596	127.7			Verti/oeste	14.36667	1133		
Verti/oeste					Temp.Horizontal		47.8		
Temp.Horizontal		54.9			Temp. Vertical		45.07		
Temp. Vertical		51.36			Temp. Aire		39.23		
Temp. Aire		40.5							
Zapotitlán (3-4)		Máximo	Total horizontal	Total vertical	Coxcatlán (1-2)		Máximo	Total horizontal	Total vertical
Total	14.414229	1351	15.0163455	14.287025	Horiz/superior	30.31242	1746	32.851275	8.891286
Horiz/superior	0.6021165	57.62			Horiz/inferior	2.538855	135.9		
Horiz/inferior	1.4305974	250.9			Verti/este	2.587596	116.6		
Verti/este	12.856428	1282			Verti/oeste	6.30369	455.8		
Verti/oeste					Temp.Horizontal		53.32		
Temp.Horizontal		50.61			Temp. Vertical		50.01		
Temp. Vertical		50.42			Temp. Aire		43.91		
Temp. Aire		44.1							
Zapotitlán (1-2)		Máximo	Total horizontal	Total vertical	Coxcatlán (3-8)		Máximo	Total horizontal	Total vertical
Total	18.704355	1472	20.0288769	13.573389	Horiz/superior	23.90517	1604	25.228485	18.84549
Horiz/superior	1.3245219	93.6			Horiz/inferior	1.323315	67.62		
Horiz/inferior	2.492076	235.2			Verti/este	10.35369	944		
Verti/este	11.081313	1254			Verti/oeste	8.4918	667.2		
Verti/oeste					Temp.Horizontal		46.48		
Temp.Horizontal		54.9			Temp. Vertical		44.06		
Temp. Vertical		51.36			Temp. Aire		41.14		
Temp. Aire		40.5							
Zapotitlán (0-10)		Máximo	Total horizontal	Total vertical	Coxcatlán (3-10)		Máximo	Total horizontal	Total vertical
Total	8.500155	1361	9.106953	6.391125	Horiz/superior	15.95082	1308	17.346903	18.580701
Horiz/superior	0.606798	88.1			Horiz/inferior	1.396083	111.4		
Horiz/inferior	0.712041	60.53			Verti/este	16.34058	1276		
Verti/este	5.679084	974			Verti/oeste	2.240121	130.3		
Verti/oeste					Temp.Horizontal		50.16		
Temp.Horizontal		50.66			Temp. Vertical		51.85		
Temp. Vertical		40.68			Temp. Aire		44.78		
Temp. Aire		46.09							

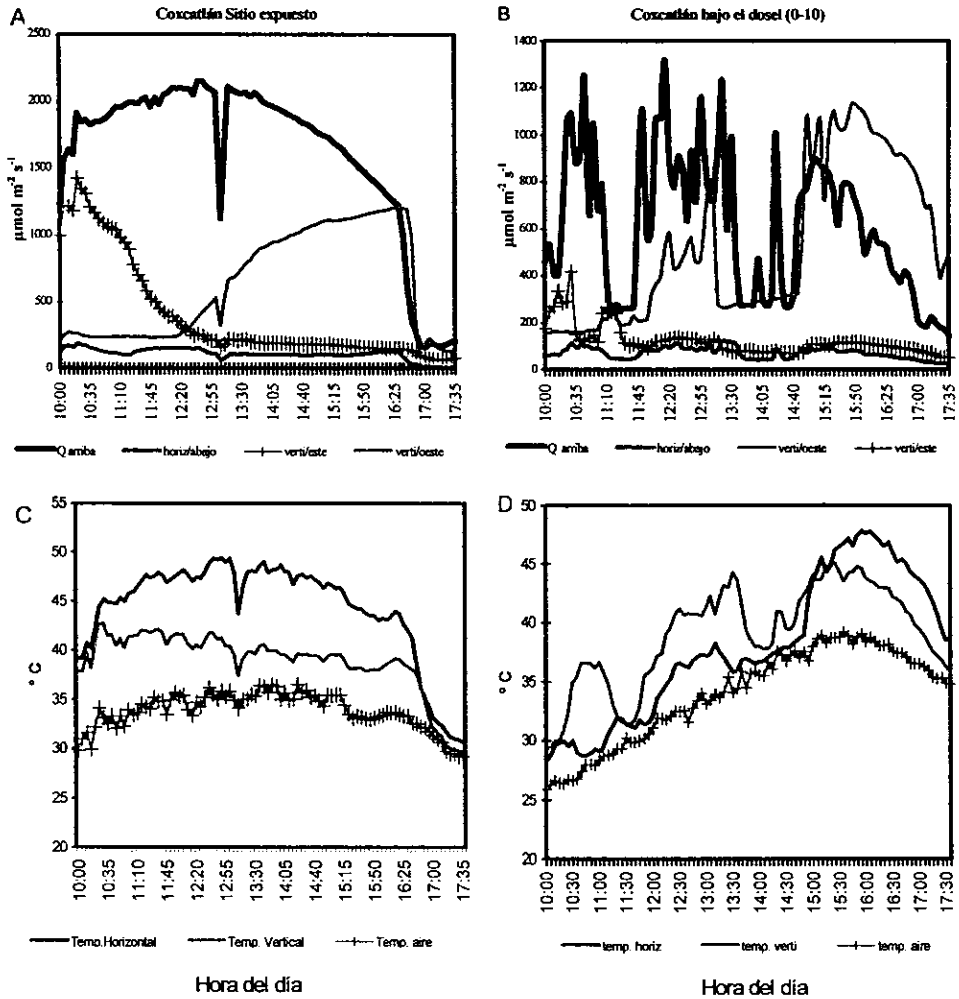


Figura 8. Marchas diurnas de radiación fotosintéticamente activa (RFA) (A y B) y temperatura (C y D) en cladodios de posición horizontal y vertical de individuos de Coxcatlán que crecen en un sitio expuesto y bajo el dosel. Se muestra además el curso diurno de temperatura del aire.

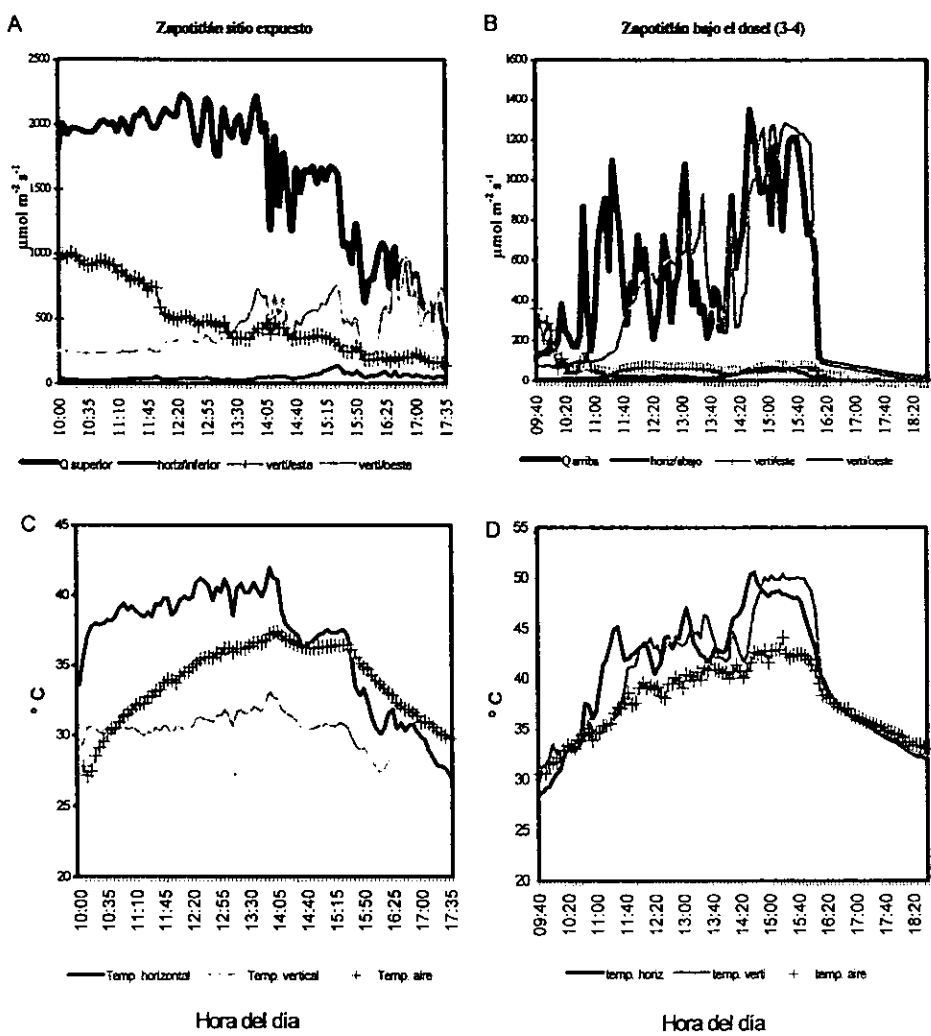


Figura 9. Marchas diurnas de radiación fotosintéticamente activa (RFA) (A y B) y temperatura (C y D) en cladodios de posición vertical y horizontal de Zapotitlán en un sitio expuesto y bajo el dosel de un arbusto. Se muestra además el curso diario de temperatura del aire.

Tabla 6. Promedio de intercepción de luz y de temperatura en cladodios horizontales y verticales creciendo bajo el dosel. Promedio RFA= Promedio del total de RFA diaria ( $\text{mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ). E.E. = Error estándar. C.V.= Coeficiente de variación (%). Promedio T° = Promedio de temperatura máxima durante el día (°C)

Coxcatlán				
Lluvias	Secas			
Parámetro	Horizontal	Vertical	Horizontal	Vertical
Promedio	23.437	22.316	29.329	14.34
E.E	3.798	4.282	2.733	3.71
C.V	3.798	33.235	18.636	51.753
Promedio T°	48.071±0.16	46.286±0.16	49.44±0.18	47.748±0.17
Temperatura ambiente T°	36.867		42.26	
Zapotitlán				
Lluvias	Secas			
Parámetro	Horizontal	Vertical	Horizontal	Vertical
Promedio	15.772	5.531	9.267	8.715
E.E	4.728	0.436	4.243	4.305
C.V	51.919	13.68	91.576	98.79
Promedio T°	38.64±0.16	34.64±0.12	49.1625±0.15	45.51±0.018
Temperatura ambiente T°	32.02		42.33	

En un sitio expuesto los cladodios de posición horizontal alcanzan temperaturas superiores a la temperatura ambiente y los cladodios verticales alcanzan temperaturas más cercanas a la temperatura ambiente. La diferencia de temperaturas cladodio-aire en cladodios horizontales presenta un rango de 5 a 12.9°C, alcanzando valores hasta de 53.8°C. Bajo la copa de los arbustos se reduce la temperatura de los tejidos en aproximadamente un 15% (Tabla 5) y la temperatura entre un cladodio vertical, uno horizontal y la temperatura ambiente no difiere. Sin embargo, el promedio de temperatura máxima es de 1 a 4°C mayor en cladodios horizontales en comparación con verticales (Tabla 6), encontrándose que las diferencias son significativas, (Figuras 8C y 9C y D).

#### Acumulación nocturna de ácido málico

La acumulación nocturna de ácido málico mostró una clara tendencia a aumentar en relación al incremento en RFA diaria interceptada. En la figura 10 se presentan datos de esta relación, incluyendo cladodios de posición horizontal y vertical de los dos sitios. Para este

conjunto de datos, la RFA diaria se calculó a partir de la integración de las marchas diurnas realizadas con sensores GaAsP, lo que determinó un número de muestras pequeño, en base al equipo disponible (dataloggers y sensores de luz).

Bajo condiciones no limitantes de agua y temperatura, se esperaría que la relación entre la acumulación nocturna de ácido málico y RFA diaria tuviera una forma de hipérbola rectangular ( $y=ax/b+x$ ). En la figura 10 se observa que un ajuste con los puntos más externos muestra este tipo de relación. Los puntos bajo esta curva pueden ser el resultado de la existencia de algún factor limitante (se incluyen datos de época de sequía y lluvias), y de diferencias intrínsecas entre cladodios de las dos poblaciones en estudio (se incluyen datos de Coxcatlán y Zapotitlán que muestran diferencias en ambiente lumínico). Además se debe considerar que la curva esperada de la relación entre estas dos variables ha sido generada en ambientes lumínicos estables. En este muestreo, los cladodios crecen bajo un ambiente de luz temporal y espacial dinámico, la respuesta fotosintética y la ganancia de carbono bajo estas condiciones casi no se ha estudiado para plantas CAM.

En general, la ganancia de carbono en cladodios verticales u horizontales depende de la cantidad de luz que interceptaron. Sin embargo, se observó una tendencia a menor ganancia de carbono en los cladodios horizontales en relación con los verticales para el área de Zapotitlán, a pesar que el promedio de RFA que recibieron fue mayor (Figura 11). El hecho de que los cladodios horizontales reciban la mayor parte de luz en una sola cara, podría limitar la ganancia de carbono en el día, en relación con uno vertical que recibe luz en las dos caras. Además el punto de saturación de luz cactáceas de sitios abiertos es de  $20\text{mol m}^{-2}$  por día<sup>-1</sup>, para individuos de sombra debe ser menor, por lo que la cara abaxial de un cladodio horizontal podría estar recibiendo luz por arriba del punto de saturación la cual ya no se utilizaría para ganancia de carbono. Sin embargo, esto último habría que comprobarlo con estudios posteriores más detallados y considerando un mayor número de muestras.

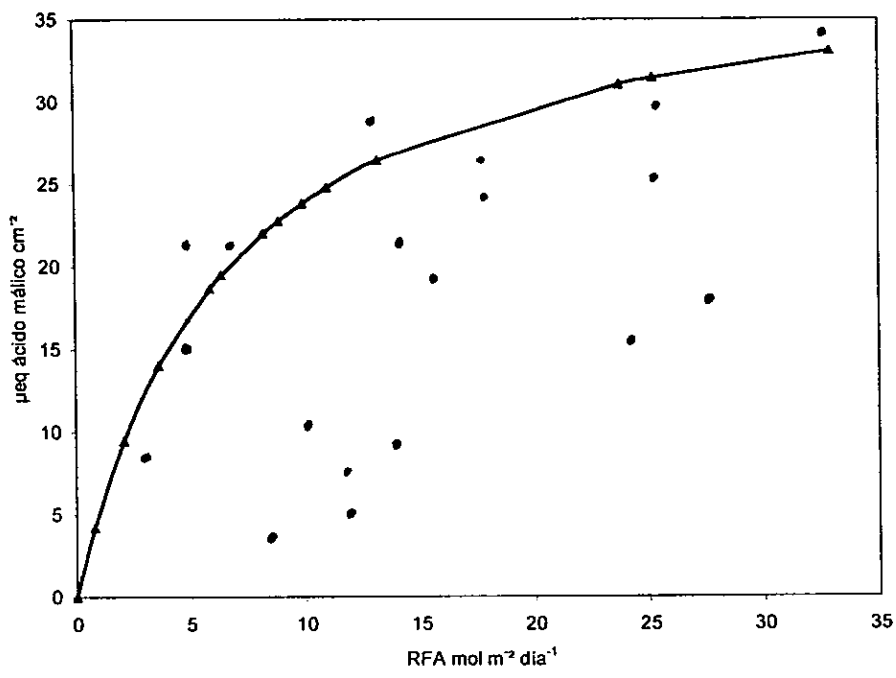


Figura 10. Fluctuaciones diurnas de ácido málico en cladodios de individuos de *O. puberula* de los sitios estudiados en relación a la RFA. La línea representa el ajuste de los puntos más externos a una hipérbola rectangular. Dependencia= 0.847 (Prob>0.05). Los datos son de ácido málico de cladodios verticales y horizontales (n=20).

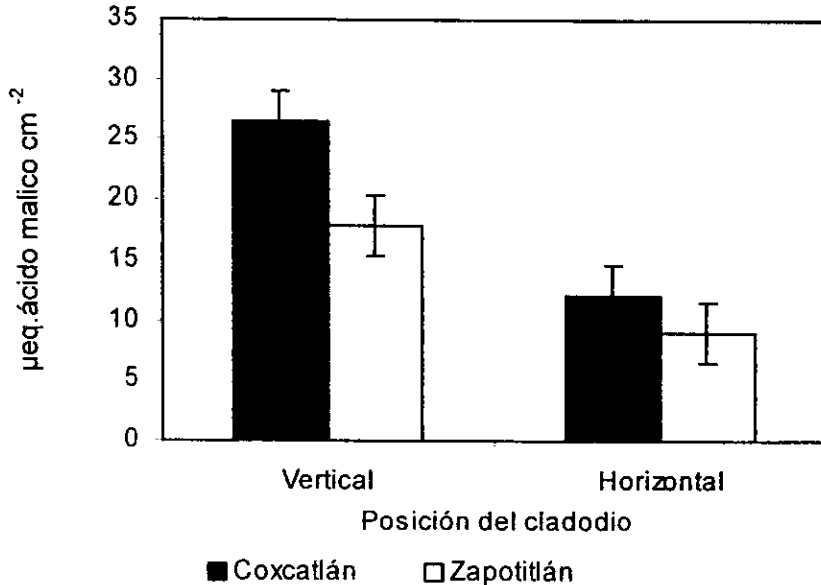


Figura 11. Acumulación de ácido málico en cladodios de posición vertical (cladodios que no fueron modificados) y horizontal de los sitios estudiados. La barra de error representa el error estandar de la media (n=13)

La figura 12 muestra la relación entre acumulación nocturna de ácido málico y el FSD para un mayor número de muestras, la intercepción de luz se cuantificó por medio de fotografías hemisféricas, lo que permitió realizar un muestreo más amplio. Al igual que en la figura 9, se muestra un incremento en la acumulación de ácido málico al incrementar el FSD, donde la nube de puntos se ajusta a una hipérbola rectangular y en donde la variabilidad observada bajo la línea puede deberse a los factores antes mencionados. La descripción del ambiente lumínico en este caso es menos precisa en relación con la ganancia de carbono, ya que la acumulación nocturna de ácido málico depende de la cantidad recibida exactamente un día anterior.

La ganancia de carbono entre las zonas estudiadas es significativamente diferente (Tabla 7). En Coxcatlán se observa un promedio de ganancia de carbono mayor que en Zapotitlán (Figura 13). Esto coincide con una mayor disponibilidad de luz en Coxcatlán (Figura 7). No

hay un efecto significativo del cambio estacional en las zonas pero se puede observar una tendencia en disminuir la ganancia de carbono en la época de secas en Coxcatlán y en la misma época Zapotitlán aumenta la ganancia de carbono (Tabla 7 y Figura 13).

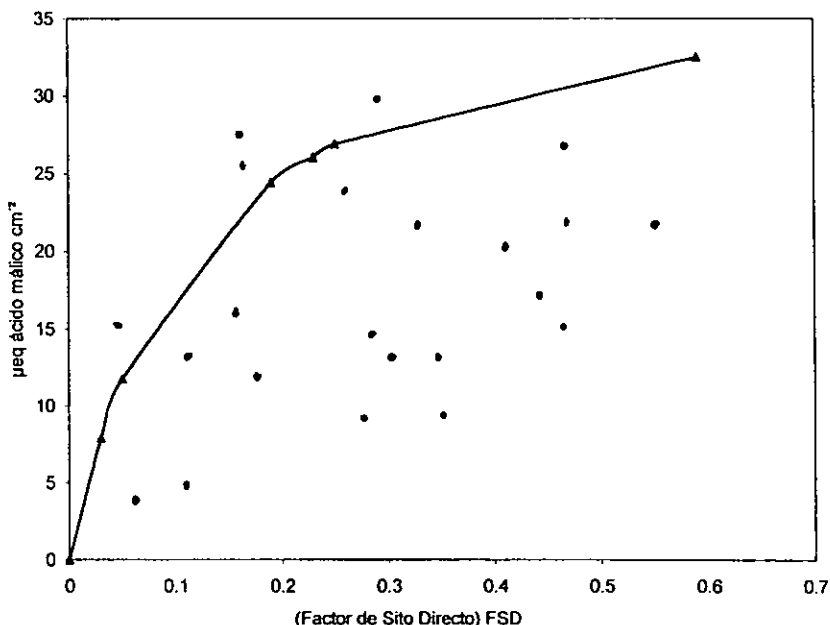


Figura 12. Acumulación de ácido málico en cladodios de los individuos muestreados de *Opuntia puberula* de los sitios y temporadas de estudio en relación al ambiente lumínico, Factor de Sitio Directo (FSD) calculado con fotos hemisféricas. La línea representa el ajuste de los puntos más externos a una hipérbola rectangular. Dependencia= 0.848 (Prob>0.05). Los datos son los promedios de los cladodios verticales y horizontales (n=22).

Tabla 7. Análisis de varianza de la ganancia de carbono por zonas y épocas con efecto aleatorio

Fuente	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	g. l	F	Prob>F
Individuo[Zona]	412.33	34.3609	12	1.0993	0.4802
Zona	516.736	516.736	1	15.1610	0.0016
Temporada	0.20765	0.20765	1	0.0066	0.9377
Zona*temporada	58.5885	58.5885	1	1.8744	0.2200
R <sup>2</sup> ajustada 0.512					



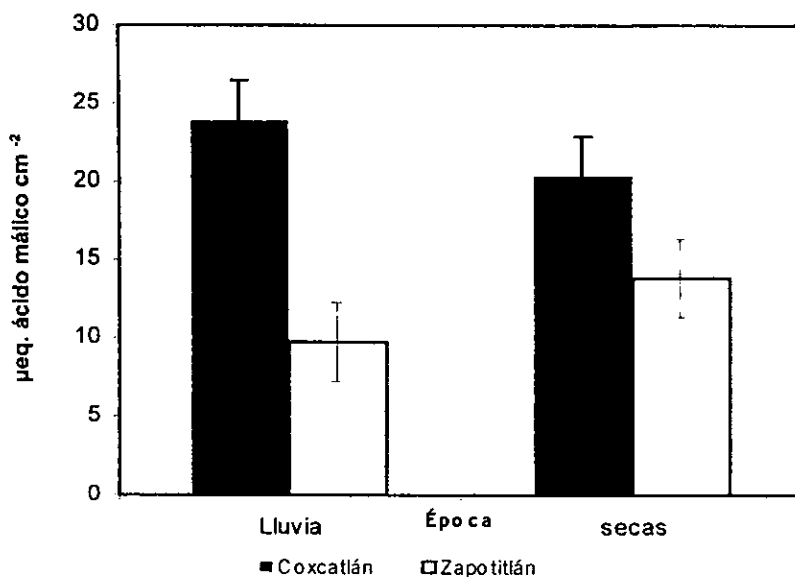


Figura 13. Acumulación de ácido málico en cladodios de individuos de ambos sitios, comparando las dos épocas estudiadas. La barra es el error de la media (n=30)

### 3-. Contenido de agua

El contenido de agua en los cladodios de los individuos que crecen en Zapotitlán es superior a los individuos de Coxcatlán la media ajustada es de  $9.501 \pm 0.48$  gH<sub>2</sub>O/g p.s y  $6.50 \pm 0.54$  gH<sub>2</sub>O/g p.s respectivamente. Aún en temporada de lluvia los individuos de Coxcatlán tuvieron menor contenido de agua que los individuos de Zapotitlán en la época de secas (Figura 14). El efecto del cambio en la temporada de secas es significativo para el sitio de Zapotitlán lo que disminuye el contenido de agua en los cladodios (Tabla 8). En la temporada de lluvias se presentó una media ajustada de  $9.09 \pm 0.38$  gH<sub>2</sub>O/g p.s y en la temporada de secas  $7.26 \pm 0.38$  gH<sub>2</sub>O/g p.s de ambas zonas (Figura 14).

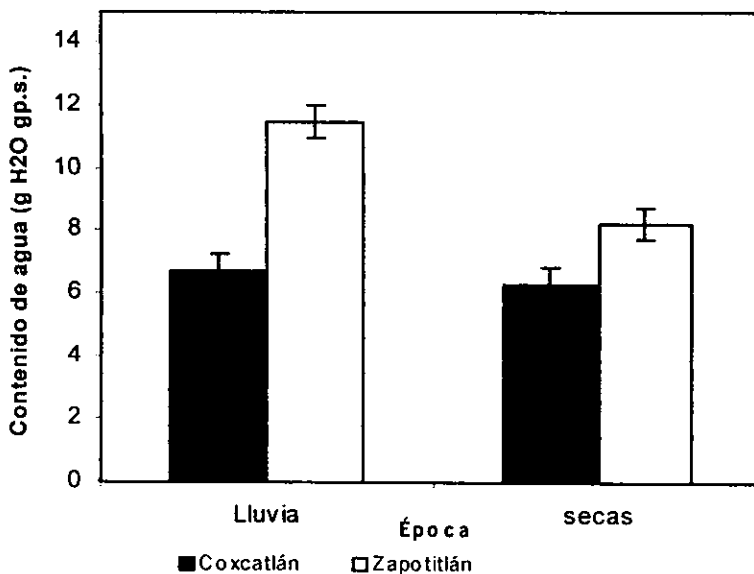


Figura 14. Contenido de agua para cladodios de los individuos de *O. puberula* en los sitios estudiados durante las dos temporadas de lluvia y secas. La barra de error es el error estandar de la media (n=30)

Tabla 8. Análisis de varianza del contenido de agua en cladodios de *O. puberula*, prueba con efecto aleatorio

Fuente	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	g.l.	F	Prob>F
Individuo[zona]	284.648	20.332	14	1.9622	0.0242
Zona	401.429	401.429	1	21.2188	0.0003
Temporada	114.296	114.296	1	11.0307	0.0011
Zona*temporada	67.2759	67.2759	1	6.4928	0.0118

R<sup>2</sup> ajustada de 0.306

#### 4. - Diferencias entre las caras abaxial y adaxial de los cladodios.

##### Clorofila total

Por su crecimiento horizontal *Opuntia puberula* tiene sólo una cara expuesta a los rayos solares, esta cara recibe en promedio  $16.98 \pm 2.32 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  de RFA, mientras que la cara inferior recibe en promedio  $1.17 \pm .018 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  de RFA. En términos de concentración de clorofila la cara superior (adaxial) presenta el doble de clorofila total que la cara inferior (abaxial), esta diferencia es significativa (Prob>F 0.0033). No hay diferencias significativas entre cladodios de las condiciones de “sol” y de “sombra” (Prob>F 0.290). Sin embargo, hay una tendencia a aumentar la clorofila total en la condición de “sombra”. La media ajustada del haz fue  $5.030 \pm 0.545 \mu\text{mol cm}^{-2}$  y del envés fue  $2.365 \pm 0.545 \mu\text{mol cm}^{-2}$  (Figura 15).

Se observaron además pigmentos rojos en la epidermis de la cara expuesta de los cladodios. Estos pigmentos parecen ser de tipo xantofilas dado que se disolvieron al exponerlos en alcohol. Observaciones de campo muestran que los cladodios de áreas más soleadas poseen una coloración más rojo (de acuerdo al código Munsell 5R 5/8) en la cara expuesta en comparación con los individuos de sombra. El color rojo se encuentra principalmente alrededor de las areolas. Se observó además que la población de Coxcatlán los cladodios presentaba una coloración más rojiza (de acuerdo al código Munsell 5R 4/10).

##### Grosor de cutícula y clorénquima

Las características de la cutícula en términos de grosor no cambian entre las caras (Figura 16). Lo mismo sucede en el grosor del clorénquima, la cara inferior presenta un grosor de  $1.60 \pm 0.08 \text{ mm}$  y la cara superior tiene un grosor en el clorénquima de  $1.65 \pm 0.08 \text{ mm}$  (Prob>F 0.30 y Prob> 0.675 respectivamente) (Figura 17 y 19).

##### Densidad de estomas

La densidad de estomas no difiere significativamente entre cladodios expuestos a diferentes condiciones de luz (Prob>F 0.077), en la sombra los cladodios presentan casi el doble de estomas que en condiciones de sol. Hay una tendencia en tener mayor densidad de estomas en la cara inferior, que en la cara superior, ( $37.33 \pm 1.51$ ;  $34.50 \pm 2.08$ ) respectivamente (Figura 18) pero no hay una diferencia significativa (Prob>F 0.268). Sin embargo, esta tendencia se invierte para los individuos que crecen bajo la sombra.

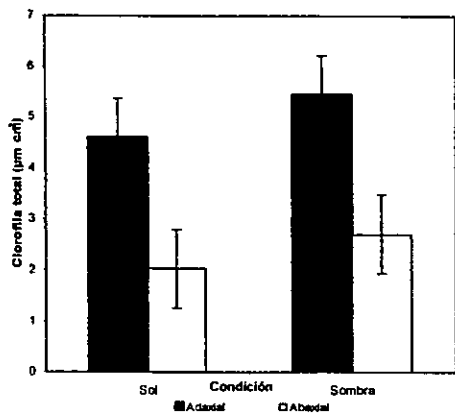


Figura 15. Clorofila total en las dos caras (abaxial y adaxial) de los cladodios de *O. puberula* que crecen en condiciones de "sol" y "sombra". La barra de error es el error estandar de la media (n=9).

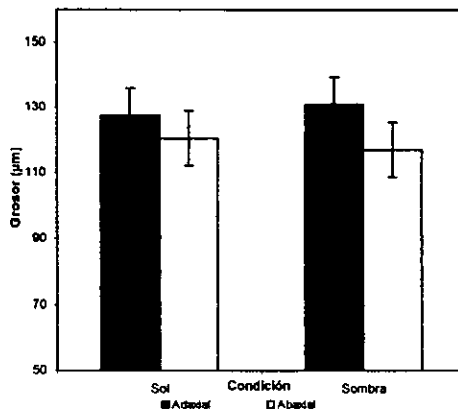


Figura 16. Grosor de cutícula para muestras de tejido de la cara abaxial y adaxial para cladodios de *O. puberula* que crecen en condiciones de "sol" y "sombra". La barra de error es el error estandar de la media (n=15)

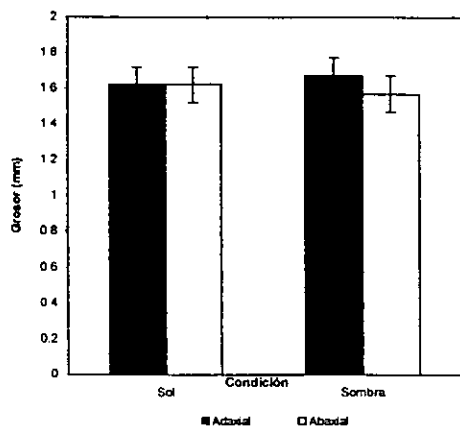


Figura 17. Grosor del clorénquima de muestras de tejido de la cara abaxial y adaxial de los cladodios de *O. puberula* que crecen en condiciones de "sol" y de "sombra". La barra de error es el error estandar de la media (n=15).

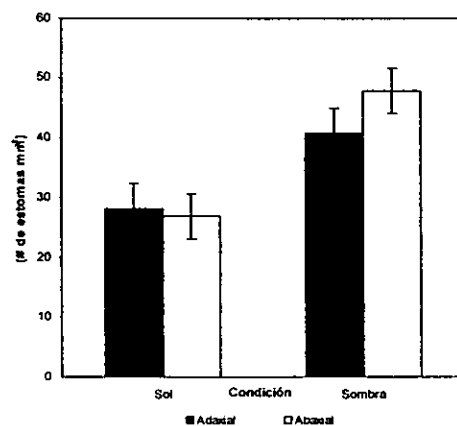


Figura 18. Densidad de estomas de muestra de tejido de cutícula de las caras abaxial y adaxial de los cladodios de *O. puberula* que crecen en condiciones de "sol" y de "sombra". La barra de error es el error estandar (n=15).

### Conductancia estomática

Las marchas diurnas de conductancia estomática ( $g_s$ ) muestran un comportamiento típico de una planta CAM, presentando los máximos de  $g_s$  en la madrugada cuando la humedad relativa es más alta. No se observaron diferencias entre cladodios de sol y sombra ni entre caras.

Entre zonas se observaron diferencias en el patrón diurno de la conductancia máxima alcanzada. En Zapotitlán los estomas no se cierran completamente ya que se alcanzan conductancias de  $25 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  al medio día. La conductancia aumenta a las 24:00 hrs hasta  $55 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y a las 10:00 hrs empieza a disminuir la conductancia (Figura 20). Entre las caras de los cladodios no hay diferencias en la conductancia. En Coxcatlán la  $g_s$  es más alta que en Zapotitlán. Los estomas se cierran completamente desde las 11:00 hrs hasta las 15:00 hrs. Los máximos en conductancia son de  $150 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , no hay diferencias significativas entre las caras de los cladodios y entre condición de "sombra" y "sol" (Figura 21).

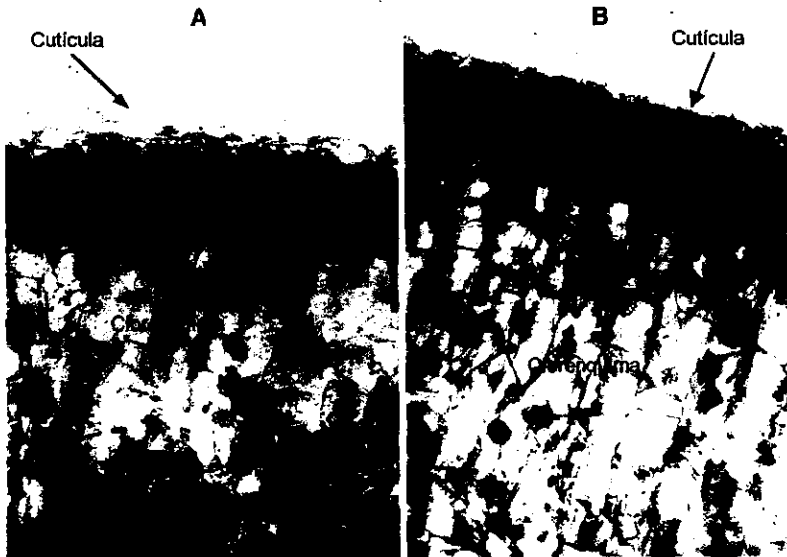


Figura 19. Cortes anatómicos de las caras adaxial y abaxial de los cladodios de *Opuntia puberula*. A corresponde a la cara expuesta o adaxial del cladodio y B corresponde a la cara abaxial.

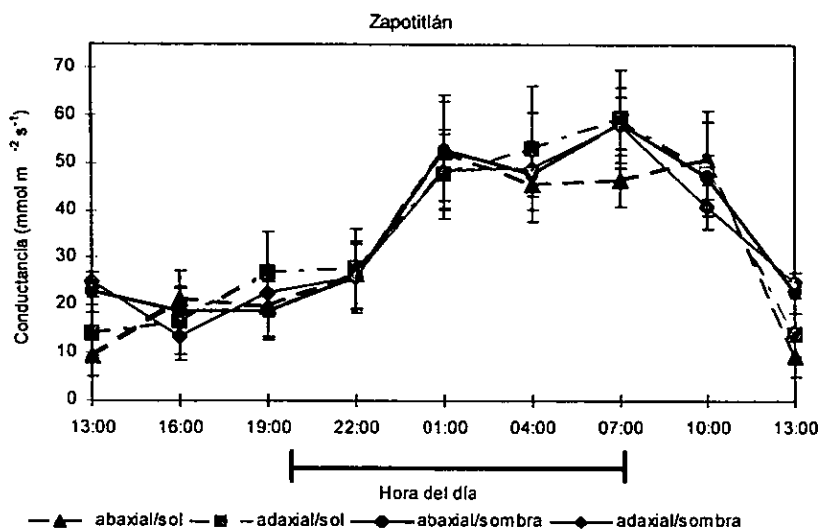


Figura 20. Marcha diaria de conductancia estomática en ambas caras de los cladodios de individuos que crecen en condiciones de “sol” y “sombra” en Zapotitlán para el muestreo hecho en época de secas (marzo 1998). La barra de error es el error estándar de la media (n=6).

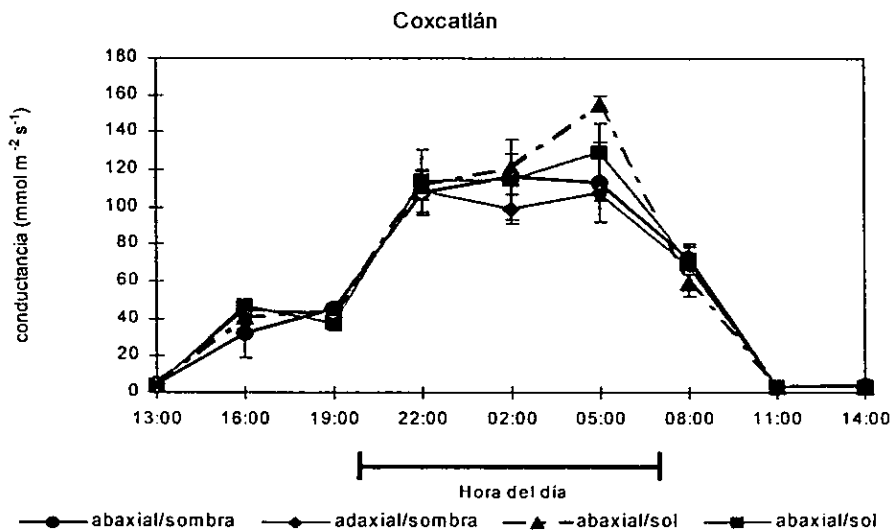


Figura 21. Marchas diurnas de conductancia estomática en ambas caras de los cladodios de individuos que crecen en condiciones de “sol” y de “sombra” en Coxcatlán. La barra de error es el error estándar de la media (n=6).

### 5. - Producción de frutos

*Opuntia puberula* presenta su fructificación en julio, el #frutos  $m^{-2}$  es muy variado inclusive hay individuos que no tienen frutos. En Zapotitlán la producción de frutos es más alta ( $53 \pm 5.75$  frutos  $m^{-2}$ ) que en Coxcatlán ( $2.93 \pm 5.95$  frutos  $m^{-2}$ ), (Figura 22). Se puede apreciar una tendencia a producir más frutos en ambientes con mayor luz y menor número de cladodios y el caso contrario, menor o cero frutos en ambientes muy sombreados con mayor número de cladodios, esta tendencia se presenta en la zona de Zapotitlán.

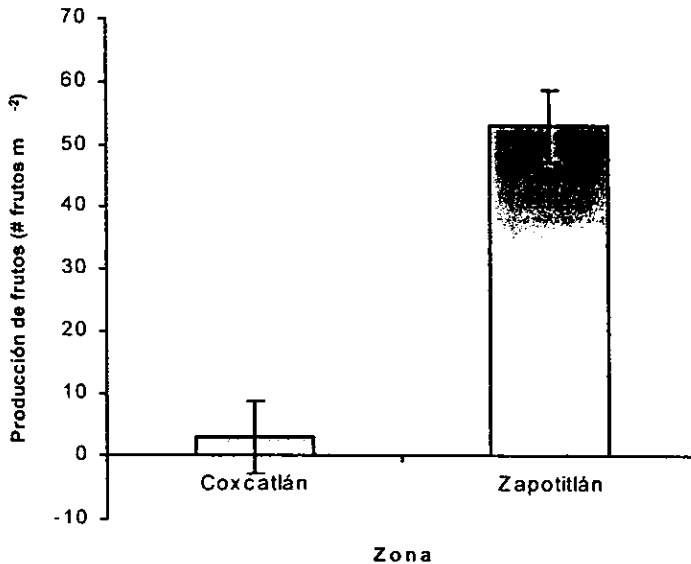


Figura 22. Producción de frutos por  $m^2$  de los individuos de *Opuntia puberula* de los sitios de estudio el muestreo se realizó en julio 1997. La barra de error es el error estándar de la media ( $n=30$ ).

### 6-. Diferencias morfológicas entre poblaciones

Las dos poblaciones de *Opuntia puberula* crecen de forma diferente en los sitios de estudio. En Coxcatlán los cladodios son más pequeños ( $7.31 \pm 0.8$  y  $3.9 \pm 0.5$  longitud y ancho, respectivamente), los individuos parecen no propagarse vegetativamente ya que tienen pocos

cladodios, el color es verde claro (de acuerdo al código Munsell 5G 6/8) y presentan espinas grandes y pigmentos rojos, (de acuerdo al código Munsell 5R 4/10) (xantofilas), principalmente alrededor de las areolas. En contraste, los individuos de *O. puberula* en Zapotitlán, tienen cladodios de mayor tamaño ( $9.2 \pm 0.5$  y  $4.3 \pm 0.6$  de longitud y ancho respectivamente), la propagación vegetativa parece ser importante al igual que la reproducción sexual ya que las colonias son grandes y presentan alta producción de frutos. A veces, difíciles de distinguir los individuos ya que forman carpetas de cladodios, éstos son más suculentos que los de Coxcatlán, el color verde es oscuro (de acuerdo al código Munsell 2.5 G 4/6), y la pigmentación roja (de acuerdo al código Munsell 5R 4/10) al igual que las espinas sólo se presentan en cladodios muy expuestos al sol.

## DISCUSIÓN

Los cladodios de *O. puberula* presentan una disposición marcadamente horizontal que contrasta notablemente con la disposición típica de otras especies de platiopuntias que tienen crecimiento vertical y una orientación en azimuth preferencial (Becerra-Rodríguez et al., 1976, Nobel, 1980a y 1981, Cano-Santana et al., 1992, Galler y Nobel, 1987). La posición vertical de los cladodios de las opuntias se ha interpretado como una manera de evitar los niveles de radiación altos del medio día en hábitats abiertos, y así evitar temperaturas altas. En el caso de *O. puberula* aunque los individuos crezcan en ambientes expuestos a la luz, los cladodios no alcanzan a tener una posición vertical y un azimuth este-oeste, lo que posiblemente limita a esta especie a crecer en lugares sombreados.

Cladodios horizontales de *O. puberula* experimentalmente expuestos al sol alcanzan una temperatura máxima de hasta 8 grados más que cladodios verticales (cladodio horizontal  $50^\circ$ ). Además, la intercepción de luz del cladodio horizontal alcanza valores muy altos ( $44.3 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ), por arriba del punto de saturación de luz de  $20\text{-}25 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , reportado para cactáceas (Nobel, 1988). La exposición conjunta de luz y temperaturas altas puede producir daño al aparato fotosintético y por lo tanto fotoinhibición (Demming-Adams y Adams III, 1992), lo cual se ha comprobado en varias especies CAM, incluyendo platiopuntias (Winter y Lesch, 1992; Baker y Adams, 1997). En *Opuntia bigelovii*, Didden-Zopf y Nobel, (1982) demostraron que las temperaturas altas (arriba de  $50^\circ$ ) afectan la planta a nivel celular, la membrana de las células de los



cladodios, el color es verde claro (de acuerdo al código Munsell 5G 6/8) y presentan espinas grandes y pigmentos rojos, (de acuerdo al código Munsell 5R 4/10) (xantofilas), principalmente alrededor de las areolas. En contraste, los individuos de *O. puberula* en Zapotitlán, tienen cladodios de mayor tamaño ( $9.2 \pm 0.5$  y  $4.3 \pm 0.6$  de longitud y ancho respectivamente), la propagación vegetativa parece ser importante al igual que la reproducción sexual ya que las colonias son grandes y presentan alta producción de frutos. A veces, difíciles de distinguir los individuos ya que forman carpetas de cladodios, éstos son más suculentos que los de Coxcatlán, el color verde es oscuro (de acuerdo al código Munsell 2.5 G 4/6), y la pigmentación roja (de acuerdo al código Munsell 5R 4/10) al igual que las espinas sólo se presentan en cladodios muy expuestos al sol.

## DISCUSIÓN

Los cladodios de *O. puberula* presentan una disposición marcadamente horizontal que contrasta notablemente con la disposición típica de otras especies de platiopuntias que tienen crecimiento vertical y una orientación en azimuth preferencial (Becerra-Rodríguez et al., 1976, Nobel, 1980a y 1981, Cano-Santana et al., 1992, Galler y Nobel, 1987). La posición vertical de los cladodios de las opuntias se ha interpretado como una manera de evitar los niveles de radiación altos del medio día en hábitats abiertos, y así evitar temperaturas altas. En el caso de *O. puberula* aunque los individuos crezcan en ambientes expuestos a la luz, los cladodios no alcanzan a tener una posición vertical y un azimuth este-oeste, lo que posiblemente limita a esta especie a crecer en lugares sombreados.

Cladodios horizontales de *O. puberula* experimentalmente expuestos al sol alcanzan una temperatura máxima de hasta 8 grados más que cladodios verticales (cladodio horizontal  $50^\circ$ ). Además, la intercepción de luz del cladodio horizontal alcanza valores muy altos ( $44.3 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ), por arriba del punto de saturación de luz de  $20\text{-}25 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , reportado para cactáceas (Nobel, 1988). La exposición conjunta de luz y temperaturas altas puede producir daño al aparato fotosintético y por lo tanto fotoinhibición (Demming-Adams y Adams III, 1992), lo cual se ha comprobado en varias especies CAM, incluyendo platiopuntias (Winter y Lesch, 1992; Baker y Adams, 1997). En *Opuntia bigelovii*, Didden-Zopf y Nobel, (1982) demostraron que las temperaturas altas (arriba de  $50^\circ$ ) afectan la planta a nivel celular, la membrana de las células de los

cloroplastos se rompe inhibiendo procesos como la acumulación de ácido málico además de provocar la inactivación de enzimas que participan en este proceso. El límite de tolerancia de temperatura en promedio es 59°C para varias cactáceas como *Opuntia bigelovii* y *O. ficus-indica* (Gibson y Nobel, 1986; Didden-Zopf y Nobel, 1982). Pero este límite varía dependiendo del ambiente en que crecen los individuos. En diversos trabajos (Nobel 1978; 1980a; 1988; Cano-Santana et al., 1992) muestran en cactáceas como características morfológicas tales como la presencia de espinas, costillas y pubescencia en los tallos pueden reducir significativamente los efectos de las temperaturas altas.

La restricción que tiene *O. puberula* en su capacidad de modificar el ángulo de inclinación de sus cladodios podría tener una base estructural. Estudios de Gibson (1977 y 1978) muestran una correlación entre características del xilema secundario y el hábito de crecimiento de varias especies de opuntias. En especies con crecimiento rastrero se observó una producción menor de xilema secundario, fibras del xilema más cortas, y delgadas y en menor número o ausentes, así como una menor lignificación de los radios y paredes de los elementos de los vasos más delgadas en comparación con especies de hábito erecto de crecimiento que presentan fibras largas y lignificadas, radios largos, paredes de los elementos de vaso con mayor lignificación. Estas características disminuyen la rigidez del xilema y por lo tanto afectan las propiedades mecánicas de la madera, determinando así el hábito de crecimiento (Gibson, 1978).

*O. puberula* se distribuye preferencialmente en hábitats sombreados bajo el dosel de vegetación. En estos hábitats la disponibilidad de luz puede ser un factor limitante, ya que el total de luz recibida en el día (RFA total) puede alcanzar valores cercanos al punto de compensación de luz reportado para cactáceas ( $4 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , Nobel, 1980, 1988), como en el caso de Zapotitlán donde se determinaron valores de luz de hasta bajos como  $4.8 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ .

Se partió de la premisa de que bajo el dosel la posición horizontal de los cladodios de *O. puberula* podría ser una característica que permitiera una mayor intercepción de RFA, sobre todo al medio día, cuando se observa una mayor entrada de luz directa a través de las pequeñas aperturas del dosel. Bajo condiciones no limitantes de agua y temperatura, la curva de fijación de  $\text{CO}_2$  con respecto a RFA total tiene una forma de hipérbola rectangular (Gibson y Nobel, 1986). A valores muy bajos de RFA total se observa un balance negativo de carbono, hasta un valor de RFA total de 4 moles al cual se alcanza el punto de compensación de luz. Por arriba de este valor, al incrementar la RFA total, aumenta la ganancia de carbono de manera lineal, hasta alcanzar el

punto de saturación de luz entre 20 y 25 mol. Sin embargo, los valores del punto de compensación y de saturación pueden ser menores para especies creciendo en la sombra como el caso de *O. puberula* (Winter, Osmond Y Hubick, 1986; Adams III, Osmond y Sharkey, 1987; Ravech, Gersani y Nobel, 1995). El rango de variación de RFA total bajo el dosel de vegetación de las áreas de estudio se encuentra dentro de la fase lineal de esta curva, de manera que cualquier incremento en la intercepción de luz tendría un impacto positivo en la ganancia de carbono. Esta relación entre RFA total y ganancia de carbono se observó en este estudio, al comparar los valores de acumulación de ácido málico entre las poblaciones de Zapotitlán y las de Coxcatlán.

Se observó una mayor acumulación de ácido málico en Coxcatlán donde el valor de RFA total promedio fue 47% mayor que en Zapotitlán bajo el dosel. Se encontró también un incremento en la acumulación de ácido málico al incrementar FSD. En este estudio se observó que bajo el dosel más denso (zona de Zapotitlán) los cladodios horizontales interceptaron más luz que cladodios verticales en época de lluvia cuando el dosel es más denso. No así en Coxcatlán, donde se observó que cladodios verticales y horizontales interceptan la misma cantidad de luz. Así, en doseles menos densos y/o en época de sequía cuando entra más luz al sotobosque la posición horizontal de los cladodios no necesariamente aumenta la intercepción de luz en relación a la posición vertical.

La temperatura, la intercepción de RFA y la cantidad de agua que esté disponible para el uso de la planta, son los principales factores que afectan fuertemente la toma de CO<sub>2</sub> nocturno en las plantas CAM (Szarek, Johnson y Ting, 1973; Szarek y Ting, 1974; Hanscom y Ting, 1978; Nobel, 1980b; Didden-Zopf y Nobel, 1982; Gibson y Nobel, 1986). La estacionalidad provoca una variación en estos factores, principalmente en la disponibilidad de agua y el cambio de la temperatura ambiente. *O. puberula* no presentó un cambio significativo en la acumulación de ácido málico en las estaciones de lluvia y secas en ambas localidades. Sin embargo, en Coxcatlán se presentó una tendencia a disminuir la acumulación de ácido málico en época de secas a pesar del incremento de luz bajo el dosel. Esta disminución parece no estar determinada por el déficit hídrico, ya que el contenido de agua de los cladodios no cambió y la conductancia estomática tampoco. Esta disminución podría estar determinada por fotoinhibición debido al exceso de radiación y temperaturas mayores (Adams III, Osmond y Sharkey, 1987; Skillman y Winter, 1997). En el caso de Zapotitlán aunque es menos contrastante la estacionalidad, se presentó una

tendencia de aumentar la acumulación de ácido málico en secas cuando se abre el dosel y llega más luz.

En otros estudios con *Opuntia basilaris* y *Opuntia excelsa* (Szarek y Ting, 1974; Lerdaun et al., 1992) demostraron que se reducen los niveles de acumulación de ácido en las temporadas de secas. En el caso de *O. puberula* la disminución en ganancia de carbono ocurrió en individuos creciendo en sitios más abiertos, los individuos del sotobosque y del dosel no mostraron cambios estacionales. En este estudio el muestreo se realizó en la mitad de cada temporada de lluvia y secas, y quizá no se detectó un posible incremento de ganancia de carbono al inicio de la época de secas cuando al abrirse más el dosel les llega más luz y la disponibilidad de agua todavía no es un factor limitante.

Las plantas de sombra son más susceptibles a sufrir fotoinhibición cuando son expuestas al sol (Adams III, Osmond y Sharkey, 1987; Skillman y Winter, 1997) debido principalmente a su baja capacidad fotosintética y por lo tanto su incapacidad para utilizar y/o disipar el exceso de energía solar. La aclimatación a ambientes con altos niveles de luz produce un incremento en la capacidad para utilizar la energía luminosa y en la capacidad para disipar esta energía (a través del ciclo de las xantofilas), y así proteger el aparato fotosintético (Demming-Adams y Adams III, 1992). La disminución en la acumulación de ácido málico y en la fijación de CO<sub>2</sub> en altos niveles de RFA (más de 40 mol m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) puede representar una forma de fotoinhibición de las Opuntias como ocurre en el caso de *Opuntia ficus-indica* (Nobel y Hartsock, 1983). Se han observado mecanismos de fotoprotección (acumulación de compuestos fotoprotectores) en las caras más expuestas a la luz de los cladodios verticales de algunas especies de opuntias (Winter y Lesch, 1992; Nobel, Cui y Israel, 1994; Baker y Adams, 1997). Estudios posteriores sobre los factores que inducen la producción de pigmentos rojos en los cladodios más expuestos de *O. puberula* nos permitirían saber si esta es una respuesta de fotoprotección a exceso de luz.

En Zapotitlán, las colonias de *Opuntia puberula* son más grandes, tienen más agua aun en época de secas y la ganancia de carbono tiende a aumentar por una mayor disponibilidad de luz. A pesar de que en el año sólo son cuatro meses de lluvia en el Valle de Tehuacán y el resto son meses de sequía (Valiente, 1991). *O. puberula* fija carbono todo el año. Probablemente las poblaciones de este sitio tienen disponibilidad de agua todo el año por crecer en una zona de cárcavas. Estas plantas almacenan agua permitiendo fijar carbono aun en época de secas. Las cactáceas adquieren recursos del suelo y son almacenados para usarlos en periodos de sequía para la foto-

síntesis (Nobel, 1988). Durante periodos de sequía algunas cactáceas mantienen su actividad fotosintética manteniendo el suministro de agua y nitrógeno al clorénquima (Tissue, Yakir y Nobel, 1991; Lerdaur et al. , 1992).

Debido a que las caras abaxial y adaxial de los cladodios horizontales están expuestos a condiciones contrastantes de luz. Considerando que son independientes en términos de ganancia de carbono e intercepción de RFA, se sugirió que algunas características anatómicas y bioquímicas varían entre las caras como se ha encontrado para *Opuntia ficus-indica* (Nobel, Cui e Israel, 1994). En este estudio la cara adaxial que está expuesta a los rayos solares, presenta el doble de contenido de clorofila total que la cara abaxial del cladodio, además de una tendencia hacia un clorénquima más grueso, lo que probablemente le permita utilizar mayor cantidad de luz que recibe esta cara. Los valores de clorofila total en *O. puberula* son similares a otras Opuntias que han sido estudiadas (Winter y Lesch, 1992; Nobel, Cui e Israel, 1994). Adams III, Osmond y Sharkey (1987) mostraron en dos especies de CAM, *Kalanchoë daigremontiana* y *Hoya carnosa* que el contenido de clorofila total disminuye con un aumento en la intercepción de RFA y a su vez aumentan los pigmentos del ciclo de xantofila,

La densidad de estomas en *O. puberula* es similar a la encontrada en varias especies de Opuntias (Nobel, 1988). La cara inferior que recibe radiación por abajo del punto de compensación posee igual número de estomas que la cara adaxial, igualmente los cladodios de sombra tienen una mayor densidad de estomas. El significado de estas características no es claro, dado que esta cara recibe poca luz y por lo tanto debe fijar una mucho menor cantidad de CO<sub>2</sub>. Se sugiere que en condiciones de mayor disponibilidad de luz esta cara podría tener una contribución importante a la ganancia de carbono de la planta. Estudios posteriores de respuesta de ambas caras a condiciones de mayor luminosidad nos permitirá entender mejor este resultado.

La conductancia estomática de *O. puberula* es diferente en los dos sitios de estudio. En Zapotitlán la conductancia es menor que en Coxcatlán (máximos de 60 y 158 mmol/m<sup>2</sup>/s respectivamente). La baja conductancia de los individuos que crecen en este sitio puede deberse a que es un ambiente muy sombreado y la fijación de carbono es menor, lo que coincide con los trabajos de Nobel y Castañeda (1998) donde muestran que a la “sombra” se reduce la conductancia y la actividad fotosintética en *Opuntia ficus-indica*. En Coxcatlán la conductancia es muy alta en la noche y nula durante el día. A pesar que ambos sitios están en el Valle de Tehuacán la precipitación y la temperatura es distinta. En Coxcatlán *O. puberula* presenta valores de conductancias

estomática similares a los de *Opuntia ficus-indica* ( $200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en sitios expuestos (Cui y Nobel, 1994).

La producción de frutos fue muy contrastante para los sitios. En Coxcatlán la producción de frutos fue casi nula, en Zapotitlán se presentó una alta producción de frutos resaltando que en Zapotitlán se observó una tendencia de mayor número de frutos en ambientes soleados y en ambientes sombreados se presentó una mayor propagación vegetativa. En este estudio no se presenta una correlación entre ganancia de carbón y cantidad de frutos producidos, ya que en Coxcatlán donde la ganancia de carbono es mayor casi no se observó producción de frutos. El fenómeno de floración y producción de frutos y cladodios en Opuntias está influenciado por muchos factores como el tamaño de la planta, la proporción de lluvia (Bowers, 1996), la cantidad de carbohidratos y hormonas que estén almacenados en el cladodio y la disponibilidad de éstos para el desarrollo de nuevos órganos (Nobel, 1996). Además las hormonas tienen efectos en la diferenciación de órganos en las Opuntias.

En estudios con *Opuntia ficus-indica* se ha demostrado que cambios abruptos en los niveles de luz y temperatura en el ambiente produce diferentes respuestas afectando la producción de nuevos órganos (cladodios y frutos). A bajas temperaturas aumenta la producción de frutos y a temperaturas más altas se presenta una propagación vegetativa (Nobel y Castañeda, 1998). También se ha demostrado que una parte importante de la sobrevivencia de las platiopuntias radica en mantener un balance entre ganancia vegetativa y el rendimiento reproductivo, por lo que hay años que se presenta más propagación vegetativa y otros años la reproducción sexual (Bowers, 1996). De manera que una explicación sobre las diferencias en producción de frutos y cladodios entre las poblaciones requerirá un estudio detallado que involucre aspectos fisiológicos, ambientales y de biología reproductiva de la especie. Para explicarnos porque Coxcatlán presentó menor producción de frutos, a pesar de una mayor acumulación de ácido málico que en Zapotitlán.

Las poblaciones de *Opuntia puberula* presentan algunas diferencias morfológicas en los dos ambiente estudiados. Estas diferencias son muy evidentes, en Zapotitlán donde el ambiente es más sombreado los cladodios son más grandes, suculentos y de una coloración de verde más oscuro, y el número de cladodios por individuo es mayor. En Coxcatlán los cladodios son más pequeños, delgados y con una coloración de verde más claro que los cladodios de Zapotitlán y presentan pigmentos rojos (xantofilas) alrededor de la areola. El número de cladodios por indivi-

duo es menor y aparentemente la reproducción sexual como la propagación vegetativa al parecer son muy pocas. Aunque no hay referencias para cactáceas, para otras plantas CAM en condiciones de “sol” las plantas son más pequeñas, con bajo contenido de clorofila y nitrógeno en relación a las poblaciones que crecen en “sombra” como es el caso de *Bromelia humilis* (Medina, Olivares y Díaz, 1986). En general, para otras plantas se encuentran algunas diferencias morfológicas en condiciones de “sol” y “sombra” (Smith, et al., 1997). Experimentos de trasplante y crecimiento en ambientes contrastantes de luz permitirían determinar el grado al cual el ambiente lumínico está determinando estas diferencias entre las poblaciones.

Al parecer Zapotitlán es un ambiente que tiene las condiciones para que *Opuntia puberula* se desarrolle satisfactoriamente teniendo una alta propagación vegetativa y reproducción sexual, y aún en época de sequía puede tener conductancias que le permitan fijar carbono y tener su actividad fotosintética. Sin embargo, su distribución se limita sólo a sitios sombreados como son las zonas de cárcavas y árboles de dosel denso como son los mezquites en el Valle de Tehuacán. En Coxcatlán por su parte, a pesar de una mayor disponibilidad de luz y por tanto tasas más altas de fijación de carbono en *O. puberula*, el exceso de radiación y el estrés hídrico asociado pudieran ser limitantes de la productividad que seguramente explica las colonias más pequeñas (baja propagación vegetativa y reproducción sexual). En otros estudios se han encontrado diferencias morfológicas en poblaciones de otras especies de Opuntias que crecen en el ecuador (Gibson y Nobel, 1986), sin embargo, para el caso de este estudio no se conoce los factores involucrados en la diferenciación entre poblaciones.

Los resultados de esta tesis conducen al planteamiento de más preguntas para entender de manera más completa el significado fisiológico y ecológico de la posición horizontal de los cladodios de *Opuntia puberula*. Estudios sobre la dinámica de la respuesta fotosintética a condiciones de luz altas nos permitirían determinar las limitaciones impuestas por este ambiente, como la fotoinhibición. También nos darían información sobre la capacidad de aclimatación a condiciones de luz alta. Igualmente sería interesante comparar la respuesta de ambas caras de los cladodios a condiciones de sitios expuestos. En condiciones experimentales se podría determinar la respuesta de los tejidos a diferentes temperaturas, para conocer al grado de tolerancia a temperaturas altas.

## CONCLUSIONES

En condiciones naturales *Opuntia puberula* presenta un crecimiento marcadamente horizontal que contrasta notablemente con los hábitos reportados para otras platiopuntias. Aunque el ángulo de inclinación de los cladodios incrementa en condiciones de mayor exposición a la luz, el grado de cambio es pequeño debido probablemente a limitaciones estructurales, lo que determine el crecimiento de esta especie bajo el dosel de árboles en condiciones sombreadas. En condiciones de luz alta, la posición horizontal de los cladodios incrementa la intercepción de luz y por lo tanto temperatura. El exceso de luz y temperatura probablemente produzca efectos negativos a los cladodios como fotoinhibición.

La posición horizontal de los cladodios puede ser ventajosa para intercepción de RFA cuando crece bajo doseles densos, en donde la mayor parte de la luz entra al medio día a través de las aperturas del dosel. En doseles más abiertos, como el caso de Coxcatlán, la luz puede entrar a través del dosel también en la mañana y en la tarde, haciendo que cladodios verticales puedan interceptar tanta luz como cladodios horizontales. En este estudio se muestra la capacidad de aclimatación de las caras de un mismo cladodio a diferentes condiciones de luz. Las diferencias en contenido de clorofila y grosor del clorenquima entre las caras sugieren una inversión de recursos que permite una mayor eficiencia en la intercepción y utilización de luz bajo las condiciones de sombra en que crece *O. puberula*.

Aunque se encontró una relación positiva entre RFA y ganancia de carbono, el incremento estacional en disponibilidad de luz no aumentó significativamente la ganancia de carbono, posiblemente por limitaciones de temperatura y fotoinhibición. Las características estructurales y ecofisiológicas de *O. puberula* explican la distribución restringida que los individuos de esta especie presentan bajo el dosel de árboles y arbustos.



## BIBLIOGRAFÍA

- Adams III, W., Osmond, B. y Sharkey, T. 1987. Responses of two CAM species to different irradiances during growth and susceptibility to photoinhibition by high light. *Plant Physiology* 83: 213-218.
- Ayres, G. 1970. *Análisis Químico Cuantitativo*. Harper & Row Publishers INC.. España. 450pp.
- Barker, D. y Adams III, W. 1997. The xanthophyll cycle and energy dissipation in differently oriented faces of the cactus *Opuntia macrorhiza*. *Oecologia* 109: 353-361.
- Beadle, M., Ludlow, M. y Honeysett, J. 1987. Water relations. In: Coombs, J., Hall, D., Long, S. y Scarlock, J. (Ed.). *Technique in Bioreactivity and Photosyntheses*. 2° Pergamon Press. 350pp.
- Becerra- Rodríguez, S. F., Barrientos-Pérez, F. y Díaz- Montenegro, D. 1976. Eficiencia fotosintética del nopal (*Opuntia* spp.) en relación con la orientación de sus cladodios. *Agrociencia* 24: 67-77
- Bowers, J. 1996. More flowers or new cladodes?. Environmental correlates and biological consequences of sexual reproduction in a Sonora Desert prickly pear cactus, *Opuntia engelmannii*. *Bulletin of The Torrey Botanical Club* 123: 34-40
- Bravo, H. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F. 743pp.
- Cano-Santana, Z., Cordero, C. y Ezcurra, E. 1992. Termorregulación y eficiencia de intercepción de luz en *Opuntia pilifera* Weber (cactáceae). *Acta Botánica Mexicana* 19: 63-72
- Coombs, J., Hind, G., Leegood, R., Tieszen, L. 1987 Analytical techniques. In: Coombs, J., Hall, D., Long, S. y Scarlock, J. (Ed.). *Technique in bioreactivity and photosyntheses*, Pergamón Press pp. 219-230
- Cui, M. y Nobel, P. 1994. Gas exchange and growth responses to elevated CO<sub>2</sub> and light levels in the CAM species *Opuntia ficus-indica*. *Plant, Cell and Environment* 17: 935-944.
- Demming-Adams, B. y Adams III, W. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual. Reviews Plant Physiology. Plant Molecular Biology* 43: 599-624-6
- Didden-Zopf, B. y Nobel, P. 1982. High temperature tolerance and acclimation of *Opuntia bigelovii*. *Oecologia* 52: 176-180

- Galler, N. y Nobel, P. 1987. Comparative cactus architecture and PAR interception. *American Journal of Botany* 74: 998-1005
- Gibson, A. 1977. Wood anatomy of Opuntias with cylindrical to globular stems. *Botanical Gazette*. 138: 334-351.
- Gibson, A. 1978. Woody anatomy of platyopuntias. *Aliso*. 9(2):279-307.
- Gibson, A y Nobel, P. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press. E.U. 286p.
- Hale, M y Orcutt, D. 1987. *The physiology of plants under stress*. John. Wiley & Son. Inc. E.U 206p.
- Hanscom, Z. y Ting, I. 1978. Responses of succulents to plant water stress. *Plant Physiology* 61:327-330
- Harris, G. y Campbell, G. 1981. Morphological and physiological characteristics of desert plants. In: Evans, D. y Thames, J. (Ed.). *Water in desert ecosystems*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Pennsylvania. Pp.280
- JMP Statistics and graphics , 1995. Version 3.1 by SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- Lerdau, M., Holbrook, M., Mooney, H., Rich, P. y Whitbeck, J. 1992. Seasonal patterns of acid fluctuations and resource storage in the arborescent cactus *Opuntia excelsa* in relation to light availability and size. *Oecologia*. 92: 166-171.
- Media Cybernetics, 1997. Image- plus reference guide for windows. Silver Spring Maryland. 240pp.
- Medina, L., Olivares, E. y Diaz, M. 1986. Water stress and light intensity effects on growth and nocturnal acid accumulation in a terrestrial CAM bromeliad (*Bromelia humilis* Jacq.) under natural conditions. *Oecologia* 70:441-446.
- Munsell color crarts for plant tissues. Second edition. Revised 1977). Munsell. Macbeth a division of Kollmorgen Corporation 2441 North calvert street, Baltimore, Maryland 21218.
- Nobel, P. 1978. Surface temperatures of cacti-influences of environmental and morphological factors. *Ecology* 59: 986-996
- Nobel, P. 1980a Interception of photosynthetically active radiation by cacti of different morphology. *Oecologia* 45: 160-166
- Nobel, P. 1980b Morphology, surface temperatures and northern limits of column cacti in the Sonoran desert. *Ecology* 61: 1-7

- Nobel, P. 1981. Influences of photosynthetically active radiation on cladode orientation, stem tilting, and height of cacti. *Ecology* 62: 982-990.
- Nobel, P. y Hartssock, T. 1983. Relationships between photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation, and CO<sub>2</sub> uptake for a crassulacean acid metabolism plant. *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* 71: 71-73
- Nobel, P. 1988. *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press. E.U. 270p.
- Nobel, P. 1991. Tansley review No. 32. Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *New Phytologist* 119: 183-205
- Nobel, P., Cui, M. & Israel, A. 1994. Light, chlorophyll, carboxylase activity and CO<sub>2</sub> fixation at various depths in the chlorenchyma of *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller under current and elevated CO<sub>2</sub>. *New Phytologist*. 128: 315-322
- Nobel, P. 1996. Shading, osmoticum, and hormone effects on organ development for detached cladodes of *Opuntia ficus-indica*. *International Journal Plant Sciences* 157: 722-728
- Nobel, P. y Castañeda, M. 1998. Seasonal, light, and temperature influences on organ initiation for unrooted cladodes of the prickly pear cactus *Opuntia ficus-indica*. *Journal American Society Horticultural Science* 123: 45-51
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annals Review Ecology System* 4: 25-51.
- Olivares, E. y Medina, 1984. Oscilaciones diurnas de la acidez titulable durante el desarrollo vegetativo temprano de *Fourcroya humboldtiana* Trelease. In: Medina, E. (Ed) *Ecofisiología de plantas CAM*. Ciet (IVIC-UNESCO). Caracas. Pp. 130-144
- Osorio- Beristain, O., Valiente- Banuet, A., Dávila, P. y Medina, R. 1996. Tipos de vegetación y diversidad  $\beta$  en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 59: 35-58
- Pearcy, R. 1984. Radiation and light measurements. In Pearcy, R., Ehleringer, J., Mooney, A y Randol, L, Chapman and Hael (Ed.) *Plant Physiological Ecology. Field Methods Instrumentation*. London. Pp 97-115.
- Pimienta-Barrjos, E. Loera, M. y López-Amezcuca, L. 1993. Estudio anatómico comparativo en cactáceas del subgénero *Opuntia*. *Agrociencia* 4:7-19

- Ravech, E., Gersani, M. y Nobel, P. 1995. CO<sub>2</sub> uptake and fluorescence responses for a shade-tolerant cactus *Hylocereus undatus* under current and doubled CO<sub>2</sub> concentrations. *Physiologia Plantarum* 93:505-511.
- Rich, P. 1988. Video image analysis of hemispherical canopy photography. *Firt Workshop on Videography. American Society for Photogrammetry and Remote Sensing*. E.U.
- Rich, P. 1990 Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Remote Sensing Reviews* 5: 13-29
- Rojas- Martínez, A. y Valiente-Banuet, A. 1996. Análisis comparativo de la quiroptero fauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica de México* (n.s.) 67:1-23
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México. 432pp.
- Smith, W., Vogelmann, T., DeLucia, E., Bell, D. Y Shepherd, K. 1997. Leaf form and photosynthesis. Do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide ?. *BioScience*. 47 (11): 785-793.
- Skillman, J. y Winter, K. 1997. High photosynthetic capacity in shade-tolerant crassulacean acid metabolism plant. Implications for sunfleck use, nonphotochemical energy dissipation, and susceptibility to photoinhibition. *Plant Physiologist*. 113: 441-450.
- Solbrig, O. y Orians, G. 1977. The adaptive characteristics of desert plants. *American Scientist* 64 :412-421
- Szarek, S., Johnson, H. Y Ting, I. 1973. Drought adaptation in *Opuntia basilaris*. Significance of recycling carbon through crassulacean acid metabolism. *Plant Physiologist*. 52: 539-541.
- Szarek, S. y Ting, I. 1974. Seasonal Patterns of acid metabolims and gas exchange in *Opuntia basilaris*. *Plant Physiologist*. 54 (1):76-81.
- Thames, J. y Evans, D. 1981. Deserts systems: An overview. In: Thames, J. y Evans, D. (Ed.). *Water in -desert ecosystems*. Dowden, Hutchinson& Ross, Inc. Pennsylvania. Pp.280
- Tissue, D., Yakir, D. y Nobel, P. 1991. Diel water movement between parenchyma and chlorenchyma of two desert CAM plants under dry and wet conditions. *Plant, Cell Environmental*. 14:407-413.
- Valiente, L. 1991. Patrones de precipitación en el valle semiárido de Tehuacán, Puebla México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 61pp.

ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

- Winter, K. Osmond, C. y Hubick, K. 1986. Crassulacean acid metabolism in the shade. Studies on an epiphytic fern, *Pyrrhosia longifolia*, and other rainforest species from Australia. *Oecologia*. 68:224-230.
- Winter, K. y Lesch, M. 1992. Diurnal changes in chlorophyll a fluorescence and carotenoid composition in *Opuntia ficus-indica*, a CAM plant, and in three C<sub>3</sub> species in Portugal during summer. *Oecologia*. 91:505-510.