



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**EFFECTOS DEL ESTRÉS HÍDRICO EN PLANTAS DE
Echinocactus platyacanthus LINK Y OTTO
(CACTACEAE)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

BRENDA ELIZABETH BRAVO GARCÍA



DIRECTORA DE TESIS:

DRA. MARGARITA COLLAZO ORTEGA

2012



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Bravo
García
Brenda Elizabeth
51 20 81 29
Universidad Nacional Autónoma de
México
Facultad de Ciencias
Biología
304134036

2. Datos del tutor

Dra.
Margarita
Collazo
Ortega

3. Datos del sinodal 1

Dra.
María del Rocío
Cruz
Ortega

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Angel Salvador
Arias
Montes

5. Datos del sinodal 3

Dra.
Margarita
Collazo
Ortega

6. Datos del sinodal 4

Biól.
Panuncio Jerónimo
Reyes
Santiago

7. Datos del sinodal 5

Dra.
Ana Laura
López
Escamilla

7. Datos de la tesis

Efectos del estrés hídrico en plantas de
Echinocactus platyacanthus Link y Otto (Cactaceae)
101 p
2012



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ
Director General
Dirección General de Administración Escolar
Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

Efectos del estrés hídrico en plantas de Echinocactus platyacanthus Link y Otto (Cactaceae)

realizado por **Bravo García Brenda Elizabeth** con número de cuenta **3-0413403-6** quien ha decidido titularse mediante la opción de **tesis** en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario	Dra. María del Rocio Cruz-Ortega	
Propietario	Dr. Angel Salvador Arias Montes	
Propietario Tutora	Dra. Margarita Collazo Ortega	
Suplente	Biól. Panuncio Jerónimo Reyes Santiago	
Suplente	Dra. Ana Laura López Escamilla	

Atentamente,
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU "
Ciudad Universitaria, D. F., a 25 de mayo de 2012
EL JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.
MAG/mdm

*“Para volver a nacer,
antes tienes que morir”*

*“Tu problema... es que todavía tienes la idea
de que la normalidad es lo normal”*

*“...lo nuevo entrará en esta sociedad por los actos colectivos,
no por los individuales”*

*“El mundo es finito;
nuestras posibilidades lo desbordan”*

Salman Rushdie, Los Versos Satánicos.

Este trabajo se desarrolló en el Laboratorio de Desarrollo en Plantas de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, en el taller “Biología de la reproducción, propagación y fisiología de plantas que viven en ambientes contrastantes” bajo la dirección de la Dra. Margarita Collazo Ortega.

Esta tesis se la dedico a las personas más importantes y maravillosas de mi vida: **MIS PADRES Martha Elena y José Trinidad**... porque sin ustedes no estaría el día de hoy, porque me han motivado para seguir adelante y porque los amo.

A mi hermana **Jessica** por todo lo que hemos vivido juntas.

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco a la UNAM por brindarme la oportunidad de ser parte de ella para poder adquirir conocimientos, fuerza y valores.

A la Facultad de Ciencias y a todos mis profesores por fortalecer en mi el amor a la Biología y encaminarme en esta maravillosa ciencia.

Al Laboratorio de Desarrollo en Plantas por facilitarme todo el material y las instalaciones necesarias para desarrollar este trabajo.

A la Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán, Dra. Margarita Collazo Ortega, Dra. Sonia Vázquez Santana, Dra. Ana Laura López Escamilla, Biól. Laura Patricia Olguin Santos y M. en C. Karina Jiménez Durán, profesoras del taller “Biología de la reproducción, propagación y fisiología de plantas que viven en ambientes contrastantes” por sus comentarios y recomendaciones hacia este trabajo.

A la Dra. Margarita Collazo Ortega por darme la oportunidad de realizar este trabajo, por dirigirlo y por todo su apoyo para llevarlo a cabo.

A la Dra. Ana Laura López Escamilla por las aportaciones y consejos durante la realización de este trabajo.

A la Biól. Laura Patricia Olguin Santos, Técnico Académico de la Unidad de Ambientes Controlados por la asesoría y facilitación del uso de las instalaciones del invernadero de la Facultad de Ciencias.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Agradezco a mis padres por estar al pendiente de mi día a día, por su amor, paciencia y educación, por darme las herramientas necesarias para salir adelante.

A mi hermana por ser mi amiga, por las risas, los raspones de rodillas y las lágrimas.

A mis abuelos, tíos, primos y sobrinos, por todos los momentos en familia que hemos vivido.

A mis CONFIS del alma Ariel, Bere, Carlos, Rocío y Sam, por todos los momentos invaluable que hemos pasado y por ser parte de mi vida.

A mis amigas Ale y Nancy por todas las risas dentro y fuera del laboratorio.

A todos mis amigos de la carrera y del UNIVERSUM, en especial a los biocerebrios, por formar parte de mi vida, por cada una de las experiencias que vivimos y aprendimos juntos.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
ANTECEDENTES	4
Estrés	4
Estrés hídrico.....	6
Efectos del estrés hídrico.....	7
Mecanismos de respuesta al estrés hídrico.....	8
Metabolismo CAM	10
Fases del metabolismo CAM.....	11
Familia Cactaceae	14
<i>Echinocactus platyacanthus</i> Link y Otto	15
Efectos del estrés hídrico en las cactáceas	17
Efectos del estrés hídrico en <i>Echinocactus platyacanthus</i>	20
JUSTIFICACIÓN	22
OBJETIVOS	22
HIPÓTESIS	22
ORIGEN Y MATENIMIENTO DE LAS PLÁNTULAS	23
METODOLOGÍA	25
Experimento 1	25
Experimento 2	25
Parámetros evaluados	27
Crecimiento.....	27
Variables fotosintéticas.....	28
Análisis estadístico	30
RESULTADOS	31
Crecimiento inicial	31
Crecimiento	33
Experimento 1.....	33
Experimento 2.....	46
Variables fotosintéticas	61
Experimento 1.....	61

Experimento 2.....	69
DISCUSIÓN.....	75
CONCLUSIONES.....	82
LITERATURA CITADA	84
ANEXO 1.....	92
ANEXO 2.....	93

RESUMEN

Se estudió el efecto del estrés hídrico en plantas de *Echinocactus platyacanthus* de 8 años de edad de 3 poblaciones: Metztlán (Hidalgo), Tehuacán-Cuicatlán (Puebla-Oaxaca) y Vizarrón (Querétaro). Las semillas de plantas de las 3 poblaciones se germinaron en 2003, y las plántulas se mantuvieron en condiciones de invernadero hasta el presente estudio. De cada población se escogieron plantas de tamaño similar, a las cuales se les aplicó riego semanal de 20 mL cada semana durante un mes para estabilizarlas y se hicieron mediciones preliminares de crecimiento. En un primer experimento, se sometieron plantas a estrés hídrico durante 9 meses y otras con riego semanal. Al término de este tiempo se inició el segundo experimento, invirtiendo los tratamientos durante 6 meses. Se realizaron mediciones de crecimiento cada 15 días, y de variables fotosintéticas cada 30 días, de noviembre de 2010 a enero de 2012. En el primer experimento las respuestas al estrés hídrico y al control fueron similares, sin embargo, el crecimiento en diámetro y la biomasa disminuyeron en ambos tratamientos y fueron más susceptibles al estrés que el resto de las variables. El crecimiento de las plantas de Tehuacán-Cuicatlán y Metztlán fue más susceptible al estrés que las de la población Vizarrón. Las variables fotosintéticas también fueron similares en ambos tratamientos. La clorofila *b* fue la más susceptible al estrés hídrico. La concentración de ácido málico y la captura de carbono tuvieron una respuesta similar en ambos tratamientos. Las plantas de la población Tehuacán-Cuicatlán y Metztlán fueron las más afectadas por el estrés en las variables fotosintéticas. En el segundo experimento las respuestas de las plantas en el crecimiento también fueron similares, el diámetro, la superficie y el volumen del tallo fueron las variables más afectadas por el estrés ya que disminuyeron en ambos tratamientos. Las plantas de las poblaciones de Vizarrón y Metztlán fueron las más susceptibles al estrés. Las variables fotosintéticas se afectaron en menor medida que las de crecimiento por el estrés. La concentración de pigmentos fotosintéticos incrementó de forma significativa, y fue menor en las plantas control. La concentración de ácido málico y la captura de CO₂ registró un comportamiento similar, sin embargo, en ambos parámetros fue menor en las plantas con tratamiento de estrés de Tehuacán-Cuicatlán. Las plantas de Tehuacán-Cuicatlán fueron las más susceptibles al estrés en las variables fotosintéticas.

INTRODUCCIÓN

Sin importar el hábitat en el que se desarrollan las plantas, siempre están expuestas a estrés (Leclerc, 2003; Taiz y Zaiger, 2010). El estrés es cualquier factor externo que ejerce un efecto negativo sobre los procesos de productividad primaria – incorporación de CO₂ y minerales –, el crecimiento y la sobrevivencia de la planta. Debido a los cambios significativos en sus condiciones óptimas de vida, se generan respuestas y cambios a todos los niveles de la planta, que, en principio, son reversibles pero pueden convertirse a permanentes; además la exposición al estrés puede ser prolongada, frecuente o momentánea (Larcher, 2003; Leclerc, 2003; Taiz y Zaiger, 2010).

Los factores que causan el estrés pueden ser bióticos o abióticos (Larcher, 2003; Azcón y Talón, 2008; Taiz y Zeiger, 2010). Los factores bióticos incluyen la competencia con otras plantas por luz, nutrimentos y espacio; la infección por agentes patógenos, la herbivoría. Los factores abióticos son las condiciones ambientales como la luz, la temperatura, la precipitación, el tipo de suelo, entre otros, y se presentan principalmente en ambientes con condiciones extremas (Larcher, 2003; Leclerc, 2003; Taiz y Zaiger, 2010).

Uno de los factores que causan estrés abiótico es la baja disponibilidad de agua. Esta condición es común en las zonas áridas y semiáridas en donde la precipitación anual llega a ser menor a 400 mm (Toledo y Ordoñez, 1998), determinando la composición florística en donde se desarrollan matorrales xerófilos y las plantas que los habitan y que han desarrollado estrategias para desarrollarse y sobrevivir (Nobel, 1996).

En las zonas áridas y semiáridas, las cactáceas se han diversificado de forma significativa y son un componente importante, así como las agaváceas, o algunos géneros de euforbiáceas y bromeliáceas. Para vivir en estos ambientes han desarrollado adaptaciones morfofisiológicas y bioquímicas que les permiten tolerar largos períodos de sequía y, por tanto, una baja disponibilidad de nutrimentos, tales como: cutículas gruesas, espinas u hojas reducidas, tallos suculentos y fotosintéticos, raíces fibrosas superficiales, metabolismo tipo CAM (Crasulacean Acid Metabolism, por sus siglas en idioma inglés; Metabolismo Ácido de las Crasuláceas), baja tasa de transpiración y alta eficiencia en el uso del agua (Gibson y Nobel, 1986; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991a;

Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Lüttge, 2002; Hunt, 2003). Se denomina plantas CAM a las que poseen este tipo de metabolismo fotosintético.

En este trabajo se evaluó el efecto del estrés hídrico en el crecimiento y variables fotosintéticas de plantas de 8 años de edad de tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*, especie endémica de México y sujeta a protección especial en la NOM-ECOL-059-2010-SEMARNAT (SEMARNAT, 2010), para conocer las respuestas fisiológicas al estrés hídrico que presenta la especie y si hay diferencias entre poblaciones.

ANTECEDENTES

Estrés

Existen diferentes tipos de estrés a los que están expuestas las plantas, como el salino, el nutrimental, el térmico y el biótico, entre otros. Cada uno de ellos causan diferentes efectos en las plantas, sin embargo, debido a que los factores que causan el estrés no se presentan de manera aislada, esto puede provocar que las plantas sean más susceptibles a otro tipo de estrés (Madhava *et al.*, 2006). Las plantas son capaces de resistir estos efectos activando diferentes mecanismos que retarden o disminuyan su acción por medio de respuestas morfofisiológicas, celulares, bioquímicas y moleculares que operan en diferentes momentos dependiendo de la naturaleza del estrés (Buchanan *et al.*, 2000). Durante la exposición a éste, la planta modifica su estado normal como resultado del cambio en las condiciones que se presentan en el hábitat; puede sobrevivir si se adapta, si el daño es reversible o si el factor de estrés se detiene, o bien, puede ocurrir que la planta no sea capaz de resistir al factor de estrés, lo que trae consigo consecuencias fatales ya que le puede causar un daño crónico e irreversible, o la muerte (Larcher, 2003; Leclerc, 2003; Reigosa *et al.*, 2004). Debido a lo anterior, el estrés se considera como un factor limitante para la distribución de las especies vegetales (Gibson y Nobel, 1986; Taiz y Zeiger, 2010).

La duración, el número de exposiciones y la intensidad del estrés, las características morfológicas y genéticas de la planta, y su estado de desarrollo, son factores que influyen en el efecto del estrés en ellas, y se relacionan con el tipo de respuesta que desencadenan. Los efectos se pueden medir por medio de su productividad primaria (fotosíntesis), crecimiento y sobrevivencia (Buchanan *et al.*, 2000; Madhava *et al.*, 2006).

De acuerdo con Larcher (2003), durante el estrés las plantas presentan cuatro fases de respuesta que van desde la de alarma hasta la de regeneración, y dependiendo de la especie, pueden desarrollar una máxima resistencia o daño crónico (Fig. 1).

- Fase de alarma. Después de que se presenta el disturbio se desestabilizan algunas estructuras celulares (citoesqueleto, membranas y proteínas), así como algunas funciones que mantienen las actividades vitales, seguido por una reacción en la cual incrementa el número de procesos catabólicos como la respiración celular, la glucólisis, la transformación del ácido cítrico en el ciclo de Krebs. Si la intensidad del estímulo se mantiene, inicia un período de restitución para regresar al estado inicial de la planta a través de la síntesis de proteínas. Si el factor de estrés continúa, la planta acentúa los procesos de protección; si es muy intenso y muy rápido, hay un colapso celular.
- Fase de resistencia. Es la fase de mayor duración: el estrés continúa y la planta es capaz de desarrollarse de manera óptima ya que incrementa su resistencia a través de procesos de endurecimiento. La planta se estabiliza gracias a procesos de reparación, a pesar de que el estrés siga presente.
- Fase exhaustiva. Ocurre si la intensidad de estrés aumenta o permanece por mucho tiempo. La planta presenta daño crónico provocado por el mismo factor estresante o por el ataque de otros agentes como patógenos o parásitos ya que la planta es más susceptible y puede causar su muerte.
- Fase de regeneración. Los daños causados por el estrés son reparados, como síntesis *de novo* de proteínas, reparación de membranas y organelos (mitocondrias y cloroplastos) y la estabilización de procesos fisiológicos.

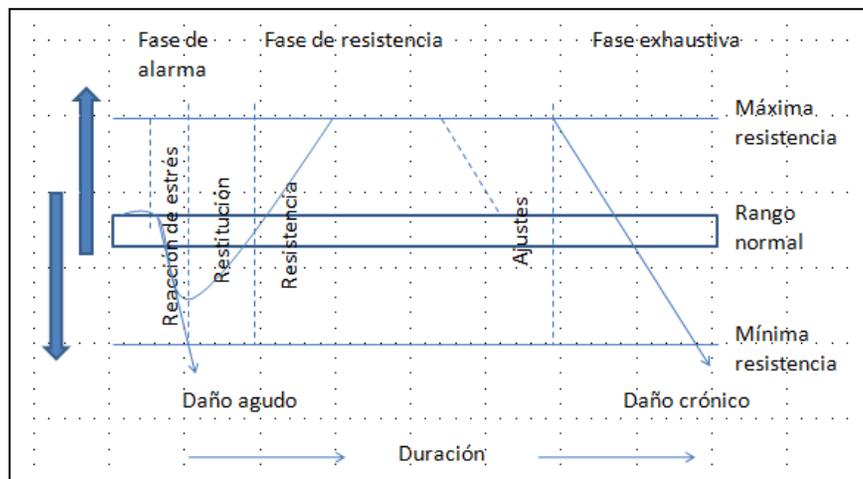


Figura 1. Fases de respuesta de las plantas ante el estrés, su duración e intensidad. (Tomado de Larcher, 2003).

Así, las plantas sobreviven si son capaces de evitar, resistir o tolerar el estrés (Buchanan *et al.*, 2000; Leclerc, 2003). La resistencia al estrés le proporciona a la planta la capacidad de enfrentar las condiciones desfavorables del hábitat a través de mecanismos que reducen los procesos fisiológicos en segundos o minutos (Lambers *et al.*, 1998; Taiz y Zeiger, 2010). La aclimatación se da a partir de la exposición al estrés prolongada y entonces se modifican o se activan gradualmente mecanismos fisiológicos, lo que aumenta la resistencia y la tolerancia de la planta (Lambers *et al.*, 1998; Buchanan *et al.*, 2000; Leclerc, 2003). La tolerancia en la planta ocurre gracias a cambios en la expresión de los genes que modifican el metabolismo y desencadenan un evento fisiológico (Buchanan *et al.*, 2000; Leclerc, 2003). El nivel de adaptación de la planta se determina genéticamente, es decir, que la adaptación se adquiere por un proceso de selección a través de las generaciones ya que es heredable y le confieren resistencia a la planta para que sea capaz de sobrevivir y establecerse en un ambiente con características particulares (Lambers *et al.*, 1998; Buchanan *et al.*, 2000; Leclerc, 2003; Taiz y Zeiger, 2010).

Estrés hídrico

El agua es uno de los principales factores que controla y determina la distribución, así como la productividad de las plantas, debido a que ésta participa en todos los procesos fisiológicos, de manera que al disminuir se afecta la actividad metabólica de las células y de la planta en general puesto que es uno de sus componentes principales, también es un solvente que ayuda a la movilidad de moléculas, es sustrato en procesos como la fotosíntesis y mantiene la turgencia de las células (Kramer y Boyer, 1995; Taiz y Zeiger, 2010).

Los bajos niveles de precipitación, la baja capacidad de los suelos para retener y almacenar agua, y/o cuando las tasas de transpiración de la planta son mayores a las de la absorción de agua, causa que en un tejido, o sus células, el contenido de agua disminuya, y se generan condiciones de estrés hídrico (Taiz y Zaiger, 2010). Este tipo de estrés se presenta en zonas áridas y semiáridas, y las plantas que viven en estos ambientes se llaman xerófitas (Madhava *et al.*, 2006).

Efectos del estrés hídrico

Cuando las plantas se encuentran bajo condiciones de estrés hídrico las células vegetales pierden agua y disminuye parcial o totalmente su turgencia, hay cierre de estomas (Kramer y Boyer, 1995), concentración de solutos, pérdida de la integridad de la membrana y la desnaturalización de proteínas (Bray, 1997). Si la pérdida del agua es total, entonces hay desecación o deshidratación, pero los efectos principalmente se ven reflejados en la reducción de la fotosíntesis y en el cese o reducción en el crecimiento (Bray, 2004).

Se ha propuesto que las raíces son el sensor primario del estrés hídrico ya que al deshidratarse hay un cambio bioquímico y, así también en el intercambio entre la raíz y el brote. Generalmente causa la inhibición del crecimiento radical, pero si es moderado puede inducirlo (Dubrovsky y Gómez, 2003). Esto a su vez afecta la toma de nutrientes minerales debido a que la concentración de los mismos cambia en el suelo y su traslocación tiende a disminuir como resultado de la reducción en la transpiración. Por esto el crecimiento se inhibe ya que no hay toma de nitrógeno ni síntesis de proteínas (Kramer y Boyer, 1995).

Un medio salino o el exceso de acumulación de sales también puede desencadenar condiciones de estrés hídrico, lo que disminuye la habilidad de una planta para tomar agua afectando al mismo tiempo los procesos fotosintéticos y su crecimiento (Munns, 2002).

La RuBisCO también disminuye su actividad durante el estrés hídrico, pero esto no influye en la inhibición de los procesos fotosintéticos, es resultado del cierre de los estomas pero los mecanismos dependen de los estímulos que inducen el cierre estomático y/o la velocidad a la que se cierran y difieren entre especies (Flexas *et al.*, 2006). La concentración de pigmentos fotosintéticos como las clorofilas *a* y *b* disminuye en plantas expuestas a estrés hídrico debido a que hay fotooxidación de las mismas. También hay pérdida de carotenoides, los cuales funcionan como pigmentos accesorios y para proteger las clorofilas de la fotooxidación. La pérdida de pigmentos en las plantas incrementa cuando también se exponen a una alta irradiación de luz (Behera *et al.*, 2002; Nelson y Cox, 2008).

Mecanismos de respuesta al estrés hídrico

Cuando las plantas están limitadas por una baja disponibilidad de agua tienen diferentes tipos de respuestas para poder desarrollar diversas estrategias o mecanismos para sobrevivir ante las condiciones de estrés hídrico (Taiz y Zeiger, 2010). Esta habilidad depende de sus mecanismos fisiológicos, bioquímicos y morfo-anatómicos, y de cómo puedan integrar las respuestas celulares, lo cual está íntimamente relacionado con la especie y su genotipo, y su estado de desarrollo (Bray, 1997), pero principalmente con el tiempo y la intensidad del déficit, así como con la cantidad de agua que ha perdido (Bray, 2004). Las respuestas al estrés hídrico pueden generarse en segundos y la mayoría corresponden a reacciones metabólicas, mientras que las respuestas que se dan en minutos u horas están asociadas a los cambios en la expresión genética (Bray, 1997). La expresión de los genes en respuesta al estrés se altera, por lo que tienen un perfil de transcripción diferente en dichas condiciones que cuando las plantas se encuentran bajo condiciones de mejor disponibilidad de agua, de manera que existen diferentes mecanismos que están respondiendo al estrés inducido por el déficit de agua (Iskandar *et al.*, 2011).

Entre los mecanismos de resistencia están la disminución del área foliar, la abscisión de las hojas, el cierre de los estomas en respuesta a la síntesis de ácido abscísico por la raíz, síntesis de compuestos osmóticos compatibles o estabilizadores de enzimas, expansión de la raíz y disminución de la tasa fotosintética (Parker, 1968; Yokota *et al.*, 2006) y un metabolismo fotosintético llamado CAM (Taiz y Zeiger, 2010). Sumado a lo anterior, las plantas CAM presentan un conjunto de características morfológicas que ayudan a minimizar la pérdida de agua: cutículas gruesas, baja relación superficie-volumen, grandes células y vacuolas que incrementan la capacidad de almacenamiento de agua, estomas pequeños con bajo número o densidad (Cushman, 2001; Herrera 2009).

También hay reducción en el crecimiento de las plantas inducida por el estrés hídrico generando cambios morfológicos como un incremento en la biomasa de la raíz y disminución en la de las hojas, así como la producción de hojas con menor área, de manera que se reduce la relación de área foliar y la tasa de crecimiento relativo (Fernández *et al.*, 2002).

Otra de las respuestas al estrés hídrico es el cierre de los estomas inducido por el incremento de Ca^{+2} como respuesta a cambios osmóticos en las células (Shinozaki y Yamaguchi, 2002), esto limita la toma de CO_2 , pero también se genera una reducción en la tasa fotosintética, provocando que los cloroplastos estén expuestos a una excesiva energía de excitación lo cual se puede contrarrestar por diferentes mecanismos como captar y disipar el calor por medio de los carotenoides, por medio del metabolismo CAM o de ciertas características morfológicas que disminuyan la absorción de luz (Dawson, 1993; Smirnov, 1993).

Como respuesta al estrés hídrico puede darse la acumulación de ciertos osmolitos, solutos osmóticamente activos como la prolina, o la entrada de potasio que incrementan la osmolaridad de las células, aumentando su potencial osmótico, lo cual beneficia el influjo de agua a las mismas, proporcionándoles la turgencia necesaria, el mantenimiento de la integridad de la membrana y la desnaturalización de las proteínas, es decir, que al haber un ajuste osmótico le confiere a las plantas cierta protección contra una sequía (Hare *et al.*, 1998).

Los patrones de expresión de los genes que se activan como respuesta a las condiciones de déficit de agua varía: pueden actuar muy rápido o después de la acumulación de alguna sustancia como ácido abscísico (ABA), cuya función es la de inducir el cierre de los estomas, así como proteger a las células y órganos a través de la producción de proteínas metabólicas y la regulación de las señales de transducción de otros genes (Bray, 2004). Los genes que se expresan durante condiciones de estrés hídrico, pero que no son dependientes de ABA, codifican proteínas necesarias para la transducción y regulación de la expresión genética (Bray, 1997; Yamaguchi y Shinozaki, 2005).

De acuerdo al nivel de resistencia al estrés hídrico que le confieren los diferentes mecanismos a las plantas, éstas se clasifican y caracterizan, de acuerdo a Kramer y Boyer (1995) y (Taiz y Zeiger (2010) en:

- Plantas que retrasan la desecación.
- Plantas con tolerancia a la desecación.
- Plantas que evaden la sequía.

Las plantas que retrasan la desecación mantienen sus tejidos hidratados ya que acumulan agua, o sus raíces crecen profundamente para absorberla y evitar la deshidratación. En esta categoría se pueden distinguir las plantas ahorradoras de agua, ya que acumulan parte de ella en sus tejidos para utilizarla más adelante durante su ciclo de vida, y las plantas gastadoras de agua que consumen grandes cantidades de ésta debido a que sus raíces son muy profundas. Las plantas con tolerancia a la desecación tienen la habilidad para continuar con sus actividades vitales y crecer a pesar de que sus tejidos estén deshidratados. Las plantas que evaden la sequía maduran rápidamente antes de que se presenten las condiciones de sequía, o se reproducen después o durante la temporada de lluvias de manera que completan su ciclo de vida en pocas semanas.

Metabolismo CAM

El metabolismo ácido crasuláceo es el mecanismo principal por el cual el CO_2 es fijado fotosintéticamente por algunas especies de plantas superiores que están expuestas a estrés hídrico (Cushman y Bonhert, 1999). Se presenta en aproximadamente 16,000 especies de 328 géneros distintos, pertenecientes a 33 familias, lo que representa el 7% de las plantas vasculares (Herrera, 2009).

En consecuencia, el metabolismo CAM generalmente está asociado a las plantas que viven en zonas donde la disponibilidad del agua es temporal (áridas y semiáridas), o en hábitats donde el agua se distribuye de forma intermitente; pero también lo presentan algunas plantas acuáticas en cuyo medio el CO_2 se encuentra poco disponible (Cushman y Bonhert, 1997; Lawler, 2001; Andrade *et al.*, 2007). Sin embargo, la ventaja selectiva del uso eficiente del agua de este tipo de metabolismo es probablemente lo que ha permitido la gran diversificación y especiación de las plantas CAM, principalmente en ambientes en donde la disponibilidad del agua es limitada (Cushman, 2001; Herrera, 2009).

Las reacciones bioquímicas y los procesos básicos que se llevan a cabo en el ciclo del metabolismo CAM inician con la fijación nocturna del CO_2 atmosférico por el fosfoenolpiruvato (PEP) por medio de la fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPC), para formar oxalacetato. El oxalacetato es reducido para formar ácidos orgánicos de 4C, principalmente málico, éste es almacenado en la vacuola a donde es transportado pasivamente. En el día, el málico sale de la vacuola al citoplasma donde se descarboxila,

se recupera el aceptor y el CO₂ es fijado por la Ribulosa 1-5 bifosfato carboxilasa-oxigenasa (RuBisCO) en el cloroplasto en el ciclo de Calvin-Benson donde ocurre la síntesis de carbohidratos (Foya, 1987; Cushman y Bonhert, 1997; 1999; Lawler, 2001; Nelson y Cox, 2008; Herrera, 2009; Taiz y Zeiger, 2010).

La fijación de CO₂ atmosférico en las plantas CAM ocurre normalmente durante la noche cuando los estomas están abiertos ya que la temperatura disminuye y aumenta la humedad relativa, lo que permite que la pérdida de agua por evapotranspiración sea mínima y que el flujo del CO₂ se lleve a cabo sin mucha resistencia, y durante el día los estomas se cierran total o parcialmente ya que se libera CO₂ que se concentra alrededor de la RuBisCO, suprimiendo o disminuyendo considerablemente, su actividad oxigenasa, lo que minimiza la fotorrespiración (Cushman y Bonhert, 1999; Lüttge, 2004).

En las plantas CAM hay fluctuaciones diurnas en los niveles de acidez (debido a los cambios en los niveles de ácidos orgánicos), la concentración de carbohidratos fluctúa de manera opuesta al malato en el ciclo metabólico, tienen la capacidad de recapturar la mayor parte del CO₂ proveniente de la fotorrespiración para usarlo como sustrato de la PEPC (Cushman y Bonhert, 1997; 1999; Lambers *et al.*, 1998; Lüttge, 2004; Herrera, 2009).

El metabolismo CAM, además de ser una estrategia que permite la concentración del CO₂, confiere a las plantas un uso eficiente del agua, que es mayor que en plantas C₄ y C₃ (Foya, 1987; Blasius *et al.*, 1996; Cushman y Bonhert, 1997; 1999; Lawler, 2001; Lüttge, 2004).

Fases del metabolismo CAM

Los procesos del metabolismo CAM se llevan en distintos tiempos dentro de las células del parénquima clorofílico (Lawler, 2001). Los patrones de la toma del CO₂, la formación de los ácidos de 4C y la síntesis de carbohidratos se dividen en cuatro fases (Lambers *et al.*, 1998; Cushman y Bonhert, 1999) (Fig. 2).

- Fase I. Durante la noche, la PEPC cataliza la asimilación del CO₂ atmosférico y respiratorio en oxalacetato (OAA) al carboxilar el PEP derivado de la glucólisis. El OAA es reducido a malato por la NADP malato deshidrogenasa – que se encuentra en el citosol o en la mitocondria – y aumentan sus niveles, ya que es almacenado en la vacuola. Al

mismo tiempo, hay una disminución en los niveles de carbohidratos, la fijación del CO₂ disminuye hacia el final de esta fase y los altos niveles de malato inhiben a la PEPC.

- Fase II. Al amanecer, el malato es liberado de la vacuola por difusión pasiva y es descarboxilado por la malato deshidrogenasa. Se da una fijación del CO₂ en moléculas de 3C y 4C, súbita y momentánea, debido a que PEPC y RuBisCO están activas. Los estomas se cierran gradualmente, de manera pasiva por la pérdida de agua, y la fijación del CO₂ se detiene.
- Fase III. Durante la mayor parte del día, cuando los estomas están cerrados, el malato es descarboxilado por la malato deshidrogenasa y se libera CO₂. Este CO₂ es fijado por la RuBisCO y por el ciclo de reducción del carbono. El piruvato y el PEP son sustratos para formar el almidón vía gluconeogénesis.
- Fase IV. Durante la noche, y debido a que los niveles de malato han disminuido eventualmente, el CO₂ intracelular disponible es muy bajo. Esto tiene como resultado la apertura de los estomas para asimilar el CO₂ de la atmósfera. La RuBisCO funciona como la carboxilasa primaria, antes de que la PEPC se active.

Se conoce que el flujo nocturno del carbono en las plantas CAM tiene un ritmo circadiano endógeno que funciona libremente, es decir, que las oscilaciones en el flujo del CO₂ persisten bajo condiciones ambientales constantes en oscuridad continua y con CO₂ libre en el aire, así como en condiciones normales de luz y viento atmosférico, que permiten que se lleve a cabo la fotosíntesis (Blasius *et al.*, 1997; Lüttge, 2000).

Dependiendo de las condiciones del ambiente y el desarrollo de las plantas, se han utilizado parámetros como la asimilación neta nocturna del CO₂, las fluctuaciones en la acumulación de los ácidos orgánicos, la capacidad de conducción de los estomas y los niveles de enzimas carboxilantes/d Descarboxilantes para definir las variaciones del metabolismo CAM que se presentan en las plantas, debido a que cada uno de ellos puede mostrar alta plasticidad. Se han definido tres tipos (Lambers *et al.*, 1998):

- CAM obligado. La toma de CO₂ se lleva a cabo exclusivamente en la noche, aún si las condiciones de baja disponibilidad de agua no son tan extremas, y con fluctuaciones muy evidentes en los niveles de malato.

- CAM facultativo. Las plantas llevan a cabo fotosíntesis C3 cuando hay disponibilidad de agua y hay fluctuaciones diurnas en los niveles de malato mientras que la asimilación nocturna del carbono es mínima o nula. La tasa de asimilación del CO₂ durante el día se lleva a cabo normalmente, mientras que bajo condiciones de estrés hídrico llevan a cabo metabolismo fotosintético CAM.
- CAM inútil (idling). Los estomas permanecen cerrados durante el día y la noche cuando las condiciones de estrés hídrico son muy severas. La fluctuación diurna en los niveles de los ácidos orgánicos se lleva a cabo gracias al CO₂ que es liberado por la respiración durante día, lo que permite que la RuBisCO esté activa.

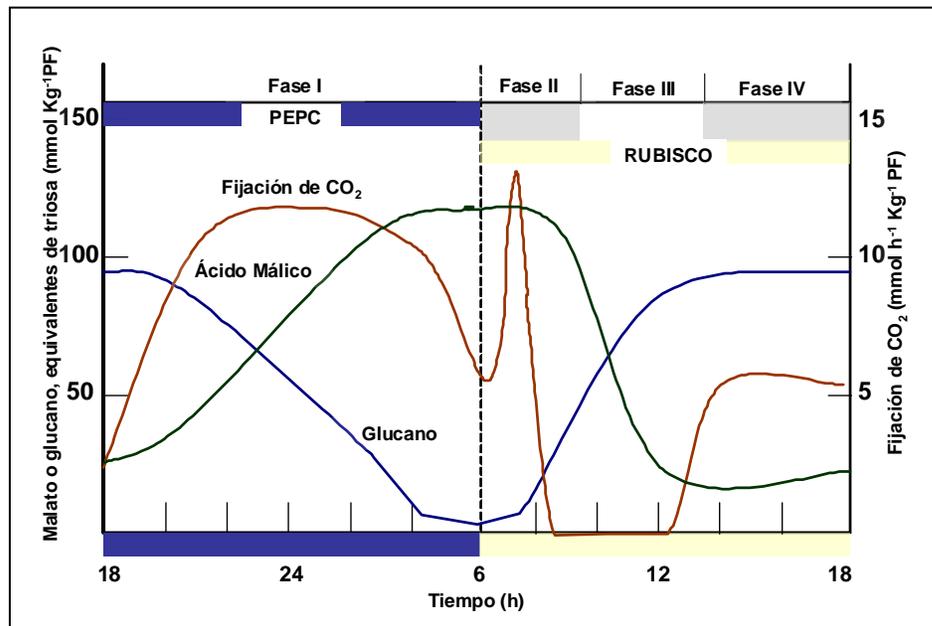


Figura 2. Fluctuación en las concentraciones de ácido málico, CO₂ y azúcares (glucano) durante el día y la noche en el metabolismo CAM. (Tomado de Cushman y Bonhert, 1999).

Familia Cactaceae

De acuerdo a Bravo-Hollis (1978), la familia Cactaceae se divide en 3 subfamilias Pereskioideae, Cactoideae y Opuntioideae, y, en 2001, Anderson incluyó a la subfamilia Maihuenioideae. Se distribuyen desde el Norte de América en Canadá, hasta el sur del continente, en Argentina (Anderson, 2001; Hunt, 2003). Gracias a la amplia distribución que poseen, han alcanzado una gran diversidad de formas de crecimiento y tamaños (Anderson, 2001).

Con excepción de la vegetación acuática, las cactáceas se distribuyen en todos los tipos de vegetación, sin embargo, se les encuentran principalmente en el matorral xerófilo (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995), hábitat terrestre que se encuentra distribuido dentro de las zonas áridas y semiáridas, en donde la precipitación anual llega a ser menor a 400 mm (Toledo y Ordoñez, 1998). Sus características anatómicas y fisiológicas les permiten sobrevivir en zonas donde la disponibilidad de agua y de nutrimentos es baja.

La familia presenta cerca de 200 géneros y más de 1500 especies en el mundo (Barthlott y Hunt, 1993; Hunt, 2003). Uno de los principales centros de diversidad de la familia Cactaceae está en las regiones áridas y semiáridas de México. Guzmán *et al.* (2003) mencionan que existen 913 taxones que se encuentran entre 669 especies y 244 subespecies repartidas en 63 géneros, de los cuales en nuestro país 25 géneros, 518 especies y 206 subespecies son endémicas.

Son plantas perennes de hábitos arborescente o arbustivo. Las formas de crecimiento son muy diversas ya que pueden ser geófitas, trepadoras o epífitas. El tallo es suculento y fotosintético, y su forma puede ser globosa, columnar, filocladodia, entre otras y el arreglo es simple, con costillas o con tubérculos; las raíces son fibrosas o tuberosas. Cuando se presentan hojas, éstas están reducidas, pero generalmente están ausentes. Las yemas son axilares, están modificadas y forman aréolas, las cuales a su vez, producen flores, espinas, ramas, pelos, glándulas y tricomas. Las espinas presentan gran diversidad de formas y tamaños, su arreglo puede ser en espiral. Las flores son generalmente sésiles, solitarias o algunas veces en inflorescencia, hermafroditas o unisexuales por la atrofia de algunos de los órganos sexuales, diurnas o nocturnas, miden de 0.5 a 40 cm. El ovario es ínfero y está formado por la fusión de varios carpelos en una cavidad. Son polinizadas por el viento o por animales como los murciélagos, colibríes y

abejas. Los frutos son dehiscentes o indehiscentes, pueden estar cubiertos o no por aréolas y espinas. (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991a; Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Hunt, 2003).

Las cactáceas son extraordinarias almacenadoras de agua, por lo que los tejidos de almacenamiento están generalmente muy desarrollados, lo que les permite conservar agua y nutrimentos en tallos y raíces para sobrevivir largos periodos de sequía. Además tienen un mayor eficiente uso del agua en comparación con las plantas C4 y C3 (Vázquez-Yanes, 1997).

***Echinocactus platyacanthus* Link y Otto.**

El género *Echinocactus* está representado por seis especies que se encuentran distribuidas desde el sur de los Estados Unidos de América, en los estados de Nevada, Utah, Nuevo México y Texas, hasta México, donde abarca los estados de Puebla, Hidalgo, Nuevo León, Querétaro, Guanajuato, San Luis Potosí, Zacatecas; Tamaulipas, Coahuila, Chihuahua) (Fig. 3) (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991b).

Echinocactus platyacanthus Link y Otto (Fig. 4), es una especie que pertenece a la subfamilia Cactoideae. El tallo es globoso o toneliforme mide de 0.5 a 3 m de altura y puede alcanzar hasta 2.5 m de diámetro. La epidermis es de color verde glauco. El ápice está hundido en forma circular o elíptica, con abundantes tricomas amarillentos. Tiene costillas gruesas y duras cuyo número aumenta con los años, desde 5 a 8 en fase juvenil hasta 60 durante la fase adulta. Las aréolas son circulares a elípticas, grandes; en los individuos jóvenes están distantes entre sí de 1 a 3 cm, mientras que en los adultos se unen por medio de un surco. Posee espinas largas y gruesas, más o menos aplanadas y estriadas transversalmente que varían de acuerdo a la edad, son amarillas con tintes rojizos y pasan a ser castañas o negruzcas con la edad. Espinas radiales de 8 a 16 mm de longitud, el número por aréola varía en función de la edad de los individuos, las plantas jóvenes presentan de 3 a 4, o de 8 a 10. Los organismos adultos pierden espinas y con los años llegan a desaparecer. Las espinas centrales están en forma de cruz y son más largas, de 1 a 3, y a veces presenta 4, miden 3 cm de longitud. Flores numerosas que emergen de la masa de tricomas amarillos del ápice, miden de 5 a 7 cm de diámetro, diurnas, de color amarillo intenso. Fruto seco oblongo, portan escamas escariosas con

pelo y tricomas axiales que cubren la pared del fruto. Semillas de color negro de alrededor de 2.5 cm de longitud (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991a, Scheinvar, 2004). *E. platyacanthus* es conocido como “biznaga dulce”, “biznaga gigante” o “biznaga tonel grande” (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991b, Scheinvar, 2004). Se distribuye en los estados de Coahuila, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Tamaulipas, Zacatecas, Hidalgo, Querétaro, Guanajuato, San Luis Potosí, Chihuahua y Sonora (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991b; Guzmán *et al.*, 2003) (Fig. 4). Florece entre junio y septiembre, debido a que el fruto permanece atrapado por un tiempo en la lana del ápice, se encuentran frutos durante casi todo el año y en particular en los meses de junio-julio y de noviembre a abril (Rojas-Aréchiga, 1995; Arias *et al.*, 1997).

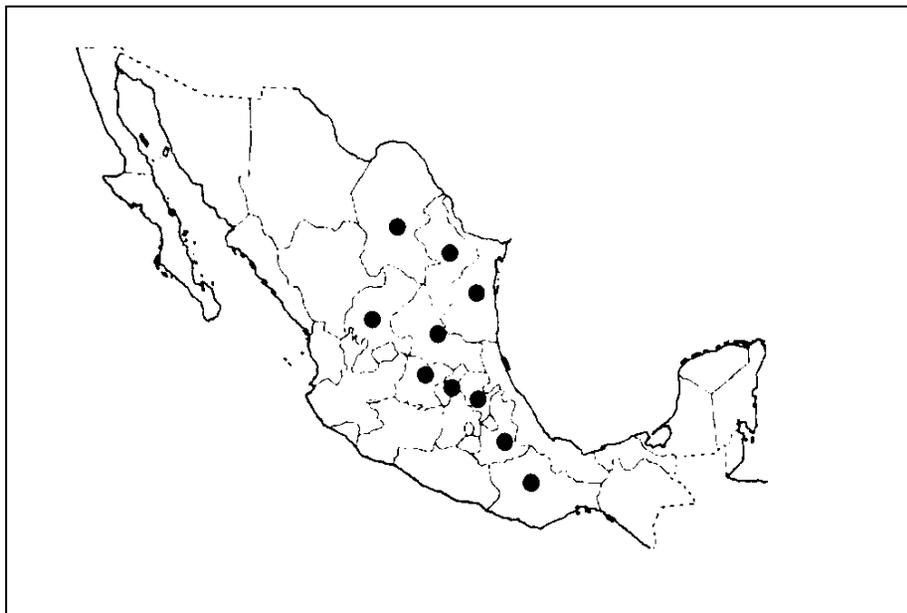


Figura 3. Distribución en la República Mexicana de *Echinocactus platyacanthus*. (Tomado de Guzmán *et al.*, 2003).



Figura 4. A la izquierda, plantas de *Echinocactus platyacanthus* en el matorral xerófilo de la Reserva de la Biosfera “Barranca de Metztitlán”, Hidalgo. A la derecha, acercamiento del ápice de una planta mostrando flores y frutos.

Efectos del estrés hídrico en las cactáceas

Se ha observado que las cactáceas sometidas a estrés hídrico presentan diferentes adaptaciones para poder sobrevivir a las condiciones de sequía. En las cactáceas globosas incrementa el volumen para aumentar la capacidad de almacenamiento de agua, lo que está asociado a una disminución en su superficie (Porembski *et al.*, 1991).

Las características observadas por Mauseth (1993) en los troncos leñosos de algunas especies de cactáceas indican que la existencia de vasos conductores muy estrechos permiten la conducción del agua cuando están expuestas a estrés hídrico, además, que la ausencia de fibras permite a la planta no perder energía para la construcción de nuevas raíces cuando son innecesarias, pero éstas se forman inmediatamente (raíces de lluvia) después de una temporada de lluvia, se expanden rápidamente y permiten absorber agua.

Plantas de *Hylocereus undatus* sometidas a tratamientos de estrés mostraron que, durante los primeros días del tratamiento, el intercambio de CO₂ incrementó durante el día en las plantas que fueron regadas, mientras que en las plantas sin riego disminuyó. Después de un mes de estrés se observó que el intercambio de CO₂ incrementó durante la noche y la mañana en las plantas con riego; en las plantas sin riego fue casi nula

durante la noche y se registró una tendencia al metabolismo CAM idling con un pico en la absorción de CO₂ al final de la noche (Ortiz *et al.*, 1999).

Mauseth (2000) observó que *Stenocactus* sp, *Echinocactus grusonii* y *Astrophytum asterias* presentaban costillas con una baja relación superficie/volumen (S/V), lo cual les genera ventajas en los ambientes xerofíticos. Sin embargo, el aumento en la S/V de las costillas puede presentarse como una ventaja cuando los períodos de baja disponibilidad de agua son de corta duración.

Nobel y De la Barrera (2000), observaron que en seis especies de platiopuntias, *Nopalea cochenillifera*, *Opuntia ficus-indica*, *O. megacantha*, *O. robusta*, *O. streptacantha* y *O. unulata*, los cladodios de aquellas plantas en los que los frutos no estaban totalmente desarrollados tuvieron mayores tasas de transpiración durante la noche. En los frutos la transpiración fue mayor en el día, y la asimilación de CO₂ se dio en mayores tasas durante la noche, siendo el valor máximo de 6.3 mmol m⁻² - s⁻¹ en *O. robusta*.

Plantas de *O. ficus-indica* y de *Stenocereus queretaroensis* en condiciones de cultivo en Techaluta, Jalisco, mostraron variaciones en la toma de de CO₂ atmosférico dependiendo de la estación del año, los valores más bajos se registraron durante el verano; en el otoño y en el invierno se registraron los valores más altos debido a que las plantas tuvieran largos períodos de asimilación de CO₂ durante el día gracias a la baja nubosidad y la asimilación de CO₂ nocturno debido a que la temperatura del aire durante el día y la noche fueron moderadas; en la primavera la sequía se agravó y las plantas presentaron valores negativos en la absorción de CO₂ (Pimienta *et al.*, 2000). Los citados autores realizaron estudios sobre el comportamiento de *Opuntia robusta* en condiciones de estrés hídrico en el Rayo, Desierto Chihuahuense. Observaron que las respuestas más importantes de la planta fueron la apertura de los estomas y el aumento de la toma de CO₂ durante la noche. También disminuyó la formación de nuevos cladodios y de nuevas raíces, así como las asociaciones con micorrizas arbusculares. Las modificaciones estructurales y fisiológicas del metabolismo CAM se mantuvieron en la planta. Cuando plántulas de *O. streptacantha* fueron sometidas a un tratamiento de estrés hídrico (González *et al.*, 2005) hubo mayor acumulación de biomasa, eficiencia en el uso del agua y supervivencia cuando se mezcló el suelo con hongos micorrizógenos arbusculares, sin embargo, cuando las condiciones de humedad fueron adecuadas, la

biomasa aérea y radical de las plántulas, así como la tasa relativa de crecimiento fueron mayores.

Las relaciones entre los parámetros de agua y el crecimiento de tallos de *Hylocereus undatus* fueron estudiadas por Nerd y Neumann (2004). Encontraron que el potencial hídrico en el suelo disminuyó de manera significativa cuando las plantas fueron sometidas a estrés por sequía, sin embargo, el crecimiento de nuevos tallos a partir de los tallos maduros disminuyó de forma evidente hasta después de tres semanas de sequía. Gracias a que el floema suministró las reservas de agua de los tallos maduros hubo desarrollo de nuevos tallos para mantener el crecimiento bajo condiciones de sequía.

Ayala *et al.* (2005) evaluaron el metabolismo fotosintético y las características morfo-anatómicas de plántulas de *Stenocereus beneckeii* bajo condiciones limitadas de agua. Encontraron que entre los 6 y 7 meses de edad las concentraciones de ácidos orgánicos fluctuaron de manera irregular, mientras que a los 9 meses de edad las plántulas incrementaron la tasa fotosintética durante la noche. Las plántulas que se obtuvieron de semillas pequeñas no sobrevivieron después de tres meses de sequía. Se observó que como respuestas anatómicas a la deficiencia de agua, las plántulas acumularon grandes cantidades de cristales de oxalato de calcio y gránulos de almidón. No se observó que la expresión del metabolismo CAM se acelerara cuando hubo deficiencia de agua en el suelo.

En estudios realizados por Pimienta *et al.* (2005 a y b), para evaluar los efectos en el intercambio gaseoso de cladodios maduros de *Opuntia ficus-indica* expuestos a diferentes contenidos de agua en el suelo con presencia de cladodios jóvenes, éstos afectaron de manera significativa la fijación diaria del carbono, así como la recaptura de agua sobre todo durante la sequía en los cladodios maduros ya que ambos parámetros se redujeron conforme el número de los cladodios jóvenes incrementó. En los cladodios maduros la asimilación del CO₂ se afectó más durante la fase IV del metabolismo CAM durante la sequía. El aumento de la precipitación generó que disminuyeran los efectos causados por los cladodios jóvenes en la cantidad de CO₂ absorbido por los cladodios maduros.

En el análisis de la ecofisiología de plántulas de *Stenocereus stellatus*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Escontria chiotilla*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *Pachycereus weberi* y *Ferocactus recurvus*, Hernández (2007b) encontró que utilizan el metabolismo

CAM desde el inicio de su desarrollo después de germinar, sin embargo, la actividad fotosintética disminuyó durante la época de sequía, ya que ésta se vio afectada por la variación estacional de las lluvias, la temperatura, así como por la cantidad de fotones recibidos.

En otras especies con metabolismo CAM como *Agave salmiana*, Ruiz *et al.* (2007) evaluaron los efectos del riego y su efecto en el crecimiento, el contenido de clorofilas *a* y *b*, y la fotosíntesis en plántulas de 6 meses de edad. Cuando el riego fue intensificado se afectó de manera negativa el crecimiento, la biomasa de la raíz y del vástago, así como el número de hojas. Después de 60 y 90 días, estos parámetros incrementaron de manera significativa. Durante los primeros 30 días sin riego incrementaron la biomasa de la raíz y el vástago, y la longitud de las hojas, pero durante los siguientes 90 días el crecimiento disminuyó y después se detuvo. Se observó estabilidad en el contenido de clorofila por lo que el déficit de agua no generó daños o modificó la maquinaria fotosintética; el contenido de clorofila *a* fue mayor que el de clorofila *b*. Las plántulas mostraron metabolismo CAM bajo condiciones de riego y sin riego, pero la tasa de incorporación de CO₂ se redujo cuando fueron sometidas a estrés hídrico. Las plántulas toleraron la sequía discontinua por más de 100 días, y la sequía de los primeros 30 días estimuló su crecimiento respecto a las mantenidas con riego.

Efectos del estrés hídrico en *Echinocactus platyacanthus*

Rosas (2002) realizó un estudio en plántulas de *Echinocactus platyacanthus* sometidas a estrés hídrico, observó una disminución en el crecimiento mientras que la relación S/V aumentó; tampoco mostraron un comportamiento fotosintético C₃ o CAM definido hasta los 100 días de edad, ya que alternaban entre ambos. Las tasas de intercambio de CO₂ entre las plántulas de ambas especies no se modificaron de manera significativa por el estrés hídrico.

Ramírez (2008) reportó que en poblaciones de plantas de *E. platyacanthus* sometidas a estrés hídrico, el crecimiento y la relación S/V disminuyeron en poblaciones de Tehuacán (Pue.), Metztitlán (Hgo.) y Vizarrón (Qro.) conforme pasó el tiempo del tratamiento, siendo las dos primeras poblaciones las más susceptibles al estrés hídrico. Sin embargo no se afectaron parámetros fisiológicos debido a que la concentración de

ácido málico y la concentración de pigmentos fotosintéticos fueron muy parecidas a las concentraciones observadas en el tratamiento control. Debido a que los parámetros de crecimiento fueron más afectados que las variables fotosintéticas, esto permitió a las plántulas sobrevivir a los efectos del estrés.

JUSTIFICACIÓN

Echinocactus platyacanthus es una especie sujeta a protección especial en la NOM-059-ECOL-2010 ya que están sometidas a diferentes amenazas como el saqueo, la destrucción de su hábitat y el cambio en el uso de suelo por el cultivo o la urbanización. Por ello es necesario conocer como parte de la biología de esta especie las respuestas morfológicas y fisiológicas de diferentes poblaciones a las condiciones de estrés hídrico que caracterizan el ambiente donde habitan de manera que se aportaría más información para sus planes de manejo y protección.

OBJETIVOS

Objetivo general

- Conocer los efectos del estrés hídrico en el crecimiento y procesos asociados a la fotosíntesis de plantas de 8 años de *Echinocactus platyacanthus*.

Objetivo particular

- Comparar y evaluar en condiciones de riego semanal y de estrés hídrico el crecimiento y variables fotosintéticas de *E. platyacanthus* de 3 poblaciones diferentes: Tehuacán-Cuicatlán (Puebla-Oaxaca), Metztitlán (Hidalgo) y Vizarrón (Querétaro).

HIPÓTESIS

H₀: No habrá diferencias entre las tres poblaciones ni entre edades, en crecimiento y variables fotosintéticas debido al estrés hídrico.

H_a: Al menos una de las poblaciones, y en alguna edad, presentarán cambios en el crecimiento y/o variables fotosintéticas en respuesta al estrés hídrico.

ORIGEN, GERMINACIÓN Y MANTENIMIENTO DE LAS PLÁNTULAS Y PLANTAS JUVENILES

Las semillas de *Echinocactus platyacanthus* se obtuvieron de colectas realizadas por Alejandra Hernández Aguilar (2001), Ulises Rosas López (2001) y Ana Laura López Escamilla (2002) en las siguientes localidades (Fig. 5):

- a) Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán (Puebla y Oaxaca).
- b) Vizarrón (Querétaro).
- c) Reserva de la Biosfera “Barranca de Metztitlán” (Hidalgo).

Las características de cada región se presentan en el anexo 1.

La germinación de las semillas de estas poblaciones se llevó a cabo en condiciones controladas, en julio de 2003 por Hernández (2007a).

Las plántulas que se obtuvieron se trasplantaron a charolas de plástico con sustrato tierra-tepojal (2:1) y se mantuvieron con riego a capacidad de campo en el invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM, hasta noviembre del 2004, cuando alcanzaron la edad de 1.5 años.

Se realizó un estudio con dichas plántulas, enfocado a evaluar el efecto del déficit hídrico durante el período de diciembre del 2004 a mayo del 2005 (Ramírez, 2008). Se realizaron dos tratamientos: control (riego semanal) y estrés (sin riego durante 181 días).

El mantenimiento posterior de las plantas consistió en colocarlas en charolas de plástico con sustrato tierra-tepojal (2:1), con riego cada 21 días y se mantuvieron en el invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM. El presente estudio se realizó cuando las plantas tenían 7 años de edad, la cual se calculó a partir del estudio de germinación realizado en 2003 por Hernández (2007a).

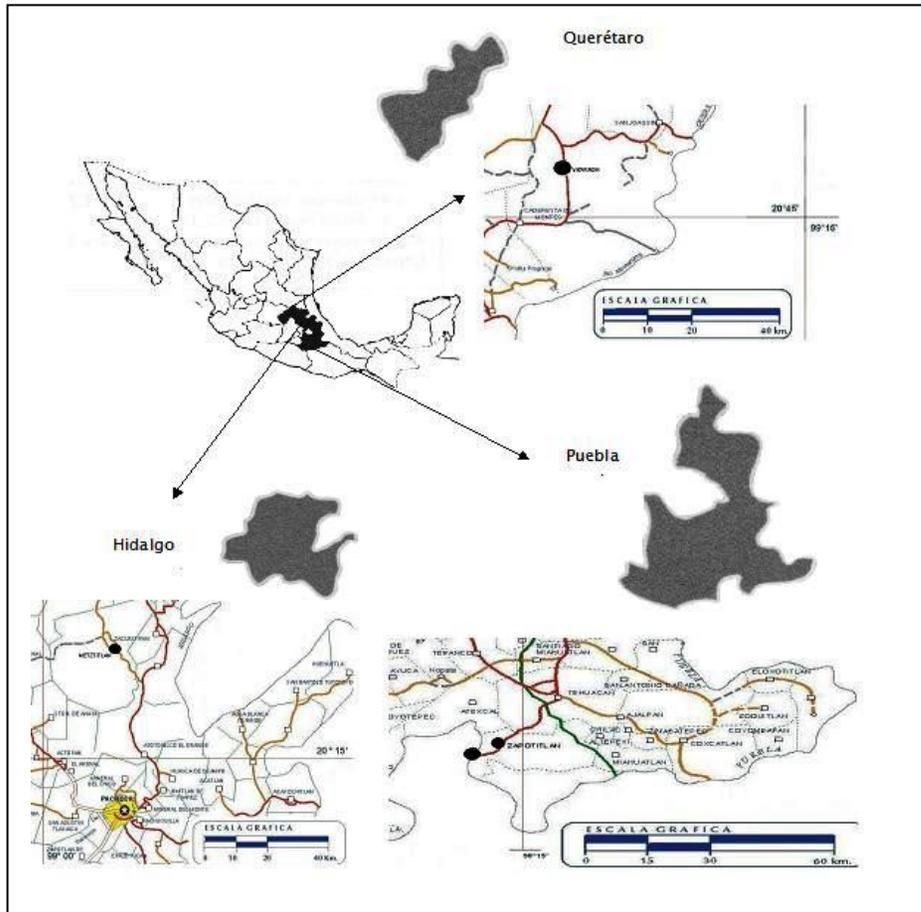


Figura 5. Ubicación geográfica de las localidades de origen de las semillas de donde se obtuvieron las plantas para el presente estudio.

METODOLOGÍA

Los individuos de cada población que sobrevivieron de los estudios anteriores se trasplantaron a charolas de plástico nuevas con sustrato tierra-tepojal (2:1): 323 de la población de Tehuacán-Cuicatlán, 97 de la población Vizarrón y 305 de la población de Metztlán. Para su estabilización y aclimatación se les aplicó riego semanal durante un mes en el invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM a partir del 24 de mayo de 2010.

Experimento 1

Se seleccionaron 150 plantas de las poblaciones de Tehuacán-Cuicatlán y Metztlán, así como 76 de la población del Vizarrón para medir el diámetro y la altura inicial de cada planta. Con estos valores iniciales de crecimiento se seleccionaron, a su vez, las plantas que tuviesen un tamaño homogéneo para iniciar el presente estudio. De esta forma para cada población quedaron: 75 plantas para mantenerlas con riego semanal (**control**), y 75 se mantuvieron sin riego (**estrés**), de las poblaciones Tehuacán-Cuicatlán y Metztlán. De la población del Vizarrón se seleccionaron 38 plantas como **control** y 38 sin riego (**estrés**) (Tabla 1). En las tres poblaciones se mantuvo este tratamiento durante 7 meses (noviembre del 2010 a julio del 2011).

Experimento 2

Con el objetivo de analizar si ocurría una respuesta al cambio de condición de control o estrés, en el mes de agosto de 2011, cuando las plantas tuvieron 8 años y 2 meses de edad, se invirtieron los tratamientos, y se mantuvo así hasta enero del 2012; en la población de Vizarrón no se realizó debido a que ya no había suficientes plantas.

Tabla 1. Número de plantas trasplantadas y seleccionadas de cada población para llevar a cabo la evaluación de los parámetros de la tasa de crecimiento y variables fotosintéticas. Control (con regadío semanal). Estrés (sin riego).

		Población 1 Tehuacán- Cuicatlán		Población 2 Vizarrón		Población 3 Metztlán	
Trasplante							
Charolas de plástico sustrato tierra-tepojal (2:1)		323 plantas		97 plantas		305 plantas	
Selección							
Tamaño homogéneo		150 plantas		76 plantas		150 plantas	
Tratamientos							
1.	nov 2010 – jul 2011	Control	Estrés	Control	Estrés	Control	Estrés
	número de plantas	75	75	38	38	75	75
2.	ago 2011 – ene 2012	Estrés	Control	Estrés	Control	Estrés	Control
	número de plantas	39	39	0	0	39	39
Mediciones:		Crecimiento: cada mes en 10 plantas elegidas al azar y marcadas para su seguimiento. Variables fotosintéticas y biomasa: en 3 plantas elegidas al azar en cada evaluación.					

Parámetros evaluados

Crecimiento. A las plantas que se estabilizaron se tomaron las medidas iniciales de altura y diámetro. Una vez seleccionadas las plantas para los experimentos se marcaron al azar 10 plantas de cada población-tratamiento y cada 15 días se realizaron las siguientes mediciones:

- a) **Longitud de la planta:** se midió desde la base al ápice del tallo con una regla (cm).
- b) **Diámetro del tallo:** en la parte media del mismo con un vernier digital (mm).
- c) **Dimensiones de la planta:** se calculó considerando que la planta tiene una forma cilíndrica (Mauseth, 2000). Por lo tanto, la determinación de la relación entre el perímetro y el área de una sección transversal de la planta es igual a la relación superficie/volumen (Fig. 6).

Con los datos obtenidos se calculó la superficie y el volumen de las plantas por población-tratamiento con las siguientes fórmulas:

$$\text{Superficie } S = 2 \pi r L$$

Donde: S = superficie

2 = constante

$$\pi = 3.1416$$

r = radio

$$\text{Volumen: } V = \pi r^2 L$$

Donde V = Volumen

$$\pi = 3.1416$$

r = radio

L = longitud

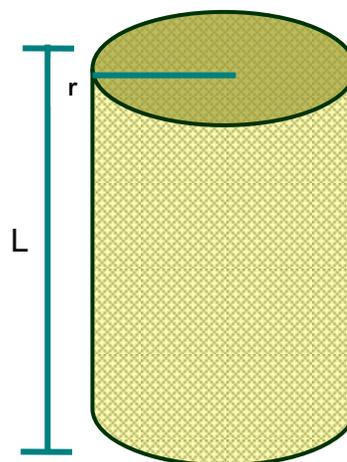


Figura 6. Parámetros para el cálculo del volumen y la superficie

La relación S/V de las plantas se calculó empleando la siguiente fórmula:

$S/V = 2 \pi r L / \pi r^2 L$, que al despejar queda:

$$S/V = 2/r$$

d) Biomasa: Se eligieron 3 plantas al azar de cada tratamiento-población cada mes durante febrero, marzo y abril en el experimento 1; cuando los tratamientos se invirtieron se realizó una medición en el mes de noviembre para el experimento 2. La medición se calculó considerando el peso seco de la raíz, el tallo y las espinas, por separado, de cada planta de cada población de los diferentes tratamientos, se colocaron en la estufa a 60° C hasta que se deshidrataron y alcanzaron un peso estable.

e) Suculencia del tallo: En las mismas plantas y tiempos señalados para biomasa se calculó a través de la diferencia entre el peso fresco y el seco.

f) Contenido de agua en la raíz. En las mismas plantas y tiempos señalados para biomasa se calculó la diferencia entre el peso fresco y el seco.

Variables fotosintéticas. Se eligieron 3 plantas al azar de cada tratamiento-población cada mes durante febrero, marzo y abril en el experimento 1; cuando los tratamientos se invirtieron se realizó una medición en el mes de noviembre para el experimento 2. Se realizaron las siguientes mediciones:

a) Concentración de pigmentos fotosintéticos: clorofilas *a*, *b*, *a+b* y carotenoides de acuerdo a la metodología descrita en Rodés y Collazo (2006). Se pesó 1 g de tejido fotosintético y se cortó en pequeños pedazos, después se trituró en un mortero agregando 0.5 g de arena reactivo purificada (J. T. Baker) al material para facilitar la extracción, más carbonato de magnesio (MgCO₃) USP Sigma para mantener un pH de 8 y evitar la fotooxidación de los pigmentos. Se adicionaron volúmenes de acetona ((CH₃)₂CO) al 80% y se filtró el extracto con gasa. Después se aforó a 50 mL con acetona al 80%, se realizó una dilución para lo cual se tomó una alícuota de 5 mL y se aforó a 50 mL con acetona 80% y se midió la absorbancia de cada muestra a 663, 645 y 440 nm. El cálculo de la concentración de los pigmentos fotosintéticos se hizo en base a la siguiente fórmula:

$$\% \text{ de pigmentos} = C \times (5 \times 10^{-2}) / P_m$$

Donde:

C= concentración de pigmentos

5×10^{-2} = diluciones

Pm = peso de la muestra (g)

b) Concentración de ácido málico: Se eligieron 3 plantas de cada tratamiento-población y la medición se realizó en 4 diferentes horas del día: 6:00, 12:00, 18:00 y 24:00 horas. De acuerdo a la metodología propuesta por Rodés y Collazo (2006), se pesaron 2 g de tejido fotosintético de cada una de las muestras y se cortaron en pequeños pedazos para triturarlos en un mortero con 1 g de arena reactivo purificada. A las muestras trituradas se les agregaron 10 mL de metanol 100% más 10 mL de agua destilada y se filtró la solución con gasa. Se añadió lentamente NaOH 0.1 N, con una bureta, con agitación lenta, hasta que alcanzó pH igual a 9. Se anotó el volumen de NaOH consumido para cada caso, y con los valores se calcularon los miliequivalentes de ácidos orgánicos presentes en cada muestra con la siguiente ecuación:

$$\text{meq ácido g}^{-1} = Vm (N)/Pm$$

Donde:

Vm = volumen de la muestra

N = normalidad del NaOH

Pm = peso de la muestra

d) Captura de CO₂: Se eligieron 3 plantas de cada tratamiento-población en diciembre para el experimento 1 y en enero para el experimento 2. La medición se realizó en 4 diferentes horas del día: 6:00, 12:00, 18:00 y 24:00 horas con un equipo IRGA (Qubyt System, Canadá) de sistema cerrado.

En la Tabla 2 se indica la relación entre los meses de estudio y las edades de las plantas.

Tabla 2. Relación entre los meses de estudio y las edades de las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*.

Meses de estudio	Edad de las plantas (años)
Noviembre 2010	7.5
Febrero 2011	7.8
Marzo 2011	7.9
Abril 2011	7.10
Mayo 2011	7.11
Junio 2011	8
Julio 2011	8.1
Agosto 2011	8.2
Septiembre 2011	8.3
Octubre 2011	8.4
Noviembre 2011	8.5
Diciembre 2011	8.6
Enero 2011	8.7

Análisis estadístico

Se obtuvieron los promedios de las mediciones que se realizaron. Los resultados se sometieron a un análisis de ANOVA, y en su caso, los resultados con diferencias significativas a la prueba de Tukey, con el programa SPSS Statistics 17.0 (2011).

RESULTADOS

Crecimiento inicial

Diámetro del tallo

El mayor diámetro se registró en las plantas de la población Tehuacán-Cuicatlán (35.94 ± 0.48 mm) seguido de las plantas de Metztlán (34.39 ± 0.33). Las plantas de Vizarrón presentaron los valores más bajos con 24.19 ± 0.54 mm, y esta población fue diferente significativamente de las poblaciones Tehuacán-Cuicatlán y Metztlán ($F_{2, 375}=197.465$, $p= 0.000$) (Fig. 7).

Altura

Las plantas de la población Tehuacán-Cuicatlán presentaron la mayor altura de las tres poblaciones (3.6 ± 0.32 cm). En Metztlán se registró 3.5 ± 0.48 cm y Vizarrón presentó los valores más bajos con 3 ± 0.61 cm. La población Vizarrón fue diferente significativamente de Tehuacán-Cuicatlán y de Metztlán ($F_{2, 375}=43.571$, $p= 0.000$) (Fig. 8).

Período de estabilización

Después de un mes en el tratamiento de estabilización las plantas se infectaron con una plaga de escamas algodonosas, causada por cochinillas y que atacó las raíces y el tallo de las plantas, por lo que se retiraron del sustrato y se lavaron con agua a presión. Se dejaron secar durante una semana sobre papel periódico y después se hicieron dos aplicaciones semanales de insecticida agrícola Karate de amplio espectro, un Piretroide cuyo agente activo es lambda-cihalotrina en líquido (0.5 ml L^{-1}) para eliminar la plaga. Después se trasplantaron a charolas nuevas con sustrato tierra-tepojal (2:1) y se regaron semanalmente durante un lapso de 2 semanas para estabilizarlas.

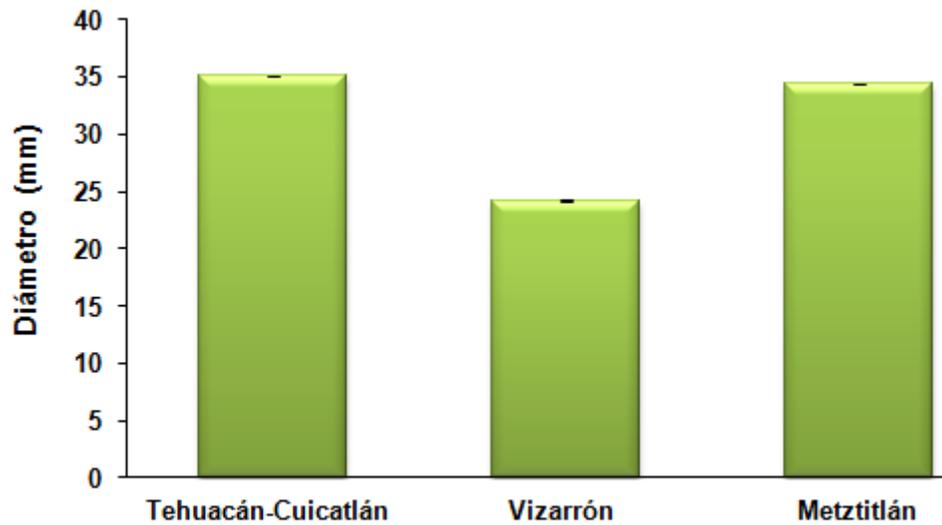


Figura 7. Diámetro inicial del tallo (mm) de en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Tehuacán-Cuicatlán y Metztlán: n= 150; Vizarrón: n= 75. Las barras indican el error experimental.

Vizarrón fue diferente significativamente de las otras poblaciones: $F_{2,375} = 197.465$, $p = 0.000$.

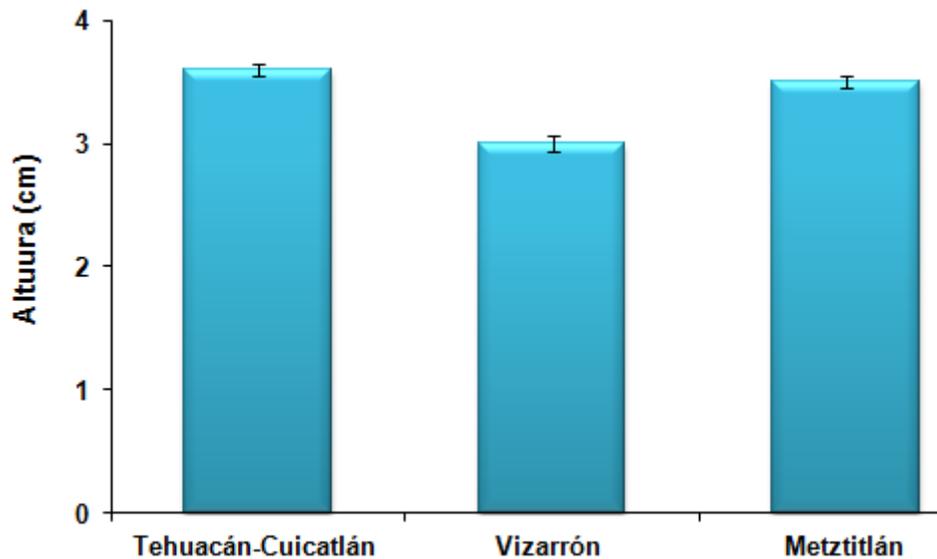


Figura 8. Promedio inicial de la altura del tallo en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Tehuacán-Cuicatlán y Metztlán: n= 150; Vizarrón: n= 75. Las barras indican el error experimental.

Vizarrón fue diferente significativamente de las otras poblaciones: $F_{2,375} = 43.571$, $p = 0.000$.

Crecimiento

Experimento 1

En los resultados de altura, diámetro, superficie, volumen y relación superficie/volumen del tallo se hace referencia a la diferencia en crecimiento entre los 7.5 años de edad (noviembre 2010) y los 8.1 años de edad (julio 2011).

Altura del tallo

En las plantas de Tehuacán-Cuicatlán la altura incrementó en el tratamiento control 0.7 cm (3.2 a 3.9 cm), hubo diferencias estadísticamente significativas entre edades ($F_{6, 119}=6.571$, $p= 0.000$) (Anexo 2.1). En el tratamiento de estrés las plantas crecieron 0.6 cm (de 3.3 cm a 3.9 cm). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre edades ni entre tratamientos.

En la población de Vizarrón las plantas del tratamiento control registraron incremento de 0.6 cm de (3 a 3.6 cm), la edad de 7.5 años fue estadísticamente diferente ($F_{6, 119}=4.203$, $p= 0.001$) del resto. En el tratamiento estrés la altura incrementó 0.4 cm (3.1 a 3.5 cm), se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre edades ($F_{5, 109}=3.763$, $p= 0.002$) (Anexo 2.1). Entre tratamientos la diferencia fue significativa ($F_{1,239}= 11.848$, $p= 0.001$).

Las plantas de la población Metztlán del tratamiento control incrementaron 0.2 cm (3.6 a 3.8 cm). En el tratamiento de estrés incrementó con la edad 0.1 cm (4.1 a 4.2 cm), no hubo diferencias significativas entre edades. Entre tratamientos la diferencia fue estadísticamente significativa ($F_{1,239}= 46.418$, $p= 0.000$).

La altura varió significativamente entre las plantas de las 3 poblaciones (Fig. 9) y fue estadísticamente diferente entre las poblaciones ($F_{2, 719}=54.586$, $p= 0.000$), la mayor fue en la de Metztlán y la menor en la de Vizarrón.

Diámetro del tallo

En las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento control el diámetro disminuyó 1. 26 mm (34.39 a 33.13 mm). En las plantas del tratamiento estrés disminuyó 0.89 mm (31.51 a 30.62 mm). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($F_{1, 239}=22.495$, $p= 0.000$) pero no entre edades.

Las plantas de la población Vizarrón del tratamiento control tuvieron un decremento de 0.55 mm (27.60 a 27.05 mm). En el tratamiento estrés el diámetro disminuyó 2.35 mm (28.46 a 26.11 mm). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre edades ni entre tratamientos.

En las plantas de Metztitlán en el tratamiento control disminuyó 0.50 mm (34.90 a 34.40). En las plantas del tratamiento estrés incrementó con la edad 1.03 mm (37.95 a 38.98 mm). Las diferencias fueron estadísticamente significativas entre tratamientos ($F_{1,239}= 149.605$, $p= 0.000$) pero no entre edades.

Las plantas de Metztitlán registraron el mayor diámetro del tallo, Vizarrón tuvo el menor diámetro de las tres poblaciones (Fig. 10). Hubo diferencias significativas entre poblaciones ($F_{2,719}=313.364$, $p= 0.000$).

Superficie del tallo

Las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento control incrementaron 56.86 mm² su superficie (347.35 a 404.21 mm²). En el tratamiento estrés incrementó 47.79 mm² (326.89 a 374.68 mm²). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre edades ni entre tratamientos.

En las plantas de la población Vizarrón del tratamiento control incrementó 37.6 mm² (262.56 a 300.16 mm²). En el estrés también incrementó 13.04 mm² (272.66 mm² a 285.70 mm²). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($F_{1,239}=16.386$, $p= 0.000$) pero no entre edades.

Las plantas de Metztitlán del tratamiento control incrementaron 13.42 mm² (400.46 a 413.88 mm²). En el estrés incrementó 24.39 mm² (494.27 a 518.66 mm²). Hubo diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($F_{1,239}= 106.565$, $p= 0.000$) pero no entre edades.

Las plantas de Vizarrón registraron la menor superficie, seguidas de las de Tehuacán-Cuicatlán; las de Metztitlán obtuvieron los valores mayores (Fig.11). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones ($F_{2,719}=248.177$, $p= 0.000$).

Volumen del tallo

En las plantas del tratamiento control de Tehuacán-Cuicatlán el volumen aumentó 34.21 mm³ (305.07 a 339.28 mm³) y no hubo diferencias significativas entre edades. En el estrés incrementó 28.42 mm³ (261.23 a 289.65 mm³) y se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre edades ($F_{6, 119}=3.176$, $p= 0.006$) (Anexo 2.4).

Las plantas de Vizarrón incrementaron 16.76 mm³ en el tratamiento control (192.47 a 209.23 mm³). En el de estrés decreció 6.9 mm³ (198.72 a 191.82 mm³). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($F_{1, 239}=13.361$, $p= 0.000$) pero no entre edades.

En las plantas de Metztitlán del tratamiento control incrementó 6.46 mm³ (351.80 a 358.26 mm³). En el tratamiento de estrés incrementó 41.17 mm³ (471.82 a 512.99 mm³). Entre tratamientos las diferencias fueron estadísticamente significativas ($F_{1, 239}=137.037$, $p= 0.000$) pero no así entre edades.

En las plantas de la población Metztitlán se registraron los mayores valores de volumen en el tallo y Vizarrón obtuvo los valores más bajos (Fig.12). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones ($F_{2, 719}=280.175$ $p= 0.000$).

Relación superficie/volumen del tallo

En las plantas del tratamiento control de Tehuacán-Cuicatlán incrementó 0.05 (1.17 a 1.22) y no se registraron diferencias estadísticamente significativas con la edad. En las plantas del estrés incrementó 0.04 (1.27 a 1.31) y a la edad de 7.10 años (abril 2011) fue estadísticamente diferente del resto ($F_{6, 119}=6.395$, $p= 0.000$) (Anexo 2.5).

Las plantas del control de Vizarrón tuvieron un incremento de 0.03 en la relación superficie/volumen con la edad (1.51 a 1.54) mientras que en las del tratamiento de estrés fue de 0.14 (1.44 a 1.58). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas ni entre edades ni entre tratamientos.

En las plantas de Metztitlán incrementó 0.01 del tratamiento control (1.15 a 1.16), en el estrés disminuyó 0.02 mm³ (1.05 a 1.03). Hubo diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($F_{1, 239}=88.065$, $p= 0.000$) pero no entre edades.

Las plantas de Vizarrón registraron los valores más altos en la relación superficie/volumen que Tehuacán-Cuicatlán y Metztitlán (Fig. 13), y las diferencias fueron estadísticamente significativas entre poblaciones ($F_{2, 1379}=198.727$, $p= 0.000$).

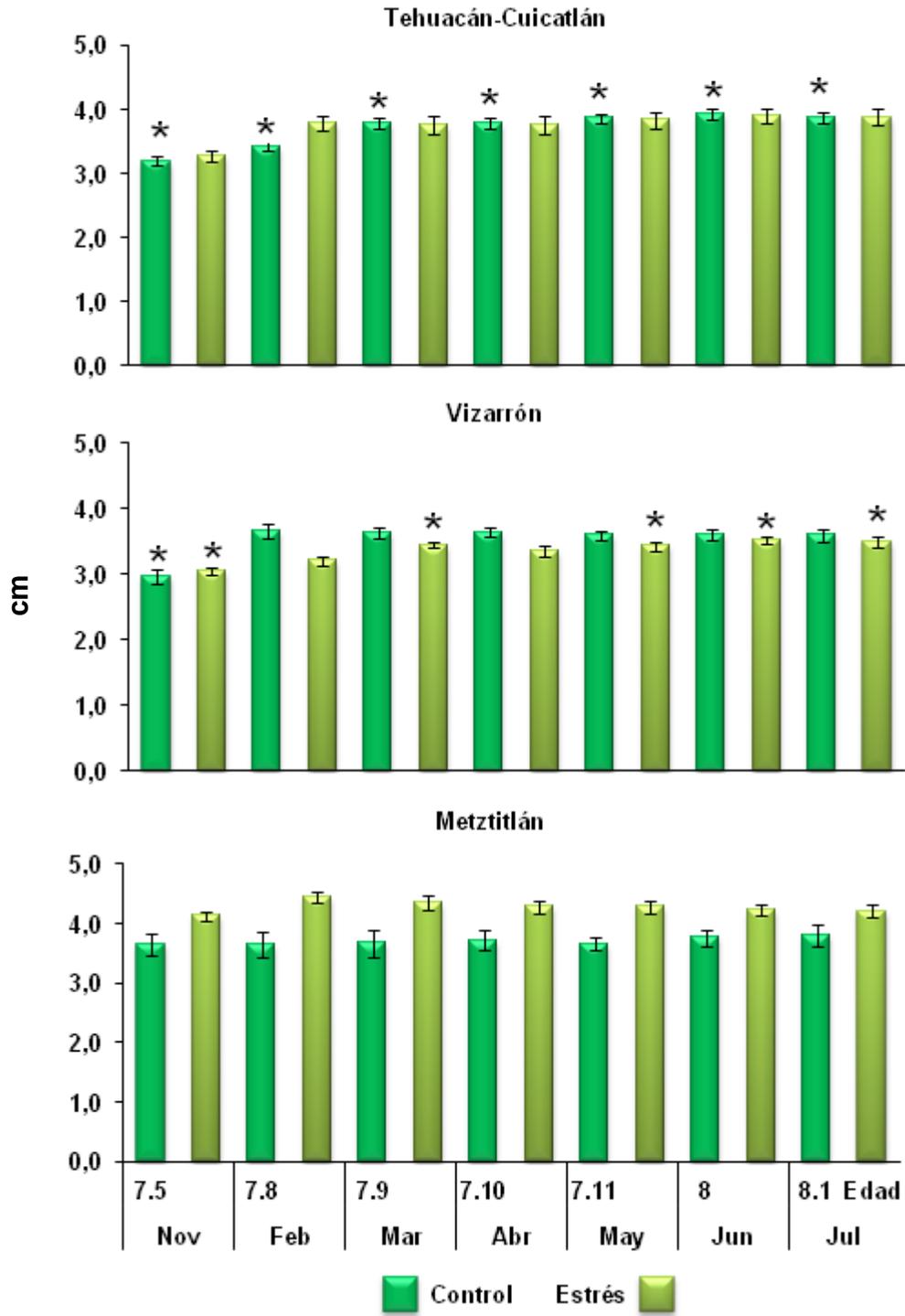


Figura 9. Altura del tallo (cm) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Los asteriscos indican diferencias significativas entre edades para cada tratamiento. Experimento 1; n= 20 en todas las poblaciones.

Diferencias significativas entre poblaciones $F_{2,719} = 54.586$, $p = 0.000$; entre tratamientos: Vizarrón $F_{1,239} = 11.848$, $p = 0.001$; Metztlán $F_{1,239} = 46.418$, $p = 0.000$.

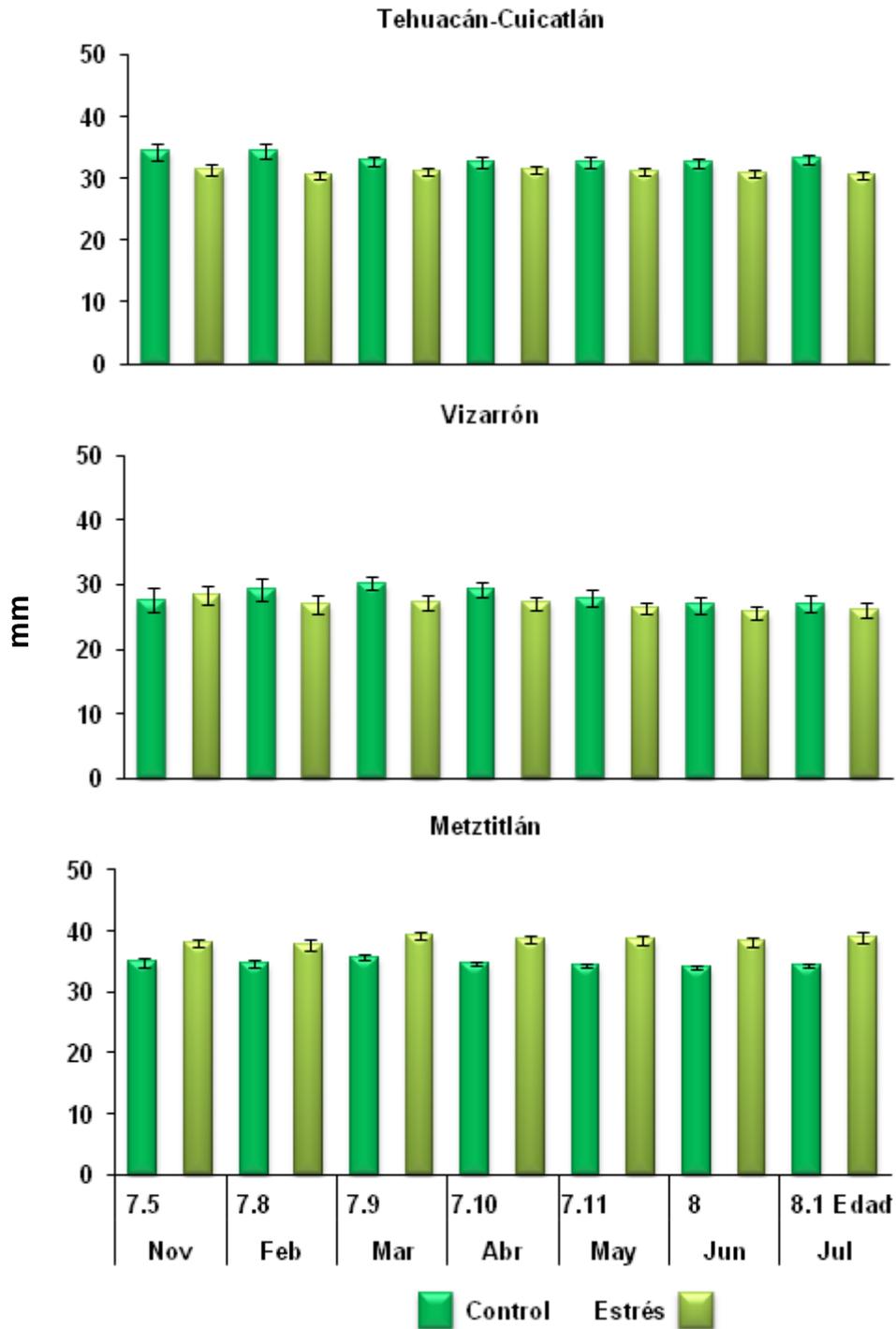


Figura 10. Diámetro del tallo (mm) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Experimento 1; n= 20 en todas las poblaciones.

Diferencias significativas entre poblaciones $F_{2,719} = 313.364$, $p = 0.000$; entre tratamientos: Tehuacán-Cuicatlán $F_{1,239} = 22.495$, $p = 0.000$; Metztlán $F_{1,239} = 149.605$, $p = 0.000$.

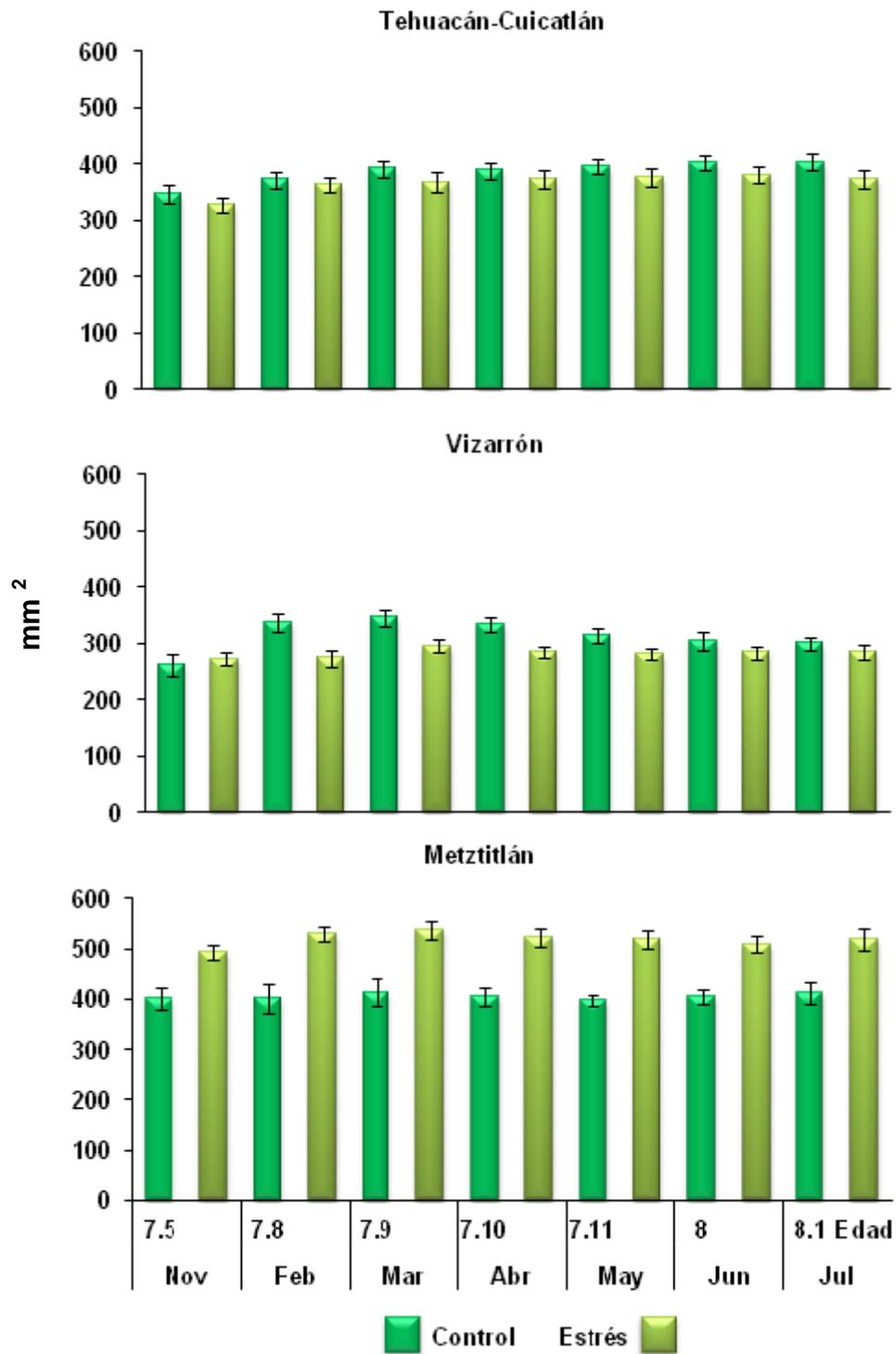


Figura 11. Superficie del tallo (mm²) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Experimento 1; n= 20 en todas las poblaciones.

Diferencias significativas entre poblaciones $F_{2,719} = 248.177$, $p = 0.000$; entre tratamientos: Vizarrón $F_{1,239} = 16.386$, $p = 0.000$; Metztlán $F_{1,239} = 106.565$, $p = 0.000$.

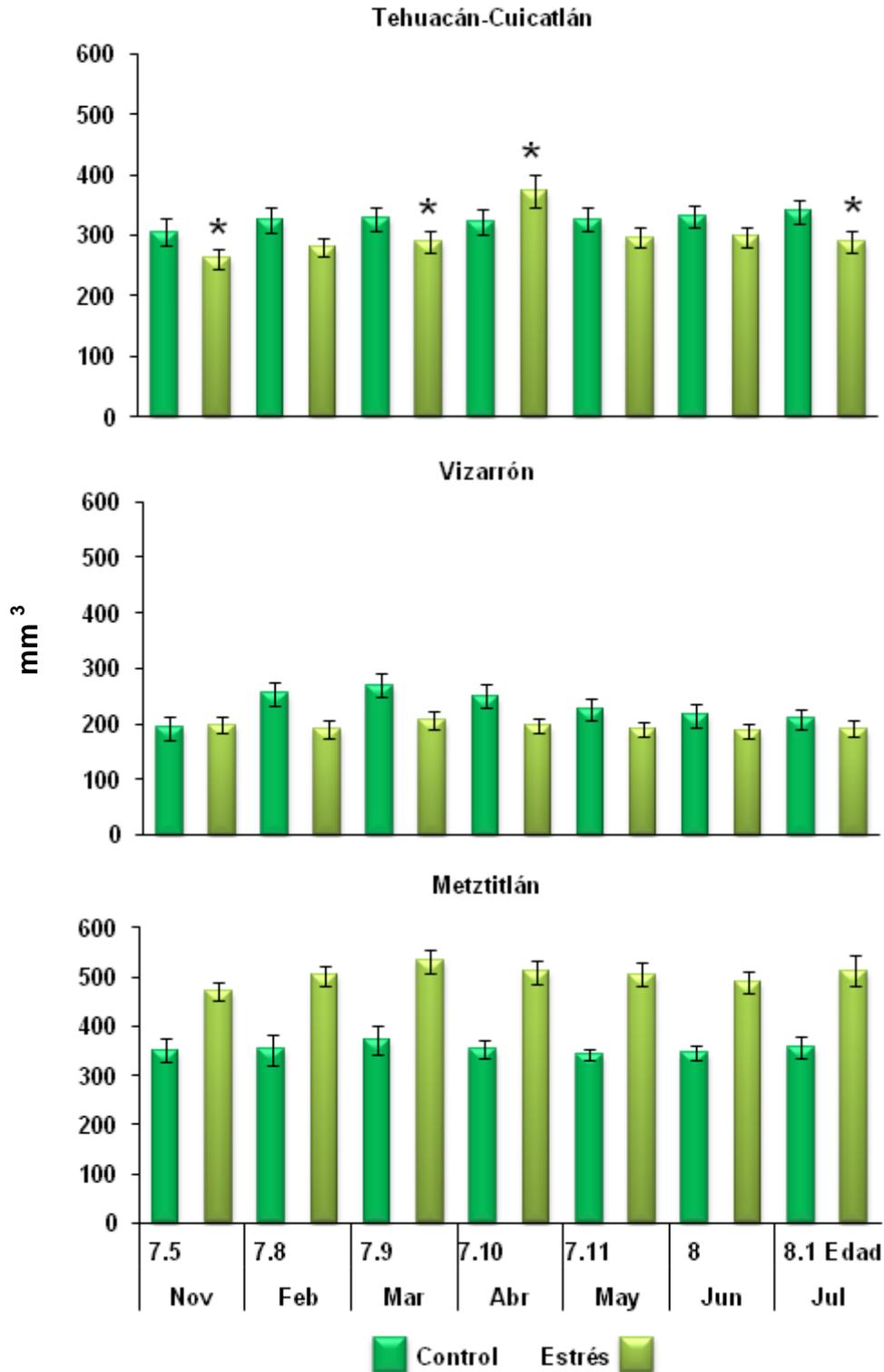


Figura 12. Volumen del tallo (mm^3) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Los asteriscos indican diferencias significativas entre edades para cada tratamiento. Experimento 1; $n=20$ en todas las poblaciones.

Diferencias significativas entre poblaciones $F_{2,719}= 280.175$, $p= 0.000$; entre tratamientos: Vizarrón $F_{1,239}= 13.361$, $p= 0.000$; Metztlán $F_{1,239}= 137.037$, $p= 0.000$.

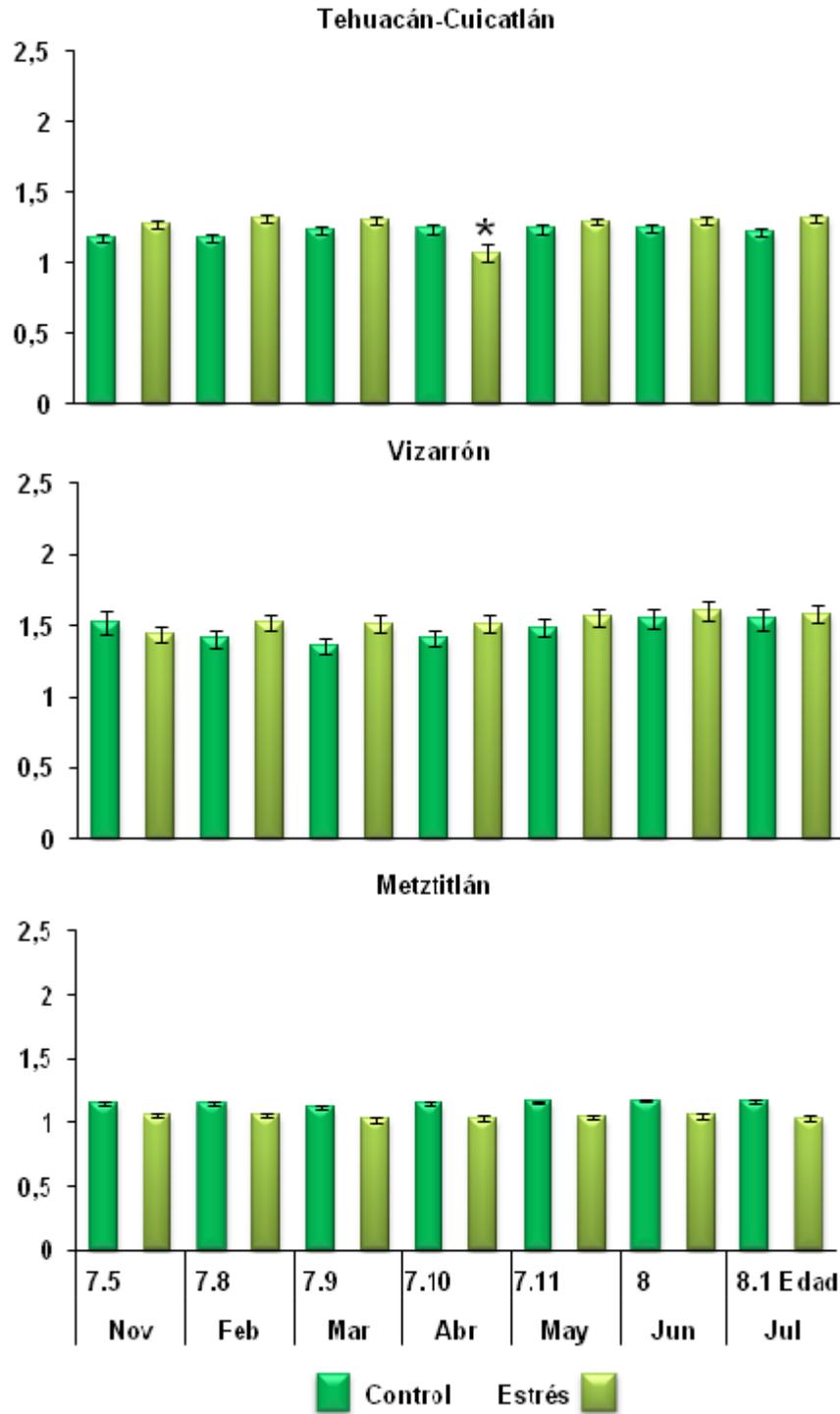


Figura 13. Relación superficie/volumen del tallo en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. El asterisco indica diferencias significativas entre edades para el tratamiento. Experimento 1; n= 20 en todas las poblaciones.

Diferencias significativas entre poblaciones $F_{2,719} = 198.727$, $p = 0.000$; entre tratamientos: Metztlán $F_{1,239} = 88.065$, $p = 0.000$.

En los siguientes resultados se hace referencia a la diferencia en crecimiento entre los 7.8 años de edad (febrero 2011) y los 7.10 años de edad (julio 2011).

Biomasa

Biomasa del tallo

En las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento control la biomasa incrementó 0.74 g (1.55 a 2.29 g). En las del tratamiento estrés incrementó 0.71 g (1.31 a 2.02 g). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas ni entre edades ni entre tratamientos.

Las plantas de Vizarrón tuvieron un incremento de 0.2 g (0.48 a 0.50 g) en el tratamiento control. En las plantas del tratamiento estrés la biomasa decreció 0.23 g (0.61 a 0.38 g) solamente la edad de 7.9 años fue estadísticamente diferente del resto ($F_{2, 8}=19.811$, $p=0.002$) (Anexo 2.6). No hubo diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

En las plantas de Metztlán del tratamiento control la biomasa incrementó 0.15 g (1.79 a 1.94 g). En el tratamiento estrés decreció 0.12 g (1.30 a 1.18 g). No se registraron diferencias estadísticamente significativas entre edades ni entre tratamientos.

Las plantas de la población Vizarrón presentaron la menor biomasa en ambos tratamientos entre las tres poblaciones (Fig. 14), y ésta fue estadísticamente diferente de Metztlán y Tehuacán-Cuicatlán ($F_{2, 53}=36.781$, $p=0.000$).

Biomasa de las espinas

En las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento control incrementó 0.31 g (0.10 a 0.41 g), la edad de 7.10 años fue estadísticamente diferente del resto ($F_{2, 8}=23.835$, $p=0.000$) (Anexo 2.6). En las plantas en estrés incrementó 0.04 g (0.07 a 0.11 g) y no hubo diferencias estadísticamente significativas entre edades ni entre tratamientos.

Las plantas del tratamiento control de Vizarrón registraron un incremento de 0.07 g (0.03 g a 0.10 g), la edad de 7.10 años fue estadísticamente diferente ($F_{2, 8}=16.832$, $p=0.003$). En el tratamiento de estrés incrementó 0.06 g (0.03 a 0.09 g), no se registraron diferencias estadísticamente significativas con la edad ni entre tratamientos.

En las plantas de Metztlán del tratamiento control incrementó 0.12 g (0.12 a 0.24 g) y no hubo diferencias estadísticamente significativas con la edad. En el estrés las plantas incrementaron 0.13 g (0.10 a 0.23 g) y la edad de 7.10 años fue estadísticamente diferente ($F_{2, 8}=26.188$, $p=0.000$) (Anexo 2.6). No hubo diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

Las plantas de Vizarrón tuvieron la menor biomasa en las espinas de las tres poblaciones (Fig. 14) y fue estadísticamente diferente ($F_{2, 53}=5.657$, $p= 0.006$) de Metztlán y Tehuacán-Cuicatlán.

Biomasa de la raíz

Las plantas la población Tehuacán-Cuicatlán en el tratamiento control tuvieron un incremento en la biomasa de la raíz de 0.04 g (0.12 a 0.16 g), la edad de 7.10 años fue estadísticamente diferente del resto ($F_{2, 8}=8.718$, $p< 0.05$) (Anexo 2.6). En las plantas de estrés disminuyó 0.11 g (0.20 a 0.09 g), pero no se encontraron diferencias significativas entre edades.

Las plantas de Vizarrón tuvieron un incremento con la edad en el tratamiento control de 0.02 g (0.09 a 0.11 g). En el tratamiento de estrés incrementó 0.07 g (0.10 a 0.17 g). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas ni entre edades ni entre tratamientos.

En las plantas del tratamiento control de Metztlán decreció 0.08 g (0.10 a 0.02 g). En las plantas del tratamiento estrés incrementó 0.03 g (0.20 a 0.23 g). Los tratamientos fueron estadísticamente diferentes ($F_{1, 17}=12.343$, $p= 0.000$) pero no fue así entre edades.

Las plantas de Vizarrón registraron la menor biomasa de la raíz entre las tres poblaciones (Fig.14) y fue estadísticamente diferente de Tehuacán-Cuicatlán y Metztlán ($F_{2, 53}=8.164$, $p= 0.001$).

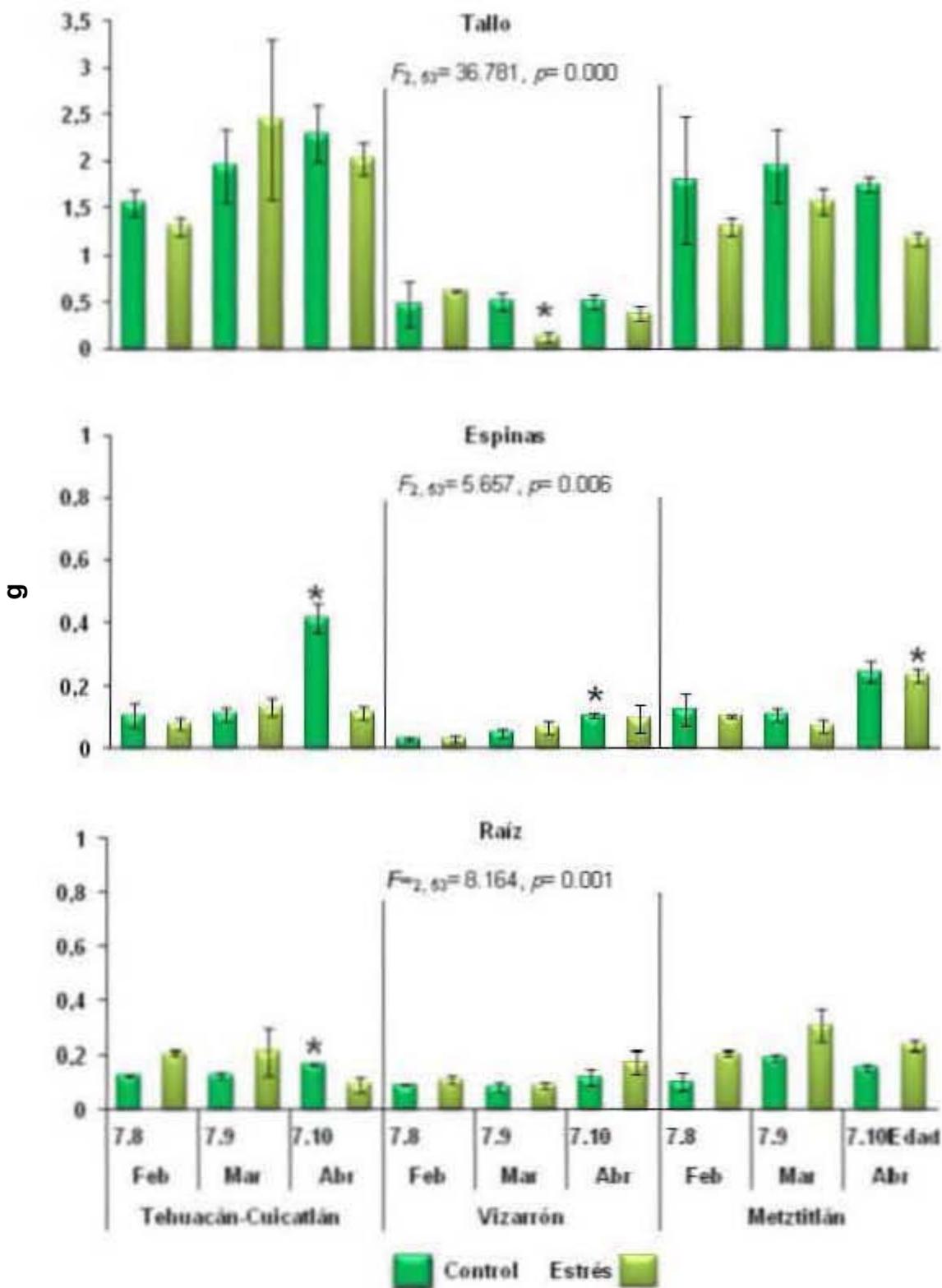


Figura 14. Biomasa (g) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Los asteriscos indican diferencias entre edades. Los asteriscos indican diferencias significativas entre edades para cada tratamiento. Experimento 1; n= 3 en todas las poblaciones.

Diferencias significativas entre tratamientos en la biomasa de la raíz: Metztlán $F_{1,17} = 12.343, p = 0.003$.

Suculencia del tallo

En las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento control incrementó 4.48 g (13.58 a 18.06 g). En el tratamiento estrés incrementó 4.81 g (8.78 a 13.59 g) y la edad de 7.10 años fue estadísticamente diferente ($F_{2, 8}=17.537$, $p= 0.000$) del resto. Los tratamientos no fueron estadísticamente diferentes.

Las plantas control de la población Vizarrón incrementaron 2.84 g en la suculencia del tallo (2.53 a 5.37 g) En las plantas del tratamiento estrés incrementó 0.03 g (3.78 a 3.81 g). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ni entre edades.

En las plantas de Metztlán del tratamiento control incrementó 5.71 g (8.62 a 14.33 g). La suculencia del tallo en las plantas del tratamiento estrés incrementó 2.43 g (6.37 g a 8.8 g). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre edades ni entre tratamientos.

Las plantas de la población Vizarrón tuvieron la menor suculencia en el tallo (Fig. 15) y fue diferente significativamente de Tehuacán-Cuicatlán y Metztlán ($F_{2, 53}=31.676$, $p= 0.000$).

Contenido de agua en la raíz.

Las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento control tuvieron un incremento de 0.004 g (0.135 a 0.139 g). En las plantas del tratamiento estrés decreció 0.42 g (0.53 a 0.11 g). No hubo diferencias estadísticamente significativas ni entre edades ni entre tratamientos.

En las plantas de Vizarrón del tratamiento control incrementó con la edad 0.01 g (0.09 a 0.10 g). En el tratamiento de estrés el contenido de agua en la raíz incrementó 7.68 g (0.12 a 0.21 g). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ni entre edades.

Las plantas del tratamiento control de Metztlán incrementó 0.33 g (0.12 a 0.45 g). En las plantas del tratamiento estrés disminuyó 0.504 g (0.53 a 0.026 g). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas con la edad ni entre tratamientos.

El contenido de agua en la raíz fue menor en las plantas de Vizarrón (Fig. 15), pero no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones.

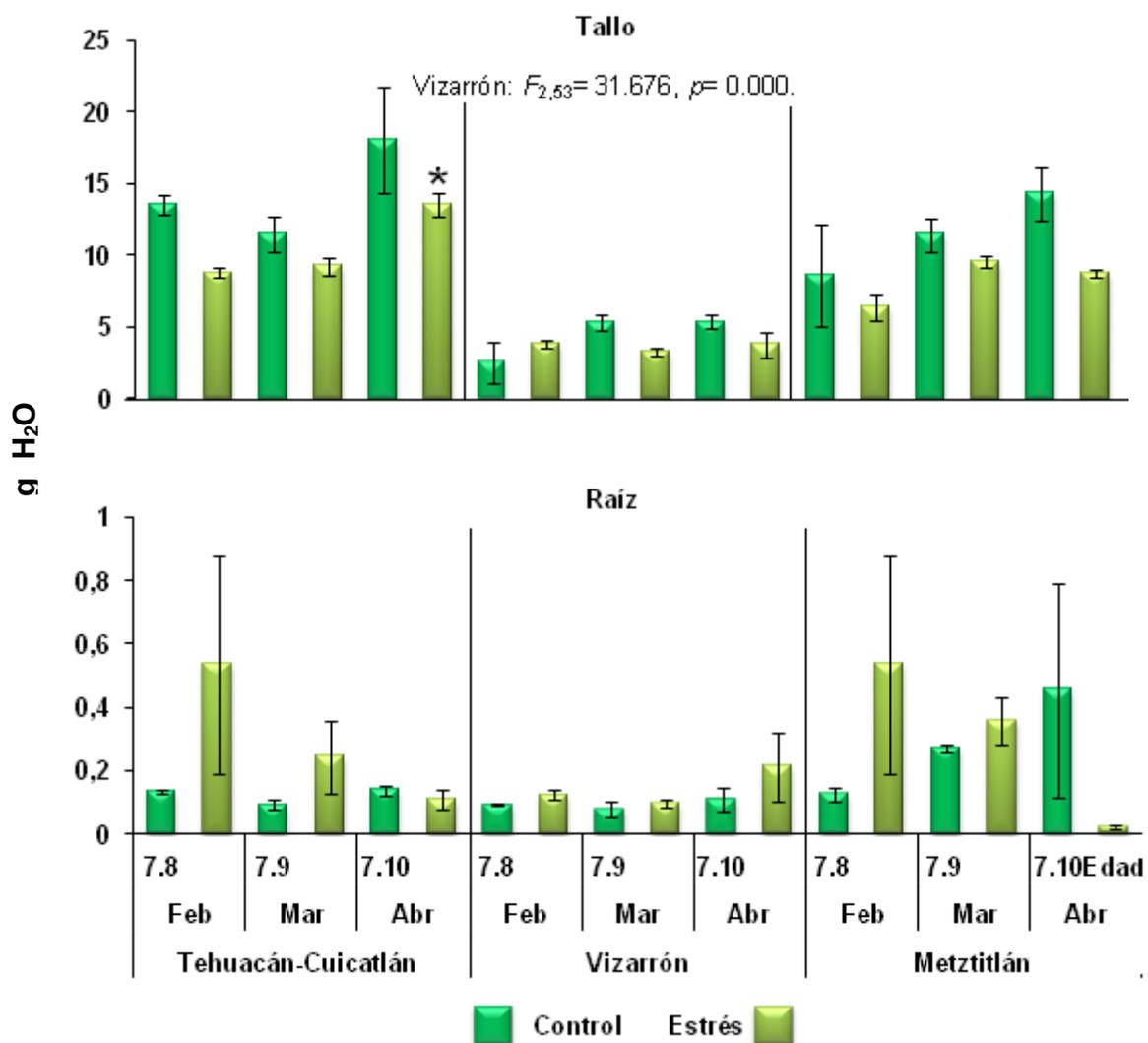


Figura 15. Suculencia del tallo y contenido de agua en las raíces (g H₂O) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Los asteriscos indican diferencias significativas entre edades para cada tratamiento. Experimento 1; n= 3 en todas las poblaciones.

Experimento 2

En los resultados de altura, diámetro, superficie, volumen y relación superficie/volumen del tallo se hace referencia a la diferencia en crecimiento entre los 8.2 años de edad (agosto 2011) y los 8.7 años de edad (enero 2012).

Altura del tallo

En las plantas del tratamiento estrés de Tehuacán-Cuicatlán incrementó 0.5 cm (4 a 4.5 cm) y la edad de 8.6 años fue estadísticamente diferente ($F_{5, 109} = 4.428$, $p = 0.001$) (Anexo 2.1). En las plantas del tratamiento control incrementó 0.4 cm (3.9 a 4.3 cm), y no hubo diferencias estadísticamente significativas entre edades ni entre tratamientos.

Las plantas del tratamiento estrés de Vizarrón registraron una disminución de 0.3 cm en la altura del tallo (3.5 a 3.2 cm). En las plantas del tratamiento control incrementó 0.2 cm (3.6 a 3.7 cm). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas ni entre edades ni entre tratamientos.

En las plantas de Metztitlán del tratamiento estrés incrementó 0.5 cm (3.8 a 4.1 cm). En las plantas del tratamiento control decreció 0.2 cm (4.2 a 4 cm). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre edades ni entre tratamientos.

La altura varió entre las plantas de las 3 poblaciones, la mayor fue en las de Metztitlán y la menor en las de Vizarrón (Fig. 16), con diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones ($F_{2, 659} = 48.083$, $p = 0.000$).

Diámetro del tallo

En las plantas del tratamiento estrés de Tehuacán-Cuicatlán disminuyó 1.27 mm (33.69 a 32.42 mm). En las plantas del tratamiento control el diámetro incrementó 0.31 mm (30.14 a 30.45 mm). No se registraron diferencias estadísticamente significativas entre edades ni entre tratamientos.

En las plantas de Vizarrón del tratamiento estrés disminuyó 2.69 mm (26.77 a 24.08 mm). En las plantas del tratamiento control disminuyó 1.02 mm (26.72 a 25.70 mm). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre edades ni entre tratamientos.

Las plantas de la población Metztlán en tratamiento estrés disminuyó 1.51 mm (34.75 a 33.24 mm). En las plantas del tratamiento control el diámetro disminuyó 4.85 mm (38.56 a 33.71 mm). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($F_{1, 219} = 8.667$, $p = 0.004$) pero no entre edades.

En las plantas de Metztlán se registró el mayor diámetro del tallo, mientras que en las de Vizarrón el menor (Fig. 17). Hubo diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones ($F_{2, 659} = 141.252$, $p = 0.000$).

Superficie del tallo

En las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento estrés incrementó 48.92 mm² (404.21 a 453.13 mm²). En las plantas del tratamiento control también incrementó la superficie del tallo 36.17 mm² (374.68 a 410.85 mm²). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre edades ni entre tratamientos.

Las plantas de Vizarrón del tratamiento estrés registraron una disminución de 59.22 mm² (297.15 a 237.93 mm²) y se encontraron diferencias estadísticamente significativas con la edad ($F_{5, 109} = 3.913$, $p = 0.003$) (Anexo 2.3). En las plantas del tratamiento control incrementó 4.29 mm² (299.76 a 304.05 mm²) y no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre edades ni entre tratamientos.

En las plantas de Metztlán del tratamiento estrés incrementó 23.3 mm² (408.17 a 431.47 mm²), no se encontraron diferencias estadísticamente significativas con la edad. En las plantas del tratamiento control disminuyó 89.02 mm² (511.80 a 422.78 mm²) y hubo diferencias estadísticamente significativas entre edades ($F_{5, 109} = 3.522$, $p = 0.006$) (Anexo 2.3) y entre tratamientos ($F_{1, 219} = 10.270$, $p = 0.002$).

Las plantas de Vizarrón registraron la menor superficie, seguidas de Tehuacán-Cuicatlán, y Metztlán obtuvo los valores mayores (Fig. 18). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones ($F_{2, 659} = 144.338$, $p = 0.000$).

Volumen del tallo

En las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del estrés se registró incremento de 12.47 mm³ (357.88 a 370.35 mm³). En las plantas del tratamiento control incrementó 35.74 mm³ (278.34 a 314.08 mm³). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas ni entre edades ni entre tratamientos (Fig. 19).

Las plantas del tratamiento estrés de Vizarrón tuvieron una disminución en el volumen del tallo de 58.39 mm³ (205.33 a 146.94 mm³). En las plantas del tratamiento control decreció 2.34 mm³ (205.87 a 203.53 mm³). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre edades ni entre tratamientos.

En las plantas de Metztlán en tratamiento estrés incrementó 5.12 mm³ (354.79 a 359.91 mm³) pero no hubo diferencias estadísticamente significativas con la edad. Las plantas del tratamiento control registraron disminución de 123.58 mm³ (498.87 a 375.29 mm³), y hubo diferencias estadísticamente significativas entre edades ($F_{5, 109} = 3.584$, $p = 0.005$) (Anexo 2.4) y entre tratamientos ($F_{1, 219} = 11.600$, $p = 0.001$).

Las plantas de Metztlán registraron los mayores valores de volumen en el tallo y las de Vizarrón los valores más bajos (Fig. 19). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones ($F_{2, 659} = 151.379$, $p = 0.000$).

Relación superficie/volumen del tallo

En las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento estrés incrementó 0.05 (1.19 a 1.24). En las plantas del tratamiento control decreció 0.02 (1.33 a 1.31). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas ni entre edades ni entre tratamientos.

Las plantas del tratamiento estrés de Vizarrón registraron incremento en la relación superficie/volumen del tallo de 0.16 (1.54 a 1.70). En las plantas del tratamiento control incrementó 0.07 (1.53 a 1.59). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($F_{1, 239} = 13.361$, $p = 0.000$) pero no entre edades.

En las plantas de Metztlán en estrés incrementó 0.05 (1.15 a 1.20). Las plantas del tratamiento control incrementaron 0.55 (de 1.04 a 1.59). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($F_{1, 219} = 7.123$, $p = 0.008$) pero no entre edades.

Las plantas de Vizarrón registraron los valores más altos en la relación superficie/volumen que Tehuacán-Cuicatlán y Metztlán (Fig. 20), y las diferencias fueron estadísticamente significativas entre poblaciones ($F_{2, 659} = 25.334$, $p = 0.000$).

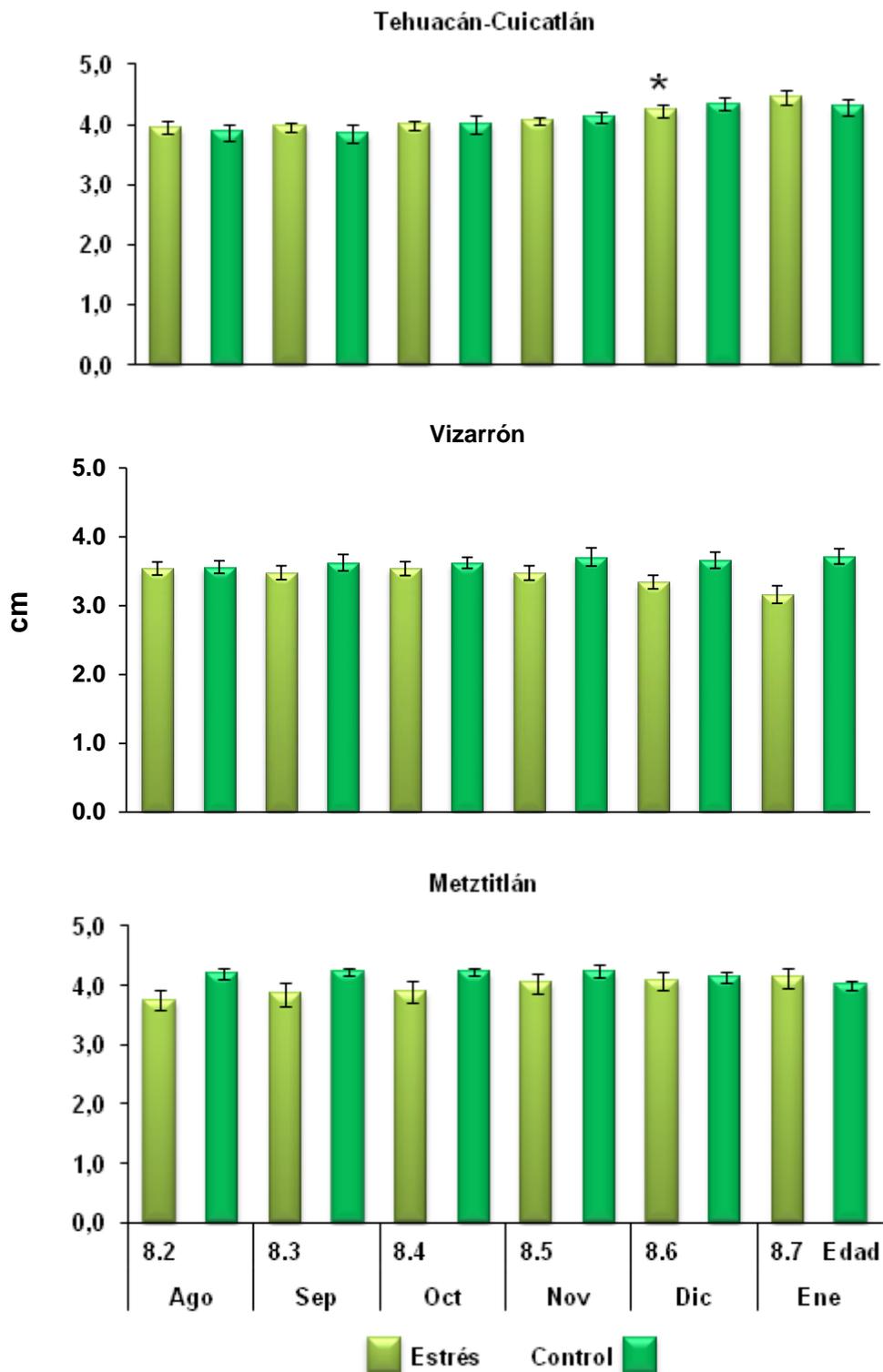


Figura 20. Altura del tallo (cm) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. El asterisco indica diferencias significativas entre edades para el tratamiento. Experimento 2; n= 20 en todas las poblaciones.

Diferencias significativas entre poblaciones $F_{2,659}= 48.083$, $p= 0.000$.

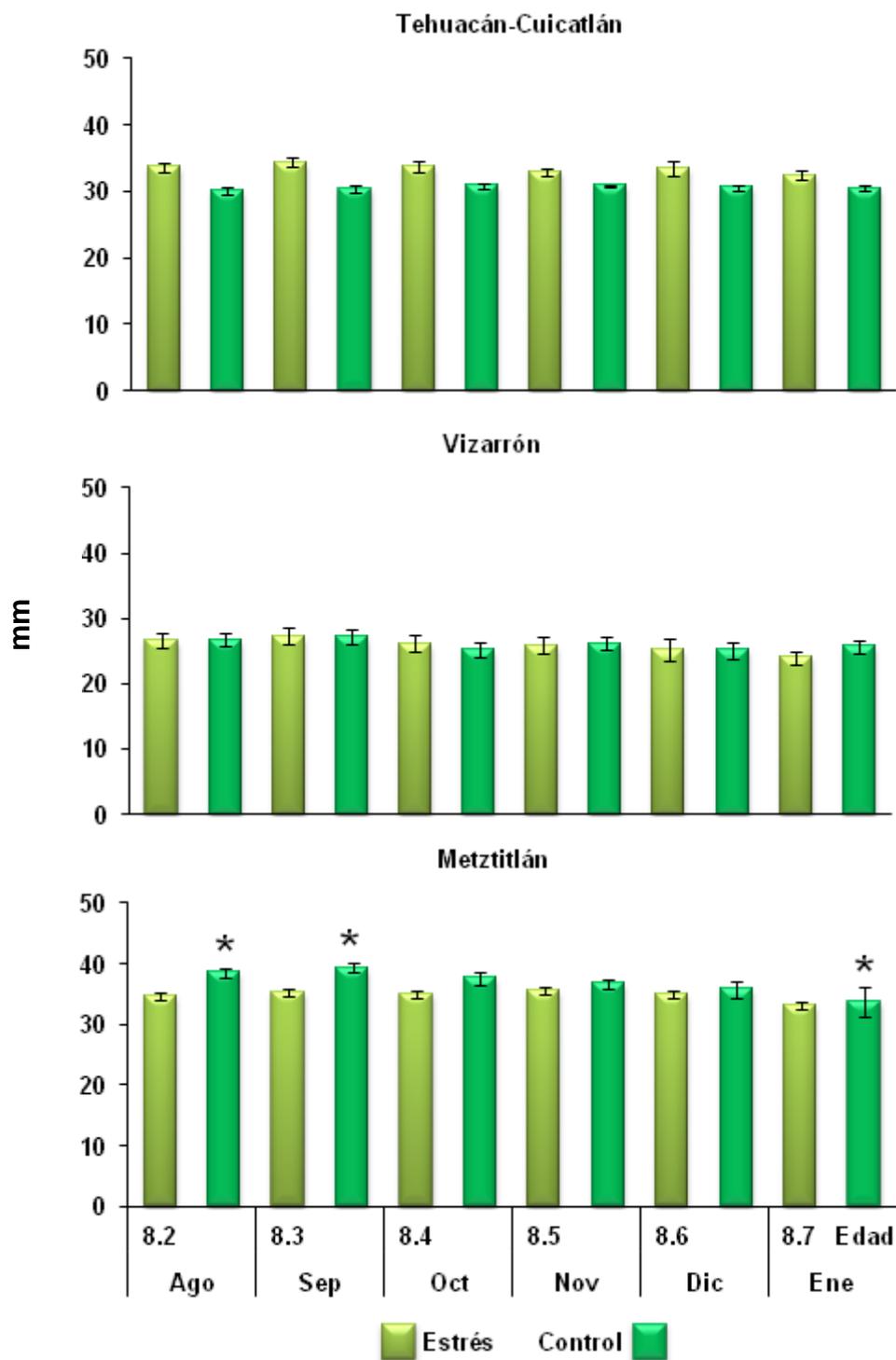


Figura 21. Diámetro del tallo (mm) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Los asteriscos indican diferencias significativas entre edades para el tratamiento. Experimento 2; n= 20 en todas las poblaciones.

Diferencias significativas entre poblaciones $F_{2,659} = 141.252$, $p = 0.000$; entre tratamientos Metztitlán $F_{1,219} = 8.667$, $p = 0.004$.

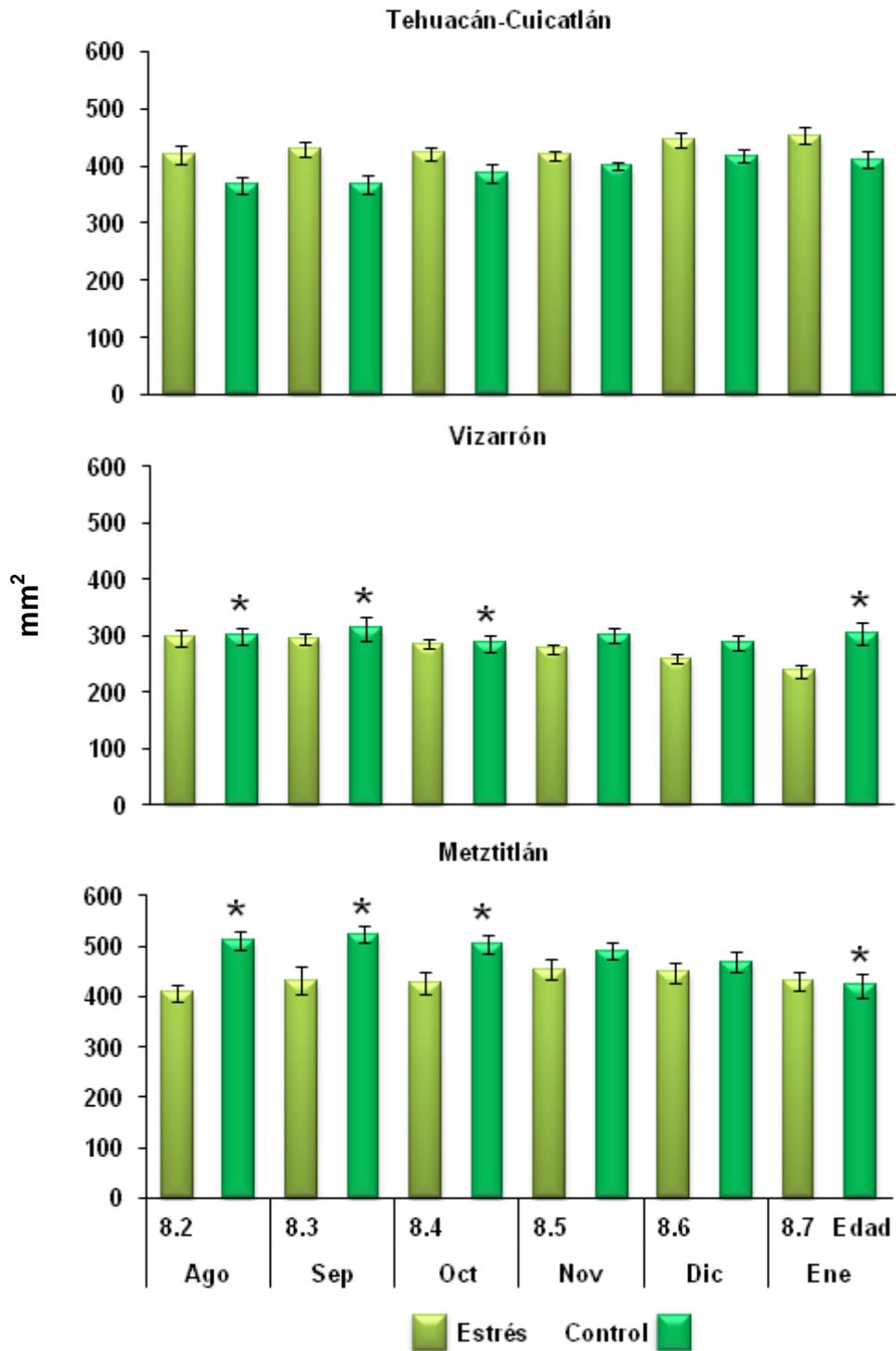


Figura 22. Superficie del tallo (mm^2) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Los asteriscos indican diferencias significativas entre edades para cada tratamiento. Experimento 2; $n=20$ en todas las poblaciones.

Diferencias significativas entre poblaciones $F_{2,659} = 144.338$, $p = 0.000$; entre tratamientos: Metztlán $F_{1,219} = 10.270$, $p = 0.002$.

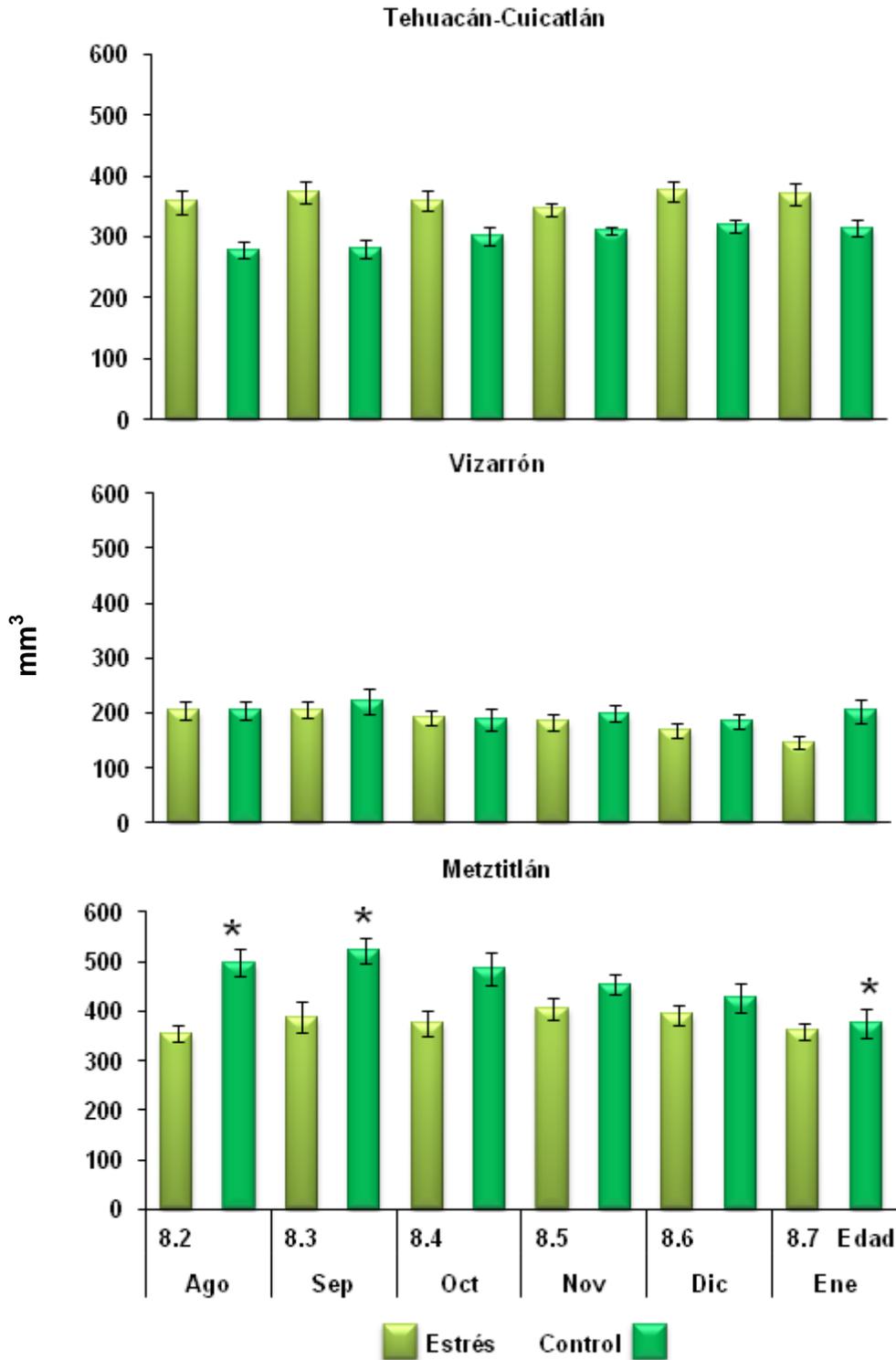


Figura 23. Volumen del tallo (mm^3) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Los asteriscos indican diferencias significativas entre edades para cada tratamiento. Experimento 2; $n=20$ en todas las poblaciones.

Diferencias significativas entre poblaciones $F_{2,659} = 151.379$, $p=0.000$; entre tratamientos: Metztlán $F_{1,219} = 11.600$, $p=0.001$.

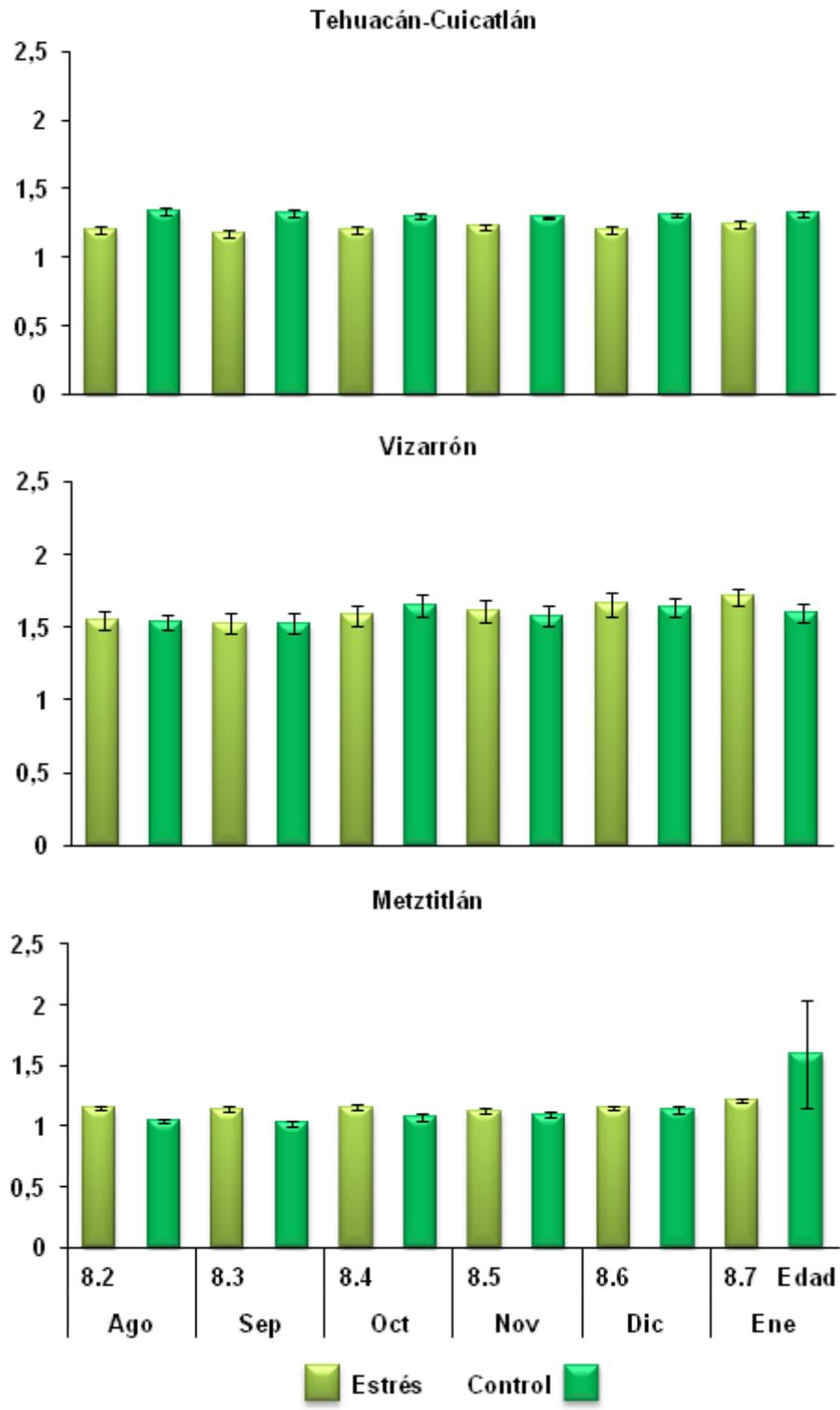


Figura 24. Relación superficie/volumen en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Experimento 2; n= 20 en todas las poblaciones.

Diferencias significativas entre poblaciones $F_{2,659} = 25.334$, $p = 0.000$; entre tratamientos: Vizarrón $F_{1,239} = 13.361$, $p = 0.000$; Metztlán $F_{1,219} = 7.123$, $p = 0.008$.

En los siguientes resultados se hace referencia a los resultados obtenidos a los 8.5 años de edad (noviembre 2011).

Biomasa

Biomasa del tallo

En las plantas del tratamiento estrés de Tehuacán-Cuicatlán las plantas tuvieron 2.10 g y las del tratamiento control 1.68 g. Las plantas de Metztitlán en el tratamiento estrés tuvieron 1.52 g y las del tratamiento control 1.39 g. Las plantas de la población Metztitlán presentaron menor biomasa que Tehuacán-Cuicatlán (Fig. 25) pero no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ni entre poblaciones.

Biomasa de las espinas

En las plantas de la población Tehuacán-Cuicatlán en el tratamiento estrés tuvieron 0.38 g y en el control 0.13 g. Las plantas de Metztitlán del tratamiento estrés registraron 0.37 g y en el control 0.41 g. Las plantas de Tehuacán-Cuicatlán tuvieron menor biomasa que las de Metztitlán (Fig. 25), pero no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ni entre poblaciones.

Biomasa de la raíz

Las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento estrés tuvieron 0.67 g y las del tratamiento control 0.72 g en la biomasa de la raíz. En las plantas de la población Metztitlán del tratamiento estrés tuvieron 0.43 g y las del tratamiento control 0.45 g. Las plantas de Metztitlán registraron menor biomasa Tehuacán-Cuicatlán (Fig. 25). No se registraron diferencias significativas entre tratamientos ni entre poblaciones.

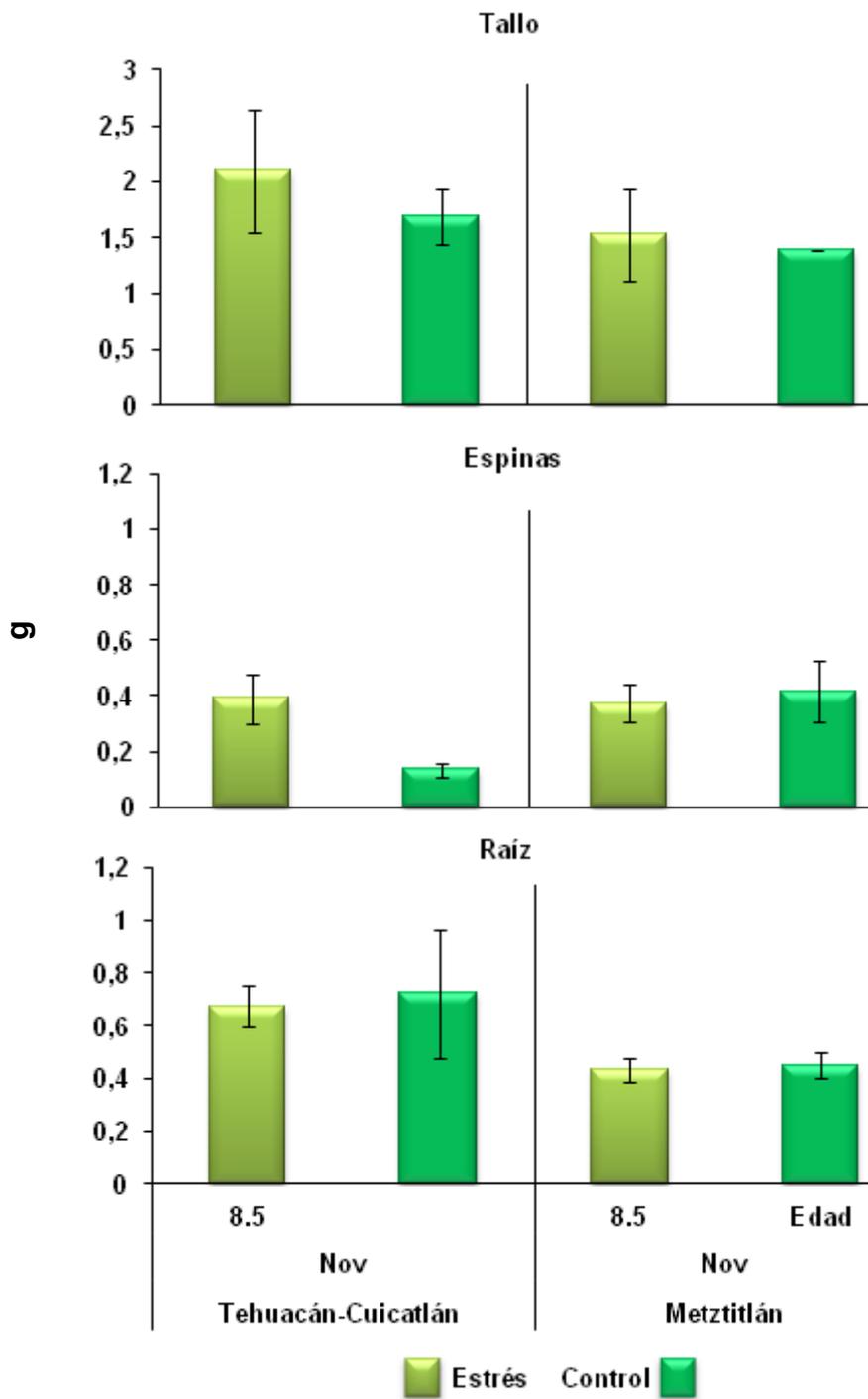


Figura 25. Biomasa (g) del tallo, espinas y raíz en las plantas de dos poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Experimento 2; n= 3 en todas las poblaciones.

Suculencia

Suculencia del tallo

Las plantas de Tehuacán-Cuicatlán en el tratamiento estrés tuvieron 21.9 g y las del tratamiento control 16.17 g. En las plantas de Metztlán del tratamiento estrés se registraron 25.04 g en la suculencia del tallo y en las del tratamiento control 11.32 g. La suculencia en el tallo fue menor en las plantas de Tehuacán-Cuicatlán que en las de Metztlán (Fig. 26). No se registraron diferencias significativas entre tratamientos ni entre poblaciones.

Contenido de agua de la raíz

En las plantas de Tehuacán-Cuicatlán el contenido de agua la raíz fue de 0.31 g en el tratamiento estrés, en el control se registraron 0.51 g. Las plantas de Metztlán del tratamiento estrés tuvieron 0.02 g y las del tratamiento control 0.66 g. La suculencia de la raíz fue menor en las plantas de Metztlán que en las de Tehuacán-Cuicatlán (Fig. 26). No se registraron diferencias significativas entre tratamientos ni entre poblaciones.

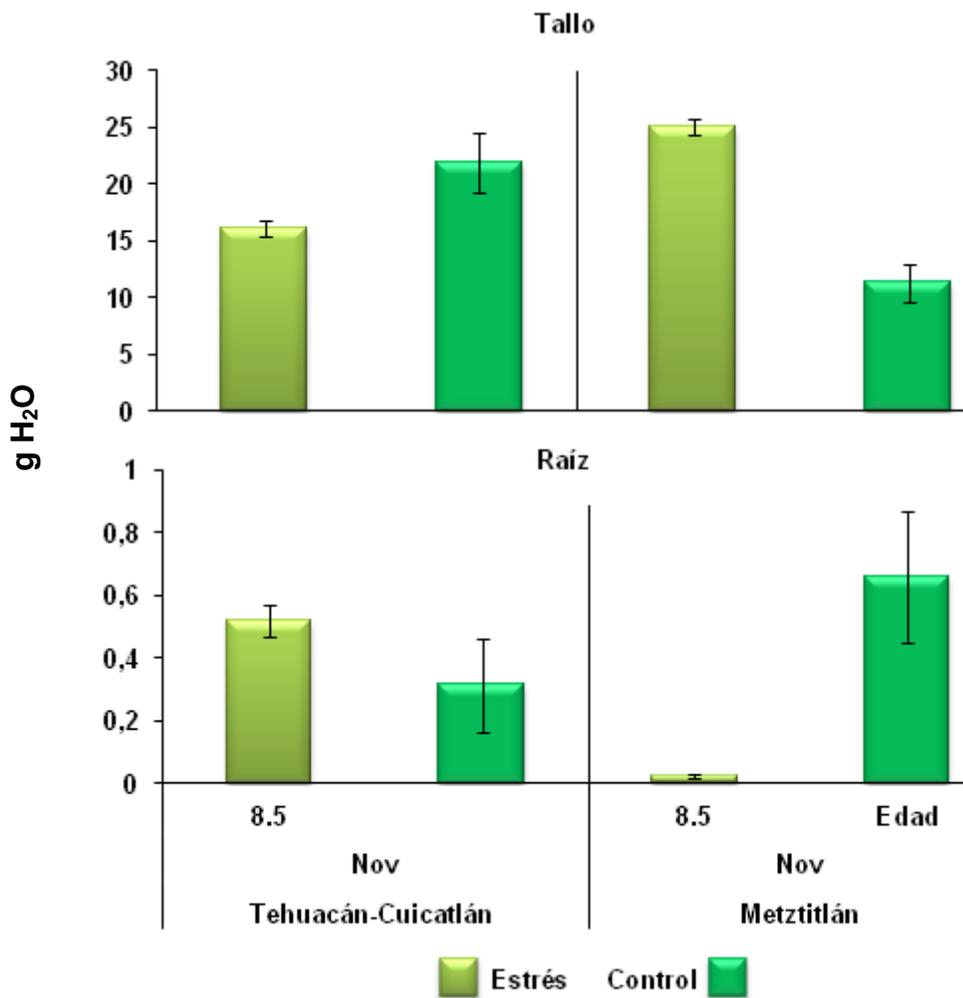


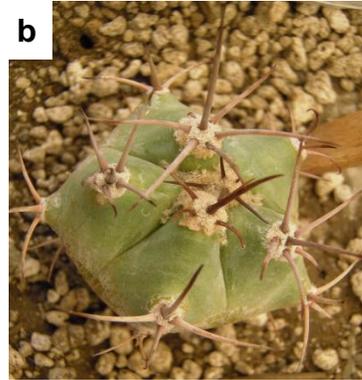
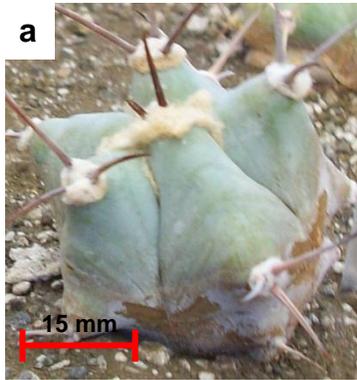
Figura 26. Suculencia del tallo y contenido de agua en la raíz (g H₂O) en las plantas de dos poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Experimento 2; n= 3 en todas las poblaciones.

En la Figura 27 se muestran imágenes de las plantas de las 3 poblaciones en condiciones de riego (control) y sin riego (estrés).de los dos experimentos.

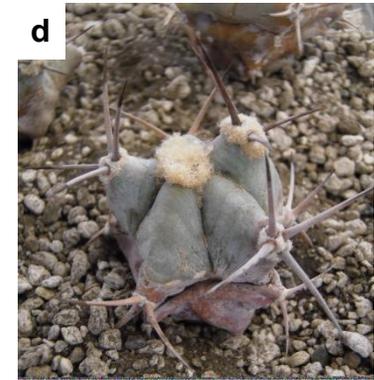
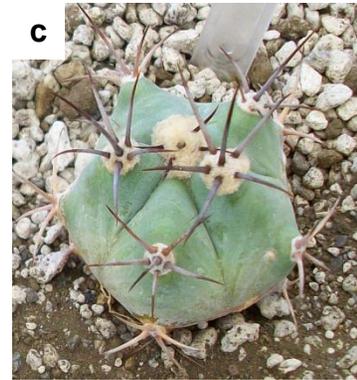
Población de Tehuacán-Cuicatlán

Experimento 1

Control

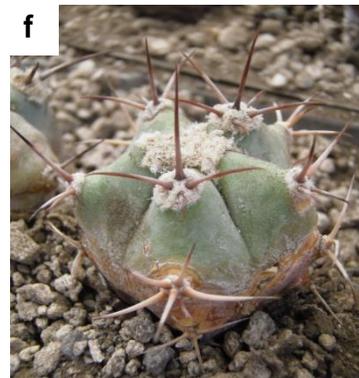


Estrés

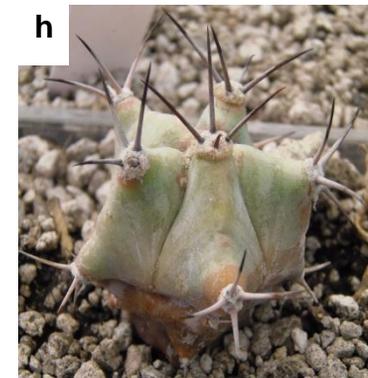
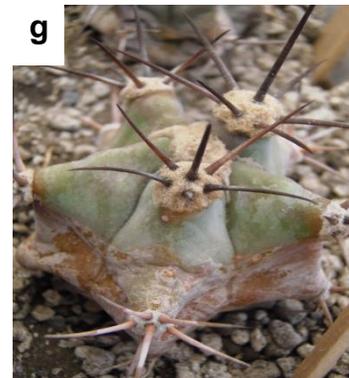


Experimento 2

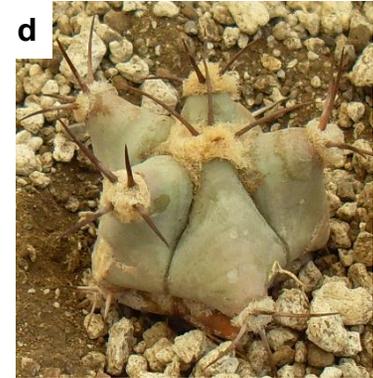
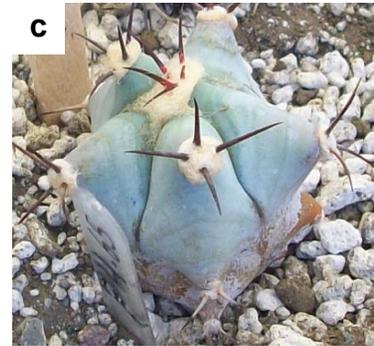
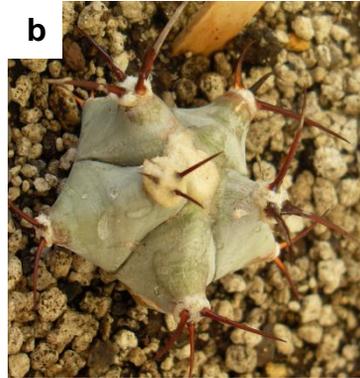
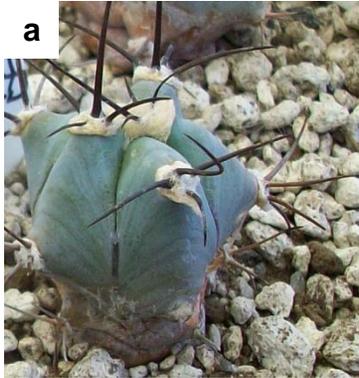
Control



Estrés

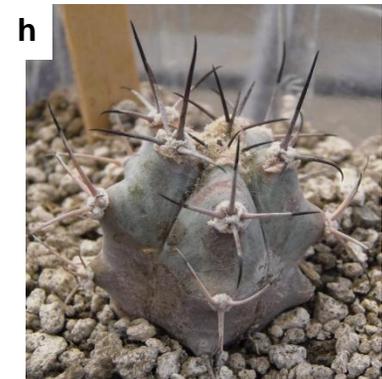
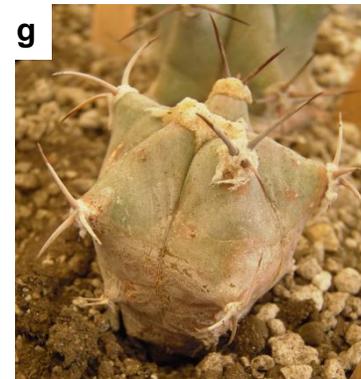
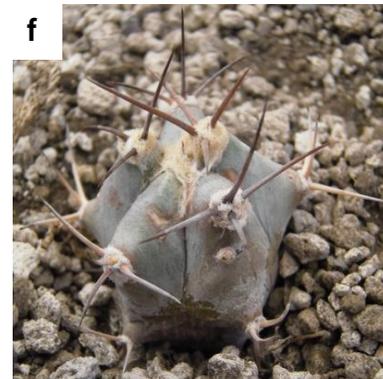
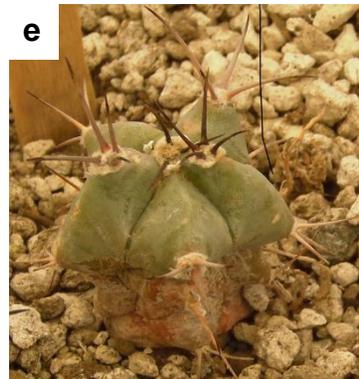


Población de Vizarrón
Experimento 1
Control



Estrés

Experimento 2
Control

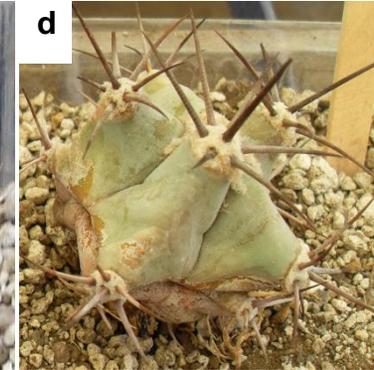
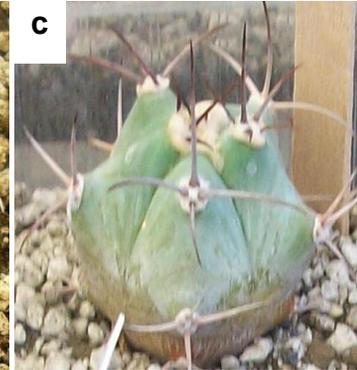
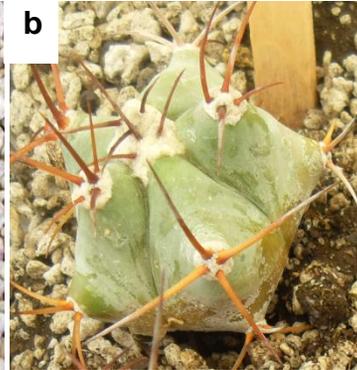
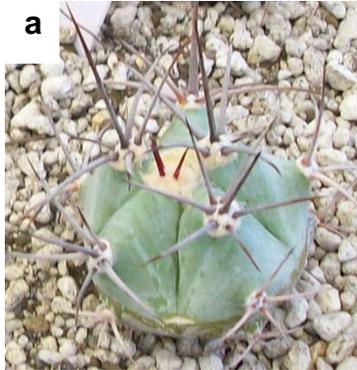


Estrés

Población de Metztlán

Experimento 1

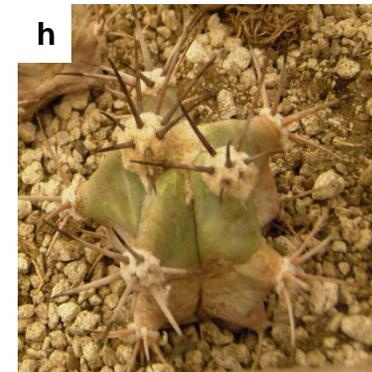
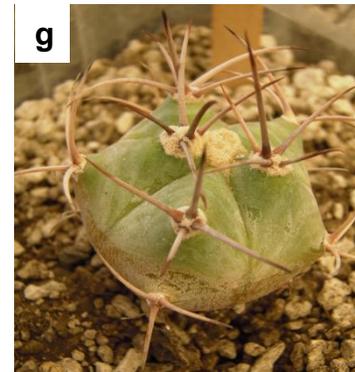
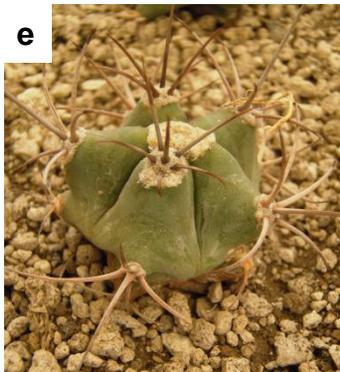
Control



Estrés

Experimento 2

Control



Estrés

Figura 27. Plantas de las tres poblaciones estudiadas. Experimento 1. Control: a) 7.5 años (noviembre 2010); b) 7.10 (abril 2011). Estrés: c) 7.5 años (noviembre 2010); d) 8.7 años (enero 2012). Experimento 2. Control: e) 8.2 años (agosto 2011); f) 8.7 años (enero 2012). Estrés: g) 8.2 años (agosto 2011); h) 8.7 años (enero 2012).

Variables fotosintéticas

Experimento 1

Pigmentos

Concentración de Clorofila a

Las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento control tuvieron un incremento de 0.45 mg L^{-1} (0.33 a 0.78 mg L^{-1}), la edad de 7.8 años fue estadísticamente diferente del resto ($F_{2, 8}=50.940$, $p= 0.000$) (Anexo 2.8). En las plantas del tratamiento estrés las plantas registraron un incremento de 0.07 mg L^{-1} (0.42 a 0.49 mg L^{-1}), en la edad de 7.10 años la concentración fue estadísticamente diferente del resto ($F_{2, 8}=14.561$, $p= 0.005$) (Anexo 2.8).

La concentración en las plantas de Vizarrón del tratamiento control disminuyó 0.01 mg L^{-1} (0.52 a 0.51 mg L^{-1}). En el tratamiento de estrés incrementó 0.02 mg L^{-1} (0.59 a 0.61 mg L^{-1}). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($F_{2, 8}=12.826$, $p= 0.000$), pero no entre edades.

En las plantas de la población Metztlán del tratamiento control incrementó 2.25 mg L^{-1} (0.38 a 2.63 mg L^{-1}) y la edad de 7.10 años fue diferente estadísticamente del resto ($F_{2, 8}=422.808$, $p< 0.000$) (Anexo 2.8). En el tratamiento de estrés incrementó 0.41 mg L^{-1} (0.43 a 0.84 mg L^{-1}) y la edad de 7.10 años fue estadísticamente diferente del resto ($F_{2, 8}=27.327$, $p= 0.001$) (Anexo 2.8).

Las plantas de Vizarrón tuvieron la menor concentración de clorofila a de las tres poblaciones (Fig. 28) pero no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones.

Concentración de Clorofila b

En las plantas del tratamiento control de Tehuacán-Cuicatlán la concentración incrementó 0.13 mg L^{-1} (1.49 a 1.62 mg L^{-1}), la edad de 7.9 años fue estadísticamente diferente del resto ($F_{2, 8}=91.140$, $p= 0.000$) (Anexo 2.8). En las plantas de estrés disminuyó 0.08 mg L^{-1} (0.97 mg L^{-1} a 0.89 mg L^{-1}). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($F_{1, 17}=77.384$, $p= 0.000$), pero no entre edades.

En las plantas de Vizarrón del control incrementó 1.23 mg L^{-1} (0.99 a 2.22 mg L^{-1}) y la edad de 7.10 años fue estadísticamente diferente del resto ($F_{2, 8}=12.059$, $p < 0.008$) (Anexo 2.8). Las plantas del tratamiento estrés tuvieron una disminución de 0.14 mg L^{-1} (1.32 a 1.18 mg L^{-1}). No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ni edades.

Las plantas del tratamiento control de Metztlán tuvieron un incremento de 2.94 mg L^{-1} (0.86 a 3.80 mg L^{-1}) y se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre edades ($F_{2, 8}=384.269$, $p = 0.000$) (Anexo 2.8). En el tratamiento de estrés las plantas incrementaron 0.56 mg L^{-1} (1.03 a 1.59 mg L^{-1}), la concentración fue estadísticamente diferente a los 7.10 años ($F_{2, 8}=16.435$, $p = 0.001$) (Anexo 2.8).

En las plantas de Vizarrón se registraron valores menores de la concentración de clorofila *b* que en Tehuacán-Cuicatlán y Metztlán (Fig. 28) pero no hubo diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones.

Concentración de Clorofilas *a+b*

Las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento control presentaron incremento en la concentración de 0.5 mg L^{-1} (1.83 a 2.33 mg L^{-1}) y se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre edades ($F_{2, 8}=203.165$, $p = 0.000$) (Anexo 2.8). En las plantas de estrés disminuyó 0.21 mg L^{-1} (1.39 a 1.18 mg L^{-1}) y no se encontraron diferencias significativas entre edades, pero si entre tratamientos ($F_{1, 17}=43.391$, $p = 0.000$).

En las plantas del tratamiento control de Vizarrón incrementó 1.01 mg L^{-1} (1.72 a 2.73 mg L^{-1}), la concentración fue estadísticamente diferente a la edad de 7.10 años ($F_{2, 8}=12.505$, $p = 0.007$) (Anexo 2.8). La concentración en el tratamiento estrés disminuyó 0.11 mg L^{-1} (1.91 a 1.80 mg L^{-1}). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

La concentración en las plantas de Metztlán del tratamiento control incrementó 5.19 mg L^{-1} (1.25 a 6.44 mg L^{-1}) y hubo diferencias estadísticamente significativas entre edades ($F_{2, 8}=809.528$, $p = 0.000$) (Anexo 2.8). En las plantas del tratamiento estrés incrementó 0.98 mg L^{-1} (1.46 a 2.44 mg L^{-1}) y la concentración fue estadísticamente diferente a los 7.10 años ($F_{2, 8}=24.876$, $p = 0.001$) (Anexo 2.8).

Las plantas de Vizarrón registraron concentraciones menores de clorofilas $a+b$ a las de Tehuacán-Cuicatlán y Metztitlán (Fig. 28) pero no hubo diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones.

Concentración de Carotenoides

En las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento control disminuyó 0.15 mg L^{-1} (0.33 a 0.18 mg L^{-1}), la edad de 7.8 años fue estadísticamente diferente del resto ($F_{2,8}=43.968$, $p=0.000$) (Anexo 2.8). En las plantas del tratamiento estrés incrementó 0.18 mg L^{-1} (0.36 a 0.54 mg L^{-1}), la concentración fue estadísticamente diferente entre edades ($F_{2,8}=90.553$, $p=0.000$) (Anexo 2.8). No se encontraron diferencias estadísticas entre tratamientos.

Las plantas de Vizarrón del tratamiento control tuvieron un incremento de 0.32 mg L^{-1} (0.27 a 0.62 mg L^{-1}), la edad de 7.9 años la concentración fue estadísticamente diferente del resto ($F_{2,8}=54.140$, $p=0.000$) (Anexo 2.8). En el tratamiento de estrés también incrementó 0.15 mg L^{-1} (0.11 a 0.26 mg L^{-1}) y la edad de 7.10 años fue estadísticamente diferente del resto ($F_{2,8}=15.123$, $p=0.000$) (Anexo 1.8). No se registraron diferencias significativas entre tratamientos.

En las plantas del tratamiento control de Metztitlán disminuyó 0.11 mg L^{-1} (0.32 a 0.21 mg L^{-1}), la edad de 7.9 años de edad fue estadísticamente diferente del resto ($F_{2,8}=22.122$, $p=0.000$) (Anexo 2.8). En el tratamiento estrés incrementó 0.34 mg L^{-1} (0.08 a 0.42 mg L^{-1}), la concentración fue estadísticamente diferente a los 7.9 años ($F_{2,8}=110.722$, $p=0.000$) (Anexo 2.8). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

La concentración más alta de carotenoides se registró para las plantas de Tehuacán-Cuicatlán y los valores más bajos en Vizarrón (Fig. 29), pero no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones.

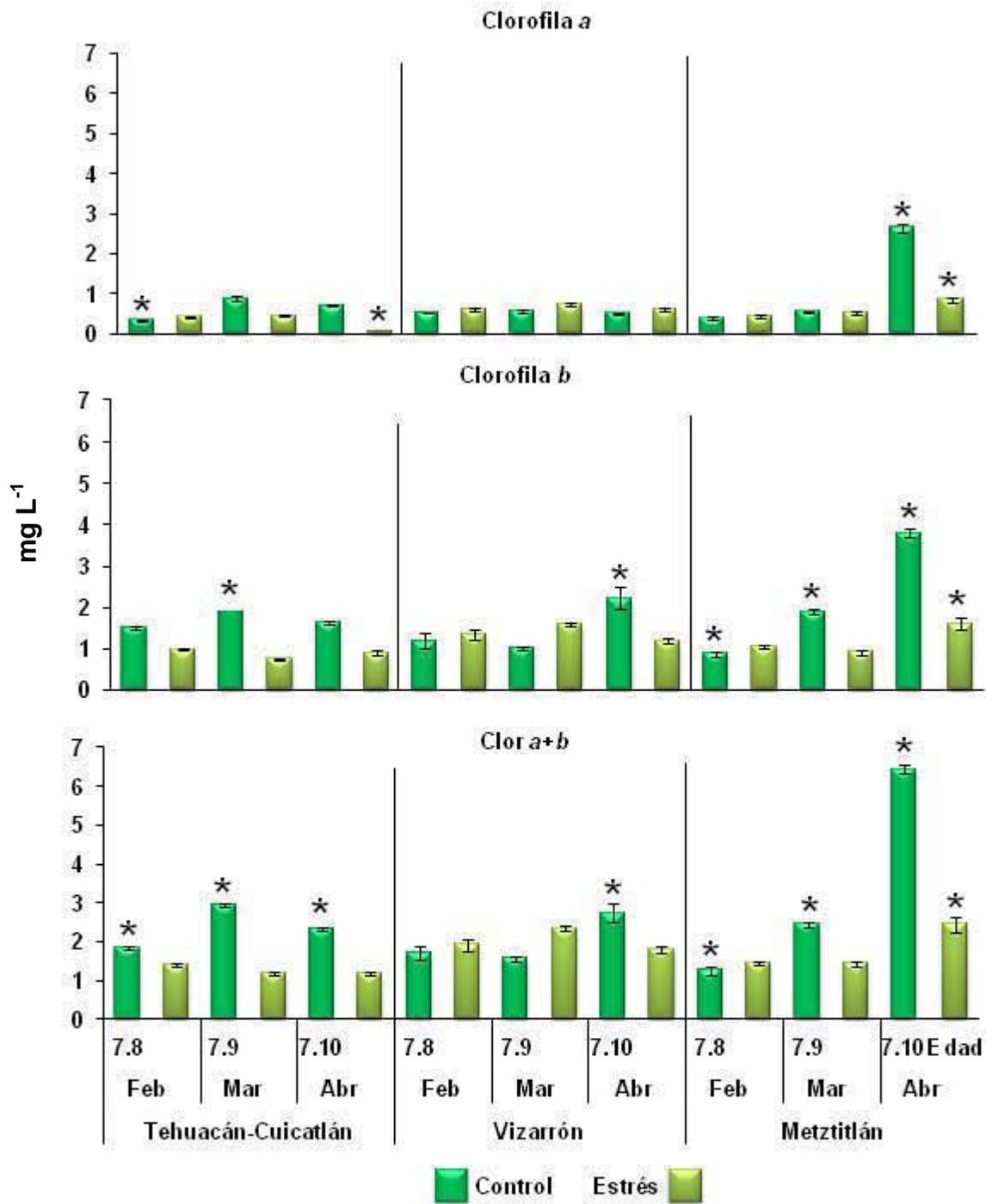


Figura 28. Concentración de clorofilas (mg L^{-1}) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Los asteriscos indican diferencias significativas entre edades para cada tratamiento. Experimento 1; $n = 3$ en todas las poblaciones.

Diferencias significativas entre tratamientos: Clorofila a: Vizarrón $F_{1,5} = 12.826$, $p = 0.002$; Clorofila b Tehuacán-Cuicatlán $F_{1,5} = 77.384$, $p = 0.000$; Clorofilas a+b Tehuacán-Cuicatlán $F_{1,5} = 43.391$, $p = 0.000$.

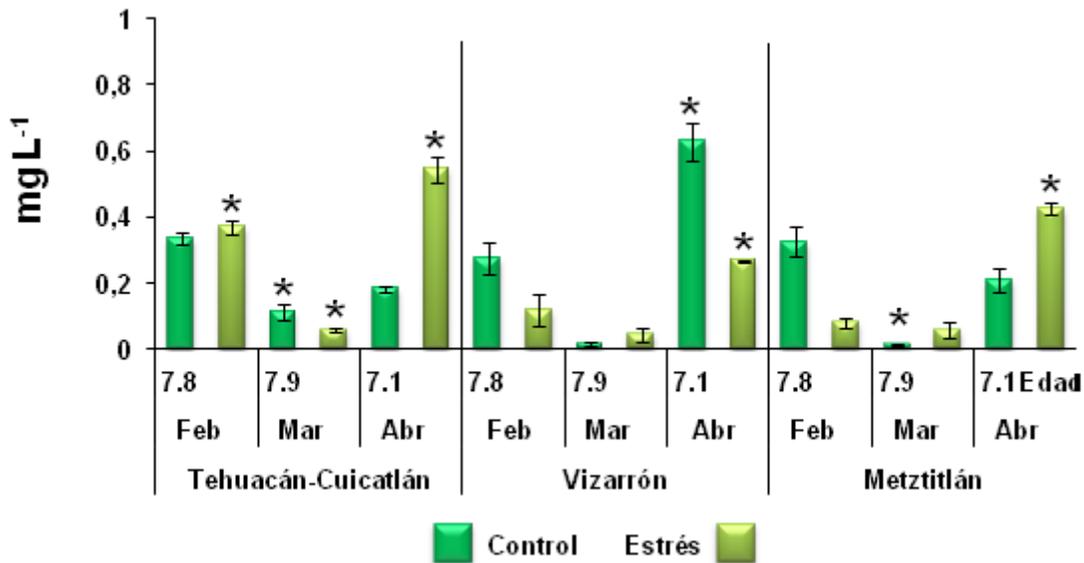


Figura 29. Concentración de carotenoides (mg L^{-1}) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Los asteriscos indican diferencias significativas entre edades para cada tratamiento. Experimento 1; $n = 3$ en todas las poblaciones.

Concentración de ácido málico

En las plantas de la población Tehuacán-Cuicatlán la concentración de ácido málico fue en promedio 0.015 meq g^{-1} . La concentración mínima fue 0.010 meq g^{-1} a las 18:00 h a los 7.8 años en el tratamiento control y la máxima de 0.024 meq g^{-1} a las 18:00 h a los 7.10 años en el tratamiento estrés. En las plantas del tratamiento control a la edad de 7.8 años osciló a lo largo del día; a los 7.9 años la concentración disminuyó al mínimo a las 18:00 h (0.015 meq g^{-1}); a la edad de 7.10 años la concentración más alta fue a las 18:00 h con 0.023 meq g^{-1} y disminuyó hacia las 24:00 h hasta 0.17 meq g^{-1} . En las plantas del tratamiento estrés a la edad de 7.8 años la concentración incrementó durante el día y disminuyó hasta 0.011 meq g^{-1} a las 24:00 h; a los 7.9 años disminuyó al mínimo a las 18:00 h (0.011 meq g^{-1}); a los 7.10 años a las 18:00 h con 0.23 meq g^{-1} y disminuyó hacia las 24:00 h hasta 0.19 meq g^{-1} . No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ni entre edades.

En las plantas de Vizarrón la concentración osciló en promedio en 0.019 meq g^{-1} y se registró la máxima concentración a la edad de 7.8 años a las 6.00 h con un valor de

0.035 meq g⁻¹ y la mínima fue de 0.007 meq g⁻¹ a las 18:00 h. En general se registró el mismo comportamiento en la concentración a lo largo del día para ambos tratamientos: en las edades de 7.8 y 7.9 años incrementó desde las 18:00 h hasta las 6:00, de las 6:00 hacia las 12:00 h la concentración disminuyó. En el tratamiento estrés hubo diferencias estadísticamente significativas entre edades ($F_{1, 23} = 15.868$, $p = 0.001$) (Anexo 2.9). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

En las plantas de Metztlán la concentración varió menos a lo largo del día y osciló entre 0.015 y 0.020 meq g⁻¹, la mínima concentración se registró a las 24:00 h a la edad de 7.8 años en el tratamiento control con 0.011 meq g⁻¹ y la máxima a los 7.9 años en el tratamiento estrés a las 24:00 h con 0.027 meq g⁻¹. En el tratamiento control a los 7.8 años la concentración fue de 0.017 meq g⁻¹ a las 18:00 h y disminuyó hacia las 24:00 h, y volvió a incrementar hasta 0.017 meq g⁻¹ a las 6:00 h; a los 7.9 años incrementó de las 18:00 a las 24:00 h de 0.013 meq g⁻¹ a 0.015 meq g⁻¹ y disminuyó hacia las 12:00 h; a la edad de 7.10 años incrementó a lo largo del día y la concentración más alta se registró a las 24:00 h con 0.026 meq g⁻¹; la edad de 7.10 años fue estadísticamente diferente del resto ($F_{2, 35} = 23.427$, $p = 0.000$) (Anexo 2.9). En el tratamiento estrés la concentración disminuyó de las 18:00 a las 24:00 h de 0.017 meq g⁻¹ a 0.016 meq g⁻¹ y alcanzó 0.021 meq g⁻¹ a las 12:00 h a los 7.8 años; a la edad de 7.9 años la concentración incrementó de las 18:00 a las 24:00 h de 0.016 a 0.027 meq g⁻¹ y disminuyó hacia el mediodía; con 7.10 años de edad incrementó a lo largo del día y a las 24:00 h se registraron 0.020 meq g⁻¹. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

Las plantas de Vizarrón registraron valores más altos en la concentración de ácido málico que en Tehuacán-Cuicatlán y Metztlán (Fig. 30), pero las poblaciones no fueron estadísticamente diferentes entre sí.

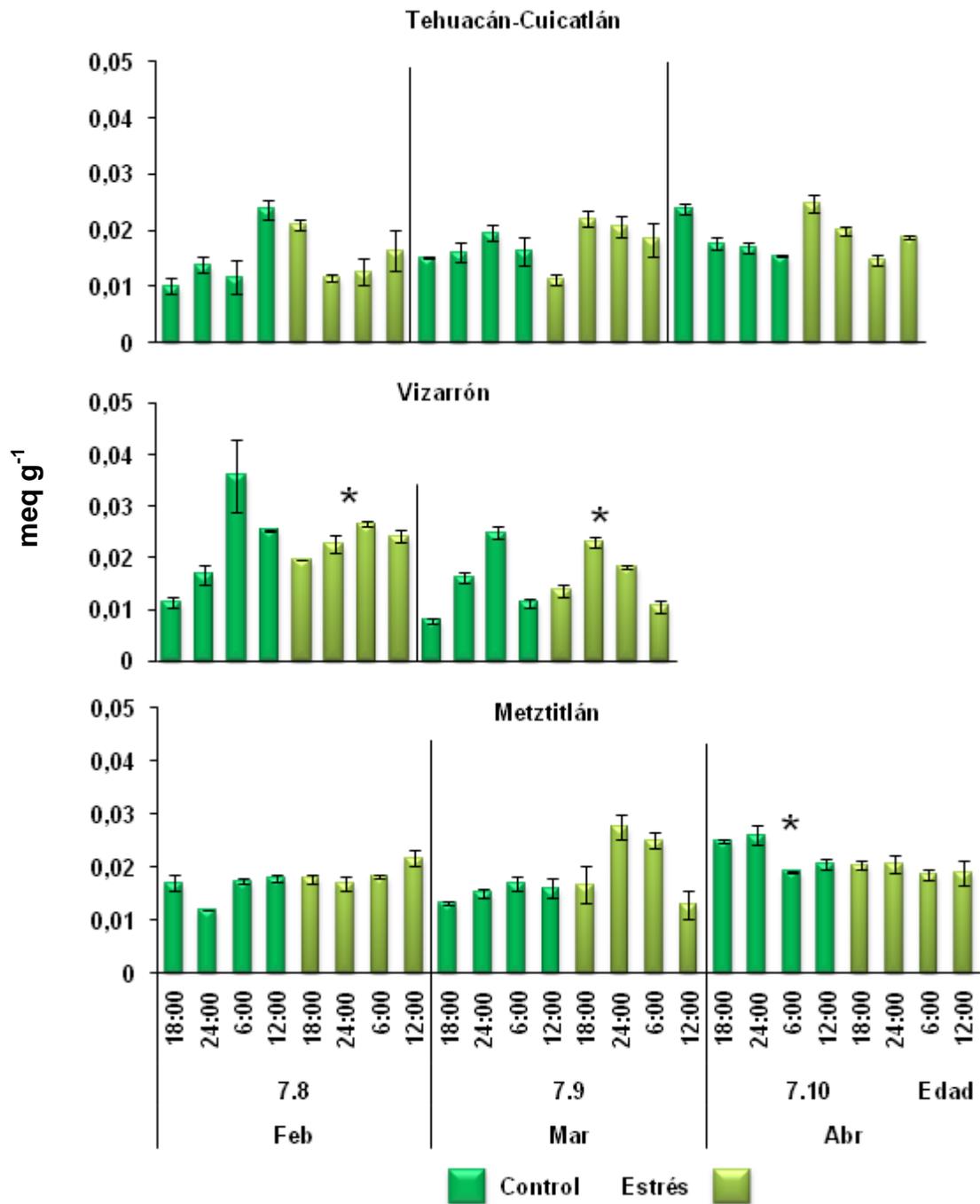


Figura 30. Concentración de ácido málico (meq g⁻¹) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Los asteriscos indican diferencias significativas entre edades para cada tratamiento. Experimento 1; n = 3 en todas las poblaciones.

Captura de CO₂

Las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento control capturaron carbono de las 18:00 a las 6:00 (máximo valor, 254.34 ppm) y negativa a las 12:00 h. En el tratamiento estrés hubo un comportamiento similar pero la mayor captura fue a las 18:00 h (306.68 ppm) No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ni entre edades.

En las plantas de Metztitlán del tratamiento control también la captura de carbono fue de las 18:00 a las 6:00 h, pero el mayor valor fue a las 18:00h (347.95 ppm). En el tratamiento estrés la captura fue sólo entre las 18:00 (302.25 ppm) y 24:00, y negativa entre las 6:00 a 12:00 h. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre edades ni entre tratamientos.

Las plantas de Tehuacán-Cuicatlán tuvieron en promedio mayor captura de CO₂ (96.63 mmol h⁻¹ g⁻¹ PF) que las de Metztitlán (90.26 mmol h⁻¹ g⁻¹ PF) (Fig. 31), pero no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones.

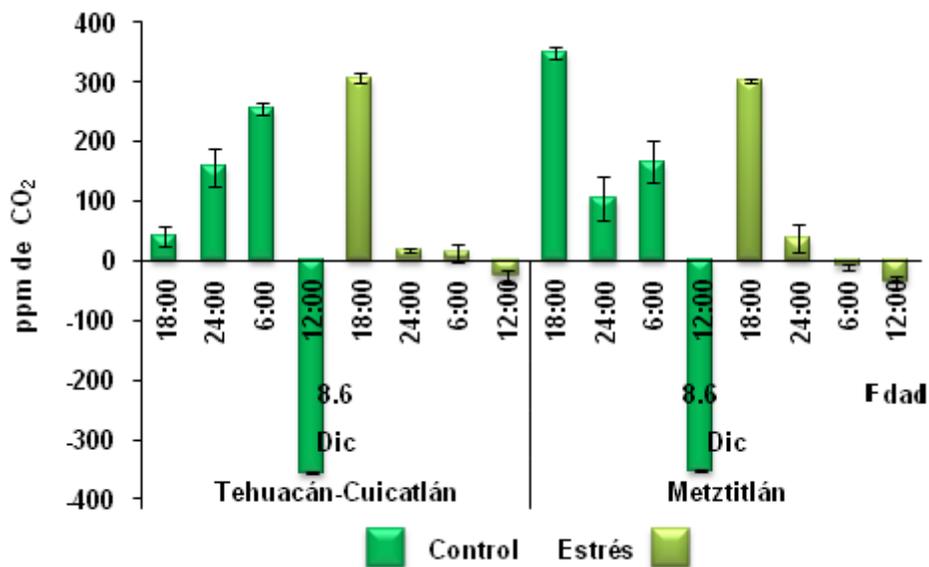


Figura 31. Captura de CO₂ (ppm) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Experimento 1; n= 3 en todas las poblaciones.

Experimento 2

Pigmentos

Concentración de Clorofila *a*

Las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento estrés registraron una concentración de clorofila *a* de 2.10 mg L⁻¹ y en las del tratamiento control 2.67 mg L⁻¹. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

Las plantas de Metztlán del tratamiento estrés registraron 2.37 mg L⁻¹ y las del tratamiento control 1.75 mg L⁻¹. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($F_{1,5} = 26.637$, $p = 0.007$).

Las plantas de Metztlán tuvieron menor concentración de clorofila *a* que las de Tehuacán-Cuicatlán (Fig. 32) pero la diferencia no fue estadísticamente significativa.

Concentración de Clorofila *b*

En las plantas de Tehuacán-Cuicatlán en el tratamiento estrés tuvieron 4.70 mg L⁻¹ de concentración de clorofila *b* y las del tratamiento control 3.10 mg L⁻¹. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($F_{1,5} = 39.063$, $p = 0.003$).

Las plantas de Metztlán del tratamiento control tuvieron 3.10 mg L⁻¹ y las de estrés 4.57 mg L⁻¹ y las. Se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ($F_{1,5} = 133.618$, $p = 0.000$).

En las plantas de Metztlán se registraron valores menores que en Tehuacán-Cuicatlán (Fig. 32) pero no hubo diferencias significativas entre poblaciones.

Concentración de Clorofilas *a+b*

Las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento estrés tuvieron 6.80 mg L⁻¹ y las del control 5.77 mg L⁻¹ en la concentración de clorofilas *a+b*. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos (Fig. 27).

La concentración de las plantas de Metztlán en el tratamiento estrés fue de 6.95 mg L⁻¹ y en el control de 4.85 mg L⁻¹. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($F_{1,5} = 129.473$, $p = 0.000$).

En las plantas de Metztlán se registraron valores menores que en Tehuacán-Cuicatlán (Fig. 32) pero no hubo diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones.

Concentración de Carotenoides

En las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento estrés fue de 0.22 mg L^{-1} y en las control la concentración fue de 0.67 mg L^{-1} en noviembre 2011. Se registraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($F_{1,5} = 31.440$, $p = 0.005$) (Fig. 32).

Las plantas del estrés de Metztlán tuvieron 0.29 mg L^{-1} y en las control 0.15 mg L^{-1} a los 8.5 años (noviembre 2011). No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos.

La concentración más alta de carotenoides se registró para las plantas de Metztlán (Fig. 33) pero no fue diferente significativamente de Tehuacán-Cuicatlán.

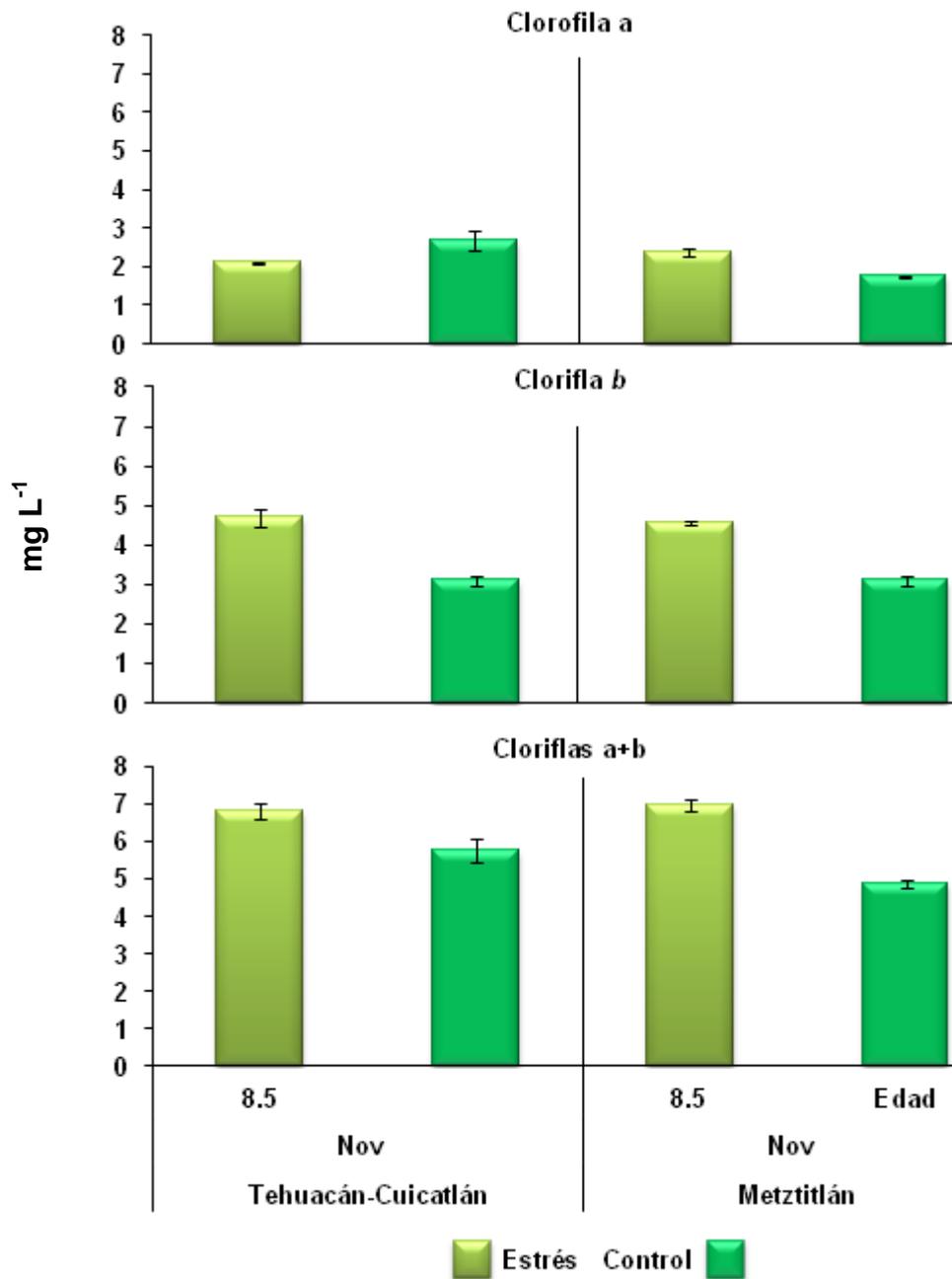


Figura 32. Concentración de clorofilas (mg L⁻¹) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Experimento 2; n= 3 en todas las poblaciones.

Diferencias significativas entre tratamientos en la Clorofila *a*: Metztlán $F_{1,5} = 26.637$, $p = 0.007$; Clorofila *b* Tehuacán-Cuicatlán $F_{1,5} = 39.063$, $p = 0.003$, Metztlán $F_{1,5} = 133.618$, $p = 0.000$; Clorofilas *a+b* Metztlán $F_{1,5} = 129.473$, $p = 0.000$.

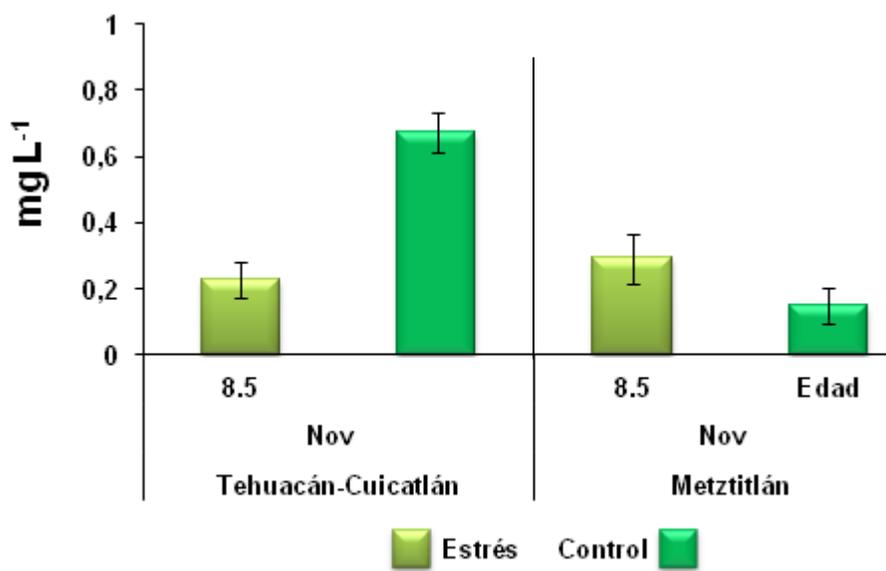


Figura 33. Concentración de carotenoides (mg L^{-1}) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Se marca el error experimental. Experimento 2; $n=3$ en todas las poblaciones.

Diferencias significativas entre tratamientos en Tehuacán-Cuicatlán $F_{1,5}=31.440$, $p=0.005$.

Concentración de ácido málico

En las plantas de la población Tehuacán-Cuicatlán la concentración de ácido málico fue en promedio 0.015 meq g^{-1} . La mínima fue 0.007 meq g^{-1} a las 18:00 h y la máxima de 0.018 meq g^{-1} a las 6:00 h a la edad de 8.5 años. En las plantas del tratamiento estrés incrementó de las 18:00 a las 24:00 h (0.012 meq g^{-1}), a las 6:00 de la mañana incrementó y de nuevo disminuyó hacia el mediodía. En las plantas del tratamiento control incrementó de las 18:00 hasta las 6:00 h de 0.008 meq g^{-1} hasta 0.012 meq g^{-1} , hacia las 12:00 h disminuyó a 0.011 meq g^{-1} . No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

En las plantas de Metztlán la concentración osciló entre 0.015 y 0.020 meq g^{-1} . La concentración más baja se registró a las 18:00 h en las plantas del estrés con 0.010 meq g^{-1} y la máxima a las 12:00 h en el tratamiento control con 0.023 meq g^{-1} . En las plantas del tratamiento estrés disminuyó a las 18:00 h (0.010 meq g^{-1}) y 6:00 h (0.012 meq g^{-1}). Incrementó de las 18:00 h (0.010 meq g^{-1}) hacia las 6:00 h (0.017 meq g^{-1}) y de nuevo

disminuyó al mediodía (0.011 meq g⁻¹). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

Las plantas de Metztlán registraron mayor concentración de ácido málico que las de Tehuacán-Cuicatlán (Fig. 34) pero no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones.

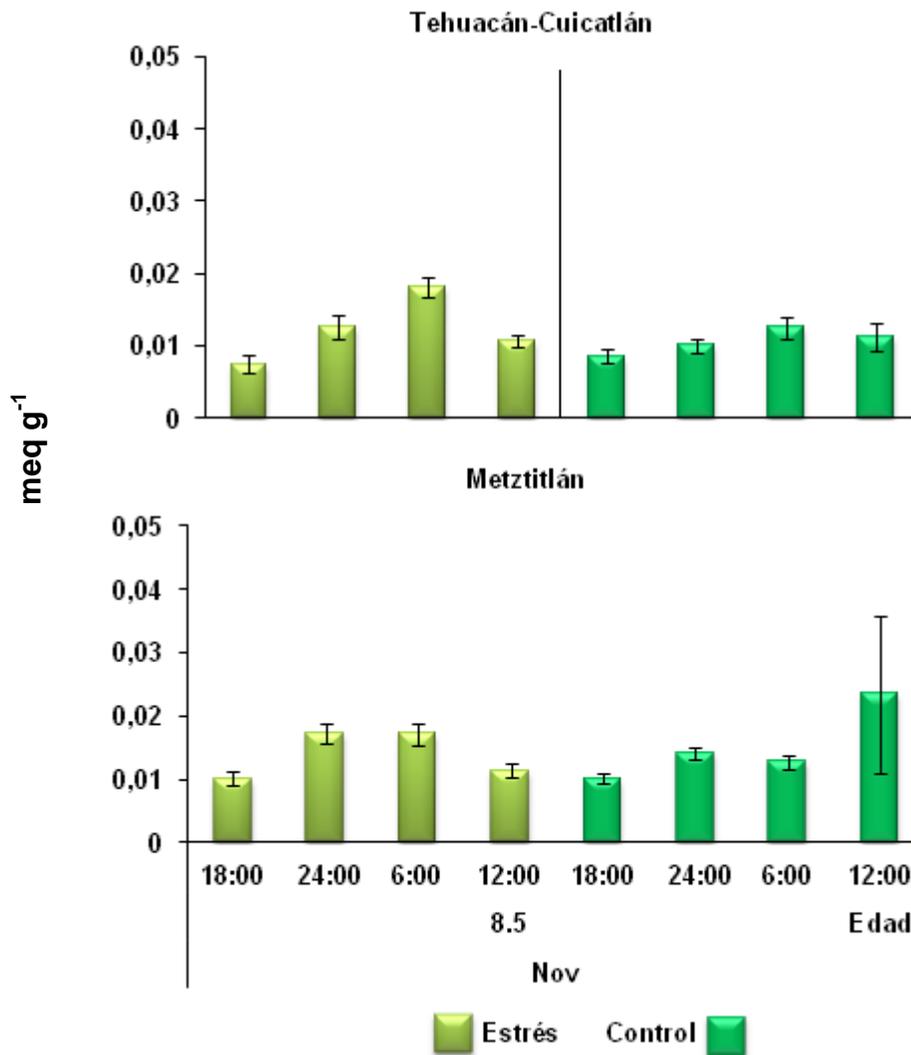


Figura 34. Concentración de ácido málico (meq g⁻¹) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Experimento 2; n= 3 en todas las poblaciones.

Captura de CO₂

En las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del tratamiento estrés hubo la mayor captura de carbono a las 18:00 (379.29 ppm), la cual disminuyó a las 24:00 y 6:00 h, y fue mínima a las 12 h. En las plantas del tratamiento control hubo captura en todas las horas, pero mayor a las 18:00 h (373.63 ppm). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

Las plantas de Metztlán del tratamiento estrés mantuvieron altas tasas de captura de las 18:00 a las 6:00 h (345.26 a 250 ppm), y fue negativa a las 12:00 h. Las plantas del tratamiento control tuvieron un comportamiento similar, pero con un valor alto sólo a las 18:00 h (365.63 ppm). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

Las plantas de Metztlán tuvieron mayor captura de CO₂ que las de Metztlán (Fig. 35) pero no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones.

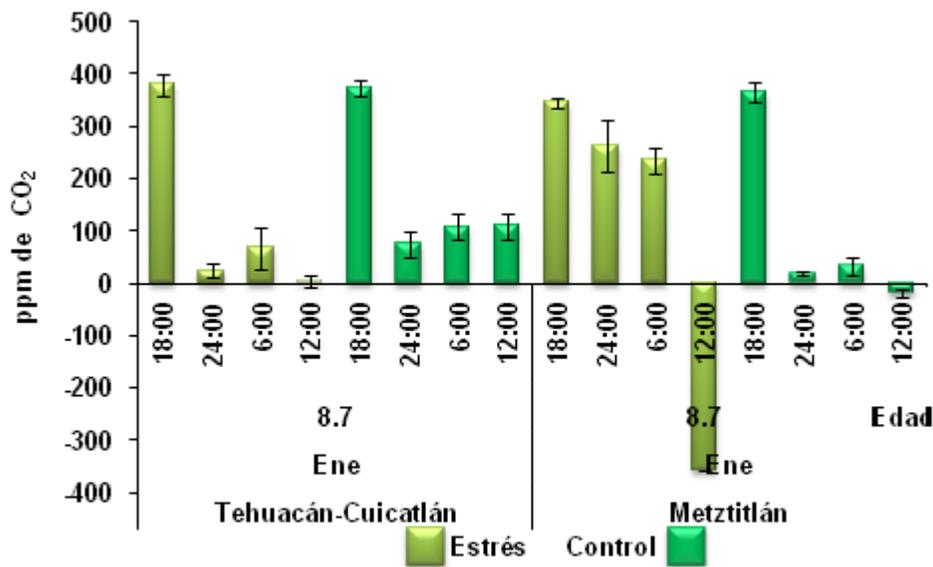


Figura 35. Captura de CO₂ (ppm) en las plantas de las tres poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Las barras indican el error experimental. Experimento 2; n= 3 en todas las poblaciones.

DISCUSIÓN

La baja disponibilidad de agua en el ambiente genera gran cantidad de respuestas bioquímicas en las plantas para minimizar sus efectos; además de poseer componentes genéticos y morfofisiológicos que les proveen la capacidad de tolerar y responder a estas condiciones (Osmond *et al.*, 1987; Mcdowell *et al.*, 2008), como es el caso de las cactáceas. Dichas respuestas al estrés hídrico dependen de la velocidad y la cantidad de agua que han perdido, así como del tiempo que dure la condición estresante, la edad y la especie (Bray, 1997).

En el presente estudio se observaron diferentes respuestas en las plantas de *Echinocactus platyacanthus* en función del parámetro analizado, la población y/o el tiempo de duración de los tratamientos a los que fueron sometidas ya que la condición de estrés no necesariamente produjo siempre una disminución en el crecimiento o en los parámetros fotosintéticos, lo que indica la plasticidad y capacidad de respuesta de las plantas al estrés.

La altura de los tallos en las plantas no se afectó significativamente por el estrés hídrico. El agua contenida en los tejidos suculentos pudo influir en esta respuesta. Entre experimentos destaca que en las plantas de la población Vizarrón no hubo crecimiento cuando pasaron de regadío a estrés, lo cual puede deberse a que provienen de una localidad más seca que las de Tehuacán-Cuicatlán y Metztitlán; y que en las plantas de Metztitlán al pasar de estrés a regadío no incrementó la altura ya que no se recuperaron en el tiempo del experimento.

Una de las respuestas características de las cactáceas, y otras crasuláceas, al estrés hídrico es tener una relación superficie/volumen menor a 1, lo que implica que tienden a disminuir la superficie expuesta al sol, y a aumentar el volumen por un incremento en el parénquima de reserva de agua y mantener su succulencia (Gibson y Nobel, 1986). Esto es más evidente en las cactáceas globosas y barriliformes, como es el caso de *E. platyacanthus*, en este tipo de especies al disminuir la superficie incrementa el volumen de los tallos para que tengan mayor capacidad de almacenar agua como lo reportan Porembski *et al.* (1991). Sin embargo, en este estudio no se observó una respuesta similar en las plantas, la relación superficie/volumen en ambos experimentos

osciló entre 1 y 1.5, destacándose la población de Metztitlán con los menores valores. Una de las causas de esta respuesta pudo ser que la irradiación solar a las plantas no fue directa al estar en condiciones de invernadero con una temperatura promedio de 23 °C, y que por ello el estrés fuera moderado, o que la duración del mismo no llegara a producir una fase de alarma. Las plantas mantuvieron su crecimiento en altura y conforme fueron creciendo no conservaron proporciones idénticas. Los resultados de crecimiento no mostraron un efecto compensatorio de las plantas sometidas primero al déficit hídrico, de manera que durante el periodo posterior de riego semanal no incrementó su crecimiento significativamente ya que los efectos de la sequía en el crecimiento de las plantas perduraron aún después de que ésta terminó. Probablemente el patrón de crecimiento esté asociado con la duración y época del año en que se aplicó la sequía, además de la edad de las plantas.

En un estudio similar con plántulas de *E. platyacanthus* de 1.5 años sólo se registró disminución del volumen en las plántulas sometidas a estrés, en las control la relación superficie/volumen fue menor a 1, y también la población de Vizarrón tuvo los valores más altos del resto de las poblaciones (Ramírez, 2008). La disminución de esta relación aporta ventajas a las cactáceas en los ambientes xerofíticos en los que se distribuyen de manera natural ya que la incidencia de luz disminuye, como observó Mauseth (2000) en *Stenocactus* sp, *Echinocactus grusonii* y *Astrophytum asterias*. Lo mismo se observó en plántulas de hasta 100 días de edad de *E. platyacanthus* y *Polaskia chichipe* sometidas a estrés (Rosas, 2002). En plántulas de *Opuntia streptacantha* se observó que cuando fueron sometidas a condiciones de humedad adecuadas la tasa relativa de crecimiento fue mayor que en condiciones de estrés hídrico (González *et al.*, 2005).

Es importante considerar que a pesar de que el estrés hídrico afectó más el crecimiento las plantas crecieron en altura, principalmente, durante el estudio, la variedad de respuestas en la plantas puede deberse a que si los individuos de una misma especie pertenecen a diferentes poblaciones geográficamente separadas con condiciones ambientales distintas, puede que éstas afecten el componente genético y que presenten variaciones en su anatomía y capacidad de respuesta (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007). Para tolerar, responder y que las plantas mantengan su crecimiento puede ser gracias al agua almacenada en el tejido suculento del tallo la cual puede estarse transportando por

pequeños vasos conductores a los diferentes órganos y partes de la planta (Mauseth, 1993) y/o que es suministrado por el floema como lo registraron Nerd y Neumann (2004) en *Hylocereus undatus* cuando fue sometido a condiciones de estrés, pues en condiciones limitadas de este recurso es importante que se utilice de manera eficiente. Por ejemplo en plántulas de *E. platyacanthus* y *Polaskia chichipe* además de reducir la superficie para disminuir la pérdida de agua, se mantiene su transporte a través del xilema, en este sentido, los cambios en la relación S/V dependen del crecimiento y del estado hídrico de la planta por lo que puede ser una variante anatómica importante en el desarrollo de la tolerancia a la sequía (Rosas, 2002).

El que hubiera crecimiento en las plantas de las 3 poblaciones, pero que éste no fuera igual indica que hay variaciones interpoblacionales dadas por su distinta capacidad de respuesta y del tamaño genéticamente determinado. Las plantas de estudio estuvieron en condiciones de invernadero durante 7 años, con regadío cada 21 días aproximadamente, previo al inicio de los experimentos se estabilizaron durante un mes, y en ese momento se detectaron diferencias significativas en diámetro y altura entre las poblaciones de Metztitlán y Tehuacán-Cuicatlán con la de Vizarrón, que tuvo valores menores. El regadío durante el mantenimiento y estabilización de las plantas probablemente promovió que el contenido de agua en el tejido suculento de las plantas fuera suficiente para soportar el estrés, y que una vez iniciado éste las plantas pasaran a la fase de alarma y se mantuvieran en la de resistencia. Sin embargo, en plantas de 1.5 años de edad, Ramírez (2008) observó que la respuesta al estrés hídrico fue similar en las tres poblaciones ya que el crecimiento del vástago disminuyó y los parámetros de crecimiento disminuyeron haciéndose más evidente con el paso del tiempo, y las plantas de las poblaciones de Tehuacán-Cuicatlán y Metztitlán fueron las más susceptibles. Lo anterior reafirma que las plántulas son más susceptibles al estrés que las plantas de mayor edad.

El crecimiento implica la acumulación de biomasa, producto de la síntesis de fotosintatos y su distribución hacia las diferentes partes de la planta en función de las demandas. Cuando la disponibilidad del agua es baja hay un cambio en la asignación de recursos hacia el brote y las raíces, y este cambio es más evidente debido a que se

acentúa mientras incrementa el tiempo al que están expuestas a la sequía (Crawford, 1989).

En todos los casos la mayor biomasa se acumuló en los tallos, y fue ligeramente mayor en las plantas control en ambos experimentos. Las plantas en estrés mostraron un incremento inicial y una posterior disminución, dirigiendo los recursos a las raíces, que aumentaron su valor, ya que son el sensor primario para indicar a las plantas la disponibilidad de agua en el suelo para absorberla y transportarla al resto de la planta y llevar a cabo el intercambio de nutrimentos y que así las funciones vitales de la planta puedan continuar su ciclo. Dubrovsky y Gómez (2003) señalan que el estrés hídrico generalmente inhibe el incremento de la biomasa en la raíz principal, como lo reportaron para *Pachycereus pringlei*, sin embargo las raíces secundarias incrementan la superficie para poder absorber nutrimentos y humedad presentes en el suelo. Lo anterior sólo se observó en las plantas de Tehuacán-Cuicatlán del experimento 2. La menor asignación de recursos se registró para las espinas, ya que en condiciones de invernadero la irradiación solar no fue directa, y probablemente se formaron menos ya que su principal función es proteger a las plantas de esta condición. La biomasa de las espinas fue ligeramente mayor en las plantas control, lo cual está asociado al crecimiento general. De nuevo, las plantas de la población Vizarrón se diferenciaron significativamente de las otras dos poblaciones, indicando mayor susceptibilidad al estrés.

Los cambios morfológicos debidos a condiciones de estrés hídrico pueden generar incremento en la biomasa de la raíz (Fernández *et al.*, 2002). González *et al.* (2005) registraron una mayor acumulación de biomasa en plántulas de *O. streptacantha* en condiciones de humedad adecuadas, la biomasa aérea y radical que en condiciones de menor suministro de agua. En plántulas de 1.5 años de edad de *E. platyacanthus* la biomasa de la parte aérea del vástago (tallo y espinas) y de la raíz disminuyó con el estrés, y fue más evidente en esta última (Ramírez, 2008).

Además de la acumulación de biomasa, el crecimiento depende de la formación y aumento de tamaño de las células, y de su turgencia, y, por tanto, de la cantidad de agua que contenga la planta. La succulencia en las plantas del experimento 1 fue mayor en las control, en las de estrés la tendencia fue también de aumento; aunque no hubo diferencias significativas, salvo entre poblaciones (Vizarrón con el menor valor), lo cual, al

igual que se mencionó anteriormente, puede indicar que las plantas fueron capaces de mantenerse en resistencia durante el periodo de estudio. Cuando los tratamientos se invirtieron, no varió la respuesta debido probablemente al corto tiempo en que se mantuvieron en esta situación. En un estudio similar, Graham y Nobel (1999) encontraron que la toma de agua por las raíces de *Agave deserti* se dio durante las casi 24 horas del día, a diario, la mayor absorción se dio después del momento en que se aplicó riego después de un periodo de sequía, de manera que tanto el suelo como el tallo se recargaron de agua, necesaria para el desarrollo del sistema radical completo para una recuperación en la totalidad de su contenido de agua para que las plantas sobrevivieran.

La pérdida de agua ocasiona una disminución en la turgencia de las células así como cambios histológicos, en la expresión genética y en la actividad bioquímica. Esto influye de manera directa en el crecimiento debido al control hídrico por medio de los estomas, que pueden cerrarse y afectar la toma de carbono de las plantas (Livingston *et al.*, 2006). En este trabajo se encontró que los parámetros fisiológicos se afectaron en menor medida que los de crecimiento bajo las condiciones de estrés hídrico a las que fueron sometidas.

La clorofila *a* tuvo menor concentración que la *b*, y los carotenoides presentaron las concentraciones más bajas. La respuesta en la concentración de pigmentos de las plantas a las condiciones de estrés y regadío fue similar para ambos tratamientos. La función de los pigmentos accesorios como los carotenoides es la de proteger a las clorofilas de la fotooxidación (Taíz y Zeiger, 2010). En el presente estudio las plantas no estuvieron sometidas a condiciones de irradiación directa por lo que la baja concentración de los caretonoides puede deberse a dicha condición, pero mantuvieron su papel en la captación de energía radiante, sumándola a la de las clorofilas, por lo que la actividad fotosintética no disminuyó a diferencia de lo reportado por Hernández (2007b) en plántulas de *Stenocereus stellatus*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Escontria chiotilla*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *Pachycereus weberi* y *Ferocactus recurvus* en los que la actividad fotosintética disminuyó durante la época de sequía pues la concentración de clorofilas disminuyó debido al estrés.

En plántulas de 1.5 años de *E. platyacanthus* tampoco hubo efectos negativos debido al estrés en el contenido de pigmentos, y al igual que en el presente estudio, la

concentración de clorofila *a*, fue menor que clorofila *b* y *a+b* (Ramírez, 2008) mientras que en *Agave salmiana* (Ruiz *et al.*, 2007) hubo una mayor concentración de clorofila *a* que de clorofila *b*.

Los componentes del aparato fotosintético pueden ser dañados de manera significativa en los genotipos que son susceptibles a la sequía, mientras que los genotipos tolerantes al estrés hídrico son afectados relativamente en menor medida (Rong-hua *et al.*, 2006). En este estudio, las plantas de *E. platyacanthus* no presentaron disminución en la concentración de ácido málico como consecuencia de los efectos del estrés hídrico pues ésta fue mayor en estrés. La respuesta en las tres poblaciones fue similar en el control y en el estrés en los dos experimentos: hubo acumulación durante la noche así como durante las primeras horas del día y una disminución a las 12:00 h del día, lo cual está de acuerdo con Cushman y Bonhert (1999). Algunas especies pueden cambiar de fotosíntesis CAM a C3 dependiendo de la disponibilidad de agua (Cushman, 2001, Dodd *et al.*, 2002), sin embargo en este estudio las plantas de *E. platyacanthus* de 8 años de edad fueron CAM obligadas. Altesor *et al.* (1992) y Loza *et al.* (2003) reportaron que algunas especies de cactus utilizan la vía fotosintética C3 durante sus primeras semanas de desarrollo para cambiar después al metabolismo CAM. Nobel (2002) encontró que en 23 especies de cactus columnares se lleva a cabo el metabolismo CAM, y aún no se ha reportado que en edad adulta alguna especie de este taxa lleven a cabo metabolismo C3.

En plantas de 8 años de edad y en plántulas de *E. platyacanthus* la respuesta en la concentración de ácido málico y de su acumulación durante el día son similares ya que de acuerdo con lo reportado por Ramírez (2008) en plántulas de 1.5 años sometidas a estrés acumularon mayor cantidad y tampoco se registró una disminución por dicha condición.

En las especies el patrón de acumulación de ácidos orgánicos varía mucho y en respuesta a las condiciones ambientales (Winter y Smith, 1996). La acumulación diurna genera que grandes cantidades del CO₂ interno disponible al mediodía se utilice para la descarboxilación de los ácidos orgánicos en la fase III del CAM, por lo que las plantas utilizan una gran cantidad de la luz que absorben para fotosintetizar; es decir, que esto depende de la cantidad de luz que han recibido durante el día las plantas CAM (Adams III y Adams, 1996; Baker y Adams III, 1997; De Mattos *et al.*, 1999; Lüttge, 2002 y 2004). En *Ferocactus recurvus* y *Escontria chiotilla* hubo menor acumulación de ácidos orgánicos

cuando recibieron menor cantidad de luz, mientras que *Stenocereus stellatus* incrementó su acidez también con baja intensidad de luz; en *Neobuxbaumia tetetzo* y *Pachycereus weberi* la acumulación de ácidos orgánicos fue independiente de la cantidad de luz que recibieron (Hernández, 2007b).

La captura de CO₂ demostró que las plantas de control y estrés mantuvieron un metabolismo CAM con fijación de la tarde a las primeras horas del día, y con cierre estomático al mediodía; destaca que en las plantas en estrés los valores más altos fueron a las 18 horas y las diferencias poblacionales ya que las plantas de Tehuacán-Cuicatlán, al pasar de control a estrés y viceversa, fijaron carbono durante todo el día, aunque las de control a estrés tuvieron valores más altos. En cambio, en la población de Metztitlán las plantas tuvieron el mismo comportamiento al cambiar el tratamiento, pero los valores fueron mayores al pasar de estrés a control. Esto nos indica que la disponibilidad constante de agua o la falta de la misma no fue una limitante para la toma de CO₂ pero en la concentración en que es absorbido, y al igual que Nobel (1988) señala para cactus columnares, así como en otras especies de suculentas, el CO₂ atmosférico es tomado casi exclusivamente durante la noche, incluso cuando las plantas tienen buena disponibilidad de agua.

Los resultados obtenidos en las plantas de *E. platyacanthus* a la edad de 8 años indican que el estrés hídrico aplicado no causó, de manera general, una alteración en los procesos de crecimiento ni en los fotosintéticos. En cambio, en plántulas de 1.5 años se reporta (Ramírez, 2008) una mayor afectación en los parámetros de crecimiento pero no en los fotosintéticos. La etapa de plántulas es la más sensible del ciclo de vida de las plantas en general, situación que se acentúa en las cactáceas debido a las presiones ambientales. Este hecho se ha documentado ampliamente para varias especies de la familia (Nobel, 1984; Turner *et al.*, 1966; Álvarez y Montaña, 1997; Arizaga y Ezcurra, 1999; Martínez *et al.*, 2001; Zúñiga, 2001; entre muchos otros). En ambos estudios se pudo detectar que la baja disponibilidad de agua puede afectar de diferente manera e intensidad a cada población dependiendo de la edad ya que no se registró el mismo. En el presente estudio se observó que plantas jóvenes de 8 años de edad, tienen una tolerancia mayor al estrés en comparación con las de 1.5 años, y que en el experimento 1, en el cual

las plantas estuvieron sometidas 8 meses a estrés, toleraron la sequía manteniéndose en la fase de aclimatación antes de llegar a la de daño crónico.

CONCLUSIONES

En las plantas de la población Tehuacán-Cuicatlán el diámetro, la biomasa y succulencia del tallo, la biomasa y el contenido de agua en la raíz, la concentración de clorofila *b* y clorofilas *a+b*, y la captura de CO₂ fueron más susceptibles al estrés hídrico.

En las plantas de la población Vizarrón la altura, el diámetro, la superficie y el volumen, la biomasa del tallo, la concentración de clorofila *b* y clorofilas *a+b* fueron más susceptibles al estrés hídrico.

En las plantas de la población Metztlán el diámetro, la relación superficie/volumen, la biomasa del tallo, el contenido de agua en la raíz, la concentración de clorofila *a* y la captura de CO₂ fueron más susceptibles al estrés hídrico.

El diámetro y la biomasa del tallo fue la variable de crecimiento más afectada por el estrés hídrico. La relación superficie/volumen en osciló entre 1 y 1.5, destacándose las plantas de Metztlán con los menores valores.

La concentración de clorofila *b* fue el pigmento fotosintético más afectado por el estrés. La variación diurna en la concentración de ácido málico indica el comportamiento fotosintético CAM de las plantas.

Las plantas de la población Tehuacán-Cuicatlán y las de Metztlán fueron las más afectadas por el estrés, principalmente el crecimiento.

Al cambiar las condiciones de las plantas de regadío a estrés y viceversa no se observó una respuesta inmediata de afectación o mejoría, respectivamente.

Se registraron diferencias entre poblaciones a nivel de crecimiento ya que las plantas de Vizarrón tuvieron menor tamaño que las de Tehuacán-Cuicatlán y Metztlán.

Las respuestas de las plantas de *Echinocactus platyacanthus* en los parámetros analizados, la población y/o el tiempo de duración de los tratamientos a los que se sometieron las plantas indica que la condición de estrés no necesariamente produjo una afectación en el crecimiento o en la fotosíntesis gracias a su capacidad de respuesta para evitar un daño crónico en el tiempo de experimentación.

LITERATURA CITADA

- Adams III W. W. y B. D. Adams. 1996. Energy dissipation and the xanthophylls cycle in CAM plants. En: Crassulacean acid metabolism. Biochemistry, ecophysiology and evolution. Winter K. y J. A. C. Smith (Eds.). Springer-Verlag, Berlín. p: 97-114
- Altesor A., E. Ezcurra y C. Silva. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Oecologica* **13**: 777-785
- Álvarez M. y C. Montaña. 1997. Germinación y sobrevivencia de cinco especies de cactáceas del Valle de Tehuacán: implicaciones para su conservación. *Acta Botánica Mexicana* **40**: 43-58
- Anderson E. F. 2001. The Cactus Family. Timber Press, Portland, Oregon. 699 pp
- Andrade J. L., E. de la Barrera, C. Reyes-García, F. M. Ricalde, G. Vargas S., C. J. Cervera. 2007. Crassulacean acid metabolism: diversity, environmental physiology and productivity. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **81**: 37-50
- Arias S. 1993. Cactáceas: conservación y diversidad en México. Res. Soc. Méx. Hist. Nat. XLIV: 109-115
- Arizaga S. y E. Ezcurra. 1999. Resultados preliminares de seis cactus reintroducidos a su hábitat en Zapotitlán de las Salinas, Puebla. En: Libro de Resúmenes del 2° Congreso Mexicano y 1° Congreso Latinoamericano y del Caribe de Cactáceas y Otras Suculentas. 26 a 30 de Octubre de 1999. Oaxaca. México
- Arias S., S. Gama y L. Guzmán. 1997. Flora del Valle de Tehuacán–Cuicatlán. Fascículo 14 Cactaceae A. J. Juss. UNAM. México. 146 pp
- Ayala C. G., T. Terrazas, L. López-Mata y C. Trejo. 2006. Morpho-anatomical changes and photosynthetic metabolism of *Stenocereus beneckeii* seedlings under soil water deficit. *Journal of Experimental Botany* **57(12)**: 3165–3174
- Azcón B. J. y M. Talón. 2008. Fundamentos de Fisiología Vegetal. Mc Graw-Hill. Madrid
- Baker D. H. y W. W. Adams III. 1997. The xanthophyll cycle and energy dissipation in differently oriented faces of the cactus *Opuntia macrorhiza*. *Oecologia* **109**: 353-361
- Barthlott W. y D. R. Hunt. 1993. Cactaceae. En: Kubitzki K., J. G. Rohwer y V. Bittrich (Eds.). The family and Genera of Vascular Plants. Vol. II. Springer-Verlag, Berlin

- Behera R. K., P. C. Mishra y N. K. Choudhury. 2002. High irradiance and water stress induce alterations in pigment composition and chloroplast activities of primary wheat leaves. *Journal of Plant Physiology* **159**: 967–973
- Blasius B., F. Beck y U. Lüttge. 1997. A Model for Photosynthetic Oscillations in Crassulacean Acid Metabolism (CAM). *Journal of Theoretical Biology* **184**: 345-351
- Bravo-Hollis H. 1978. Las Cactáceas de México, Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México
- Bravo-Hollis H. y H. M. Sánchez-Mejorada. 1991a. Las Cactáceas de México. Vol. 2 Universidad Nacional Autónoma de México. México
- Bravo-Hollis H. y H. M. Sánchez-Mejorada. 1991b. Las Cactáceas de México. Vol. 3 Universidad Nacional Autónoma de México. México
- Bravo-Hollis H. y L. Scheinvar. 1995. El interesante mundo de las cactáceas. CONACYT Fondo de Cultura Económica. México. 233 pp
- Bray E. A. 1997. Plant Responses to Water Deficit. *Trend in Plant Sciences* **2**:443-44
- Bray E. A. 2004. Genes commonly regulated by water-deficit stress in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany* **55**: 2331–2341
- Buchanan B., W. Gruissem y R. Jones. 2000. Biochemistry and Molecular Biology of Plants. American Society of Plant Physiologist. Rockville, M.D. 1367 pp
- Comisión Estatal del Estado de Hidalgo (COEDHGO). 2012. Página en red: <http://www.coedehgo.gob.mx>
- Comisión Nacional de Áreas Protegidas (CONANP). Página en red: <http://www.conanp.gob.mx>
- Crafts A. S. 1968. Water Structure and Water in the Plant Body. En: Kozlowski T. T. (Ed.). Water Deficits and Plant Growth. Vol. I. Development, Control and Measurement. Academic Press. Nueva York. p: 23-47
- Crawford R. M. M. 1989. Studies in plant survival. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 296 pp
- Cushman J. C. 2001. Crassulacean Acid Metabolism. A plastic Photosynthetic adaptation to Arid Envoroments. *Plant Physiology* **127**: 1439-1448
- Cushman J. C. y H. J. Bohnert. 1997. Molecular Genetics of Crassulacean Acid Metabolism. *Plant Physiology* **113**: 667-676

- Cushman J. C. y H. J. Bohnert. 1999. Crassulacean Acid Metabolism: Molecular Genetics. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **50**: 305-332
- Dawson T. E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* **95**: 565-574
- De Mattos E. A., B. Herzog y U. Lüttge. 1999. Chlorophyll fluorescence during CAM-phases in *Clusia minor* L. under drought stress. *Journal of Experimental Botany* **50**: 253-261
- Dodd A. N., A. M. Borland, R. P. Haslam, H. Griffiths y K. Maxwell. 2002. Crassulacean acid metabolism: plastic, fantastic. *Journal of Experimental Botany* **53**: 569-580
- D.O.F (DIARIO OFICIAL DE LA FEDERACIÓN). 2002. Norma Oficial NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental- especies nativas de México de flora y fauna silvestre- categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 6 de marzo de 2002
- Dubrovsky J. G. y L. F. L. Gómez. 2003. Water Deficit Accelerates Determinate Developmental Program of the Primary Root and Does Not Affect Lateral Root Initiation in a Sonoran Desert Cactus (*Pachycereus pringlei*, Cactaceae). *American Journal of Botany* **90(6)**: 823-831
- Fernández R. J., M. Wang, J. F. Reynolds. 2002. Do Morphological Changes Mediate Plant Responses to Water Stress? A Steady-State Experiment with Two C4 Grasses. *New Phytologist* **155(1)**:79-88
- Flexas J., M. C. Ribas, J. Bota, J. Galmés, M. Henkle, S. C. Martinez y H. Medrano. 2006. Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. *New Phytologist* **172**: 73-82
- Foya C. H. 1987. Fotosíntesis. Compañía Editorial Continental S.A. CECSA. México. 212 pp
- Gibson A. C. y P. S. Nobel. 1986. The Cactus Primer. Harvard University Press. Londres, Inglaterra. 286 pp

- González M. C. F., A. M. Ata, E. M. G. Amador y M. S. O. Almanza. 2005. Influencia de Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA) en el Desarrollo de plántulas de *Opuntia streptacantha* Lem. Sometidas a Sequía, en condiciones de Invernadero. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas* **8(1)**: 5-10
- Graham E. A. y P. S. Nobel. Root Water Uptake, Leaf Water Storage and Gas Exchange of a Desert Succulent: Implications for Root System Redundancy. 1999. *Annals of Botany* **84**: 213-223
- Guzmán U., S. Arias y P. Dávila. 2003. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad. México, D.F. 315 pp
- Hare P. D., W. A. Cress y J. V. Staden. 1998. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant, Cell and Environment* **21**: 535–553
- Hernández A. C. A. 2007 a. Germinación de cinco poblaciones de *Echinocactus platyacanthus* Link y Otto (Cactaceae). Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 78 pp
- Hernández G. O. 2007 b. Estudio comparativo en la ecofisiología de Cactáceas Columnares (Tribu: Pachyceeerae). Tesis de Doctorado (Ciencias). Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz, México. 68 pp
- Herrera A. 2009. Crassulacean acid metabolism and fitness under water deficit stress: if not for carbon gain, what is facultative CAM good for? *Annals of Botany* **103**: 645–653
- Hummel I., F. Pantin, R. Sulpice, M. Piques, G. Rolland, M. Dauzat, A. Christophe, M. Pervent, M. Bouteille , M. Stitt, Y. Gibon, y B. Muller. 2010. *Arabidopsis* Plants Acclimate to Water Deficit at Low Cost through Changes of Carbon Usage: An Integrated Perspective Using Growth, Metabolite, Enzyme, and Gene Expression Analysis. *Plant Physiology* **2**:357-372
- Hunt D. H. 2003. Cactaceae. En: Eggl U. (Ed.). *Illustrated Handbook of Succulent Plants: Dicotyledons*. Springer, Berlin. p: 61-62
- Iskandar H. M., R. E. Casu, A. T. Fletcher, S. Schmidt, J. Xu, D. J. Maclean, J. M. Manners, G. D. Bonnett. 2011. Identification of drought-response genes and a study of

their expression during sucrose accumulation and water deficit in sugarcane culms. *BMC Plant Biology* **11**:12

- Jiménez-Sierra C. M. C. Mandujano, L. E. Eguiarte. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán, Mexico at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation* **135**: 278-292
- Kozlowski T. T. 1968. Water Deficits and Plant Growth. Vol. I. Development, Control and Measurement. Academic Press. Nueva York. 390 pp
- Kramer P. J. y Boyer J. S. 1995. Water Relations of Plants and Soils. Academic Press. USA. 495 pp
- Lambers H., F. S. Chapin III y T. I. Pons. 1998. Plant Physiological Ecology. Springer. Nueva York. 540 pp
- Larcher W. 2003. Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. Springer-Verlag. Berlin. 488 pp
- Lawler D. W. 2001. Photosynthesis. Springer-Verlag Nueva York Inc. USA. 386 pp
- Leclerc J. C. 2003. Plant Ecophysiology. Science Publishers Inc. India. 296 pp
- Levitt J. 1972. Responses of Plants to Environmental Stresses. Academic Press. Nueva York. 697 pp
- Livingston D. P., S. P. Tallury, S. A. Owens, J. D. Livingston, y R. Premkumar. 2006. Freezing in non-acclimated oat: thermal response and histological observations of crowns during recovery. *Canadian Journal of Botany* **84**:199–210
- Loza C. S., T. Terrazas, L. L. Mata y C. Trejo. 2003. Características morfo-anatómicas y metabolismo fotosintético en plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae): su significado adaptativo. *Interciencia* **28**: 83-89
- Lüttge U. 2000. The tonoplast functioning as the master switch for circadian regulation of crassulacean acid metabolism. *Planta* **112**: 761-769
- Lüttge U. 2002. CO₂-concentrating: consequences in crassulacean acid metabolism. *Journal of Experimental Botany* **53**: 2131-2142
- Lüttge U. 2004. Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). *Annals of Botany* **93**: 629-352

- Madhava R. K. V., A. S. Raghavedra y K. J. Raddy. 2006. Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants. Springer. The Netherlands. 350 pp
- Martínez R., G. Manzanero y A. Flores. 2001. Propagación sexual y crecimiento de plántulas de *Stenocereus treleasei* (Britton & Rose) Bacbeb. En: Resúmenes del XV Congreso Mexicano de Botánica. 14 al 19 de Octubre. Jurica, Querétaro.
- Martínez R. A. Y. 2007. Evaluación fisiológica de brotes regenerados *in vitro* de *Echinocactus grusonii* Hildmann (Cacteaceae). Tesis de Licenciatura (Biología), Universidad Autónoma de México. Facultad de Ciencias. México D. F. 76 pp
- Mauseth J. D. 1993. Water-storing and Cavitation-preventing Adaptations in Wood of Cacti. *Annals of Botany* **72**: 81-89
- Mauseth J. D. 2000. Theoretical Aspects of surface-to-volume Ratios and water-storage Capacities of Succulents Shoots. *American Journal of Botany* **87(8)**: 1107-1115
- McDowell N., W. T. Pockman, C. D. Allen, D. D. Breshears, N. Cobb, T. Kolb, J. Plaut, J. Sperry, A. West, D. G. Williams y E. A. Yepez. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* **178**: 719–739
- Munns R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment* **25**: 239–250
- Nelson D. L. y M. M. Cox. 2008. Lehninger Principles of Biochemistry. W. H. Freeman and Company. Nueva York
- Nerd A. y P. M. Neumann. 2004. Phloem Water Transport Maintains Stem Growth in a Drought-stressed Crop Cactus (*Hylocereus undatus*). *The Journal of the American Society for Horticultural Science* **129(4)**: 486-490
- Nobel P. S. 1984. Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert succulents. *Oecologia* **62**:310-317
- Nobel P. S. 1988. Environmental biology of agave and cacti. Cambridge University Press. Cambridge
- Nobel P. S. 2002. Physiological ecology of columnar cacti. En: Columnar cacti and their mutualists; evolution, ecology and conservation. Fleming T. H y A. V. Banuet. (Eds.). University of Arizona Press. Tucson. p: 189-204

- Nobel P. S. y E. De la Barrera. 2000. Carbon and water balances for young fruits and platyopunties. *Physiologia Plantarum* **109**: 160-166
- Ortiz H. Y. D., M. L. Muñoz, Ma. T. C. León y J. A. C. Salazar. 1999. Estrés Hídrico e Intercambio de CO₂ de la Pitahaya (*Hylocereus undatus*). *Agrociencias* 33(4): 397-497
- Osmond C. B., M. P. Austin, J. A. Berry, W. D. Billings, J. S. Boyer, J. W. H. Dacey, P. S. Nobel, S. D. Smith y W. E. Winner. 1987. Stress physiology and the distribution of plants. *BioScience* **37**: 38–46
- Parker J. 1968. Drought-Resistance Mechanisms. En: Kozlowski T. T. Water Deficits and Plant Growth. Vol. I. Development, Control and Measurement. Academic Press. Nueva York. p: 195-324
- Pimienta B. E., J. Zañudo, E. Yopez y P. S. Nobel. 2000. Seasonal variation of net CO₂ uptake for cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) and pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) in a semi-arid environment. *Journal of Arid Environments* **44**: 73-83
- Pimienta B. E., M. E. G. del Castillo-Aranda y P. S. Nobel. 2002. Ecophysiology of a wild platyopuntia exposed to prolonged drought. *Environmental and Experimental Botany* **47**: 77-86
- Pimienta B. E., J. Zañudo y P. S. Nobel. 2005 a. Effects of Young Cladodes on the Gas Exchange of Basal Cladodes of *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae) under Wet and Dry Conditions. *International Journal of Plant Sciences* 166(6): 961-968
- Pimienta B. E., J. Zañudo, V. C. Rosas, A. Valenzuela-Tapia y P. S. Nobel. 2005 b. Young Daughter Cladodes Affect CO₂ Uptake by Mother Cladodes of *Opuntia ficus-indica*. *Annals of Botany* **95**: 363–369
- Porembski S., B. Martens-Aly y W. Barthlott. 1991. Surface/volumen-ratios of plants with special considerations of succulents. *Beitrage zur Biologie der Pflanzen* **66**: 189-209
- Ramírez R. G. 2008. Efecto del estrés hídrico en la fisiología de plantas juveniles de *Echinocactus Platyacanthus* Link Y Otto (Cactaceae). Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. México D. F. 65 pp
- Reigosa M., N. Pedrol y A. Sánchez. 2004. La Ecofisiología Vegetal. Una ciencia de síntesis. Thomson. Madrid, España. 1193 pp

- Rodés G. R. y M. Collazo. 2006. Manual de prácticas de fotosíntesis. Las prensas de ciencias. México. 160 pp
- Rojas-Aréchiga M. 1995. Estudios sobre la germinación de cactáceas del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología). UNAM. México. 125 pp
- Rong-Hua L. I., G. Pei-gio, M. Baum, S. Grandó y C. Salvatore. 2006. Evaluation of Chlorophyll Content and Fluorescence Parameters as Indicators of Drought Tolerance in Barley. *Agricultural Sciences in China* 5(10): 751-757
- Rosas L. U. 2002. Anatomía fisiológica de plántulas de cactáceas bajo estrés hídrico. Tesis de Licenciatura (Biólogo) Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 110 pp
- Ruiz G., C. P. Valdivia, L. Trejo y A. Sánchez. 2007. Reacción fisiológica del maguey (*Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck) a la sequía intermitente. *Revista de la Facultad Agronomía* 24(1): 318-325
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México 432 pp
- Scheinvar L. 2004. Flora Cactológica del Estado de Querétaro: Diversidad y Riqueza. Fondo de Cultura Económica. México. 390 pp
- Shinozaki K. y K. S. Yamaguchi. 2002. Gene Expression and Signal Transduction in Water-Stress Response. *Plant Physiology* 11(5): 327-333
- Smirnoff N. 1993. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist* 125: 27-58
- Taiz L. y E. Zeiger. 2010. Plant physiology. Sinauer Associates Inc. 764 pp
- Toledo V. M. y M. de J. Ordoñez. 1998. El panorama de la biodiversidad de México: una revisión de los hábitats terrestres. En: Ramamoorthy T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.). Diversidad Biológica de México. Instituto de Biología, UNAM. México. p: 739-757
- Turner R., S. Alcorn, G. Olin y J. Booth. 1966. The influence of shade, soil and water on sahuaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127(2-3):95-102
- Vázquez-Yañez C. 1997. Extraordinarias administradores de agua. En: Conabio (Ed.). Suculentas Mexicanas, Cactáceas. CONABIO. México D.F. p:49-54

- Villaseñor J. J., P. Dávila y F. Chiang. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán- Cuicatlán. Bol. Soc. Bot. Méx. 50:135-149
- Winter K. y J. A. C. Smith. 1996. An introduction to crassulacean acid metabolism. Biochemical principles and ecological diversity. En: Crassulacean acid metabolism. Biochemistry, ecophysiology and evolution. Winter K. y J. A. C. Smith (Eds.). Springer-Verlag, Berlín. p: 1-13
- Yamaguchi S. K. y K. Shinozaki. 2005. Organization of *cis*-acting regulatory elements in osmotic and cold-stress-responsive promoters. *Trends in Plant Sciences* 10(2): 88-94
- Yokota A., K. Takahara y K. Akashi. 2006. Water Stress. En: Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants. Madhava-Rao K. V., A. S. Raghavedra y K. Janardhan-Reddy (Eds.). Springer. Netherlands. p: 15-39
- Zúñiga B, G. Malda y H. Suzán. 2001. Condiciones microclimáticas que favorecen el establecimiento de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo. En: Resúmenes del XV Congreso Mexicano de Botánica. 14 al 19 de Octubre. Jurica, Querétaro.

ANEXO 1

La reserva de la Biósfera Barranca de Metztlán se ubica al centro este del Estado de Hidalgo. Integra una superficie de 2'090,512 ha y se localiza entre los 19°35' y 21°25' N y los 97°57' y 99°51' O (CONANP, 2012.). Presenta gradientes altitudinales que van desde los 1000 hasta los 2000 msnm y es hábitat de un conjunto de ecosistemas frágiles de zonas áridas que contienen una gran riqueza en flora y fauna silvestre de importancia biológica. Su clima es cálido y seco (BS h w' (w) (e) g)), con temperatura media anual entre 18° y 22° C, con la temperatura media del mes más frío debajo de 18° C con un régimen de lluvia en verano, con dos estaciones lluviosas separadas por una temporada seca en el verano y una muy marcada en el invierno, con precipitación del mes más húmedo 10 o más veces superior a la del mes más seco, siendo el mes más caliente antes del solsticio de verano. La vegetación es un matorral Xerófilo Crasicaule (COEDEHGO, 2012)

Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán . Se localiza en la parte sur del estado de Puebla y noroeste del estado de Oaxaca entre los 17°39' y 18°53' de latitud norte y los 96°55' y 97°44' de longitud oeste. Forma parte de la región denominada Mixteca Oaxaqueña, y abarca varios valles entre los que destacan los de Cuicatlán, Huajuapán, Tehuacán, Tepelmeme y Zapotitlán. Su clima es de tipo semiárido con temperatura alta, régimen de lluvias de verano con canícula y con poca a extremosa oscilación de temperatura. Los principales tipos de vegetación en la región son el matorral xerófilo, el bosque espinoso, el bosque tropical caducifolio, el pastizal, el bosque de pino-encino y el bosque de encino (Villaseñor *et al*, 1990; CONANP, 2012).

Vizarrón de Montes, Querétaro. Se localiza a 20° 51' N y 99° 43' O. El clima es de tipo semiseco con lluvias de verano, la precipitación media anual es de 500 mm. La temperatura media anual es de 16.7°C. Los principales tipos de vegetación en la región son el matorral xerófilo, el bosque de pino-encino, el bosque de pino-enebro y el pastizal (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991a).

ANEXO 2

ANEXO 2.1 Prueba de Tukey. Diferencias significativas entre edades en la altura del tallo en las plantas de *Echinocactus platyacanthus* del tratamiento control y estrés. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas.

Tehuacán-Cuicatlán							
Experimento 1 Control							
Edad	7.5	7.8	7.9	7.10	7.11	8	8.1
7.5		a	b	b	b	b	b
7.8	a		a	a	a	b	a
7.9	b	a		a	a	a	a
7.10	b	a	a		a	a	a
7.11	b	a	a	a		a	a
8	b	a	a	a	a		a
8.1	b	a	a	a	a	a	
Experimento 2 Estrés							
Edad	8.2	8.3	8.4	8.5	8.6	8.7	
8.2		a	a	a	a	b	
8.3	a		a	a	a	b	
8.4	a	a		a	a	b	
8.5	a	a	a		a	b	
8.6	a	a	a	a		a	
8.7	b	b	b	b	a		

Vizarrón							
Experimento 1 Control							
Edad	7.5	7.8	7.9	7.10	7.11	8	8.1
7.5		b	b	b	b	b	b
7.8	b		a	a	a	a	a
7.9	b	a		a	a	a	a
7.10	b	a	a		a	a	a
7.11	b	a	a	a		a	a
8	b	a	a	a	a		a
8.1	b	a	a	a	a	a	

Vizarrón							
Experimento 1 Estrés							
Edad	7.5	7.8	7.9	7.10	7.11	8	8.1
7.5		a	b	a	b	b	b
7.8	a		a	a	a	a	a
7.9	b	a		a	a	a	a
7.10	a	a	a		a	a	a
7.11	b	a	a	a		a	a
8	b	a	a	a	a		a
8.1	b	a	a	a	a	a	

ANEXO 2.2 Prueba de Tukey. Diferencias significativas entre edades en el diámetro del tallo en las plantas de *Echinocactus platyacanthus* del tratamiento control. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas.

Metztitlán						
Experimento 2 Control						
Edad	8.2	8.3	8.4	8.5	8.6	8.7
8.2		a	a	a	a	b
8.3	a		a	a	a	b
8.4	a	a		a	a	a
8.5	a	a	a		a	a
8.6	a	a	a	a		a
8.7	b	b	a	a	a	

ANEXO 2.3 Prueba de Tukey. Diferencias significativas entre edades en la superficie del tallo en las plantas de *Echinocactus platyacanthus* del tratamiento control y estrés. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas.

Vizarrón						
Experimento 2 Estrés						
Edad	8.2	8.3	8.4	8.5	8.6	8.7
8.2		a	a	a	a	b
8.3	a		a	a	a	b
8.4	a	a		a	a	b
8.5	a	a	a		a	a
8.6	a	a	a	a		a
8.7	b	b	b	a	a	

Metztitlán						
Experimento 2 Control						
Edad	8.2	8.3	8.4	8.5	8.6	8.7
8.2		a	a	a	a	b
8.3	a		a	a	a	b
8.4	a	a		a	a	b
8.5	a	a	a		a	a
8.6	a	a	a	a		a
8.7	b	b	b	a	a	

ANEXO 2.4 Prueba de Tukey. Diferencias significativas entre edades en el volumen del tallo en las plantas de *Echinocactus platyacanthus* del tratamiento control y estrés. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas.

Tehuacán-Cuicatlán							
Experimento 1 Estrés							
Edad	7.5	7.8	7.9	7.10	7.11	8	8.1
7.5		a	b	b	a	a	b
7.8	a		a	a	a	a	a
7.9	b	a		b	a	a	b
7.10	b	a	b		a	a	b
7.11	a	a	a	a		a	a
8	a	a	a	a	a		a
8.1	b	a	b	b	a	a	

Metztitlán						
Experimento 2 Control						
Edad	8.2	8.3	8.4	8.5	8.6	8.7
8.2		a	a	a	a	b
8.3	a		a	a	a	b
8.4	a	a		a	a	a
8.5	a	a	a		a	a
8.6	a	a	a	a		a
8.7	b	b	a	a	a	

ANEXO 2.5 Prueba de Tukey. Diferencias significativas entre edades en la relación superficie/volumen del tallo en las plantas de *Echinocactus platyacanthus* en tratamiento control. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas.

Metztitlán							
Experimento 1 Control							
Edad	7.5	7.8	7.9	7.10	7.11	8	8.1
7.5		a	a	b	a	a	a
7.8	a		a	b	a	a	a
7.9	a	a		b	a	a	a
7.10	b	b	b		b	b	b
7.11	a	a	a	b		a	a
8	a	a	a	b	a		a
8.1	a	a	a	b	a	a	

ANEXO 2.6 Prueba de Tukey. Diferencias significativas entre edades en la biomasa en las plantas de *Echinocactus platyacanthus* en los tratamientos control y estrés. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas.

Biomasa del tallo

Vizarrón			
Experimento 1 Estrés			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		b	a
7.9	b		b
7.10	a	b	

Biomasa de las espinas

Tehuacán-Cuicatlán			
Experimento 1 Control			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		a	b
7.9	a		b
7.10	b	b	

Vizarrón			
Experimento 1 Control			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		a	b
7.9	a		b
7.10	b	b	

Metztitlán			
Experimento 1 Estrés			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		a	b
7.9	a		b
7.10	b	b	

Anexo 2.7 Prueba de Tukey. Diferencias significativas entre edades en la succulencia en las plantas de *Echinocactus platyacanthus* del tratamiento estrés. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas.

Suculencia del tallo

Tehuacán-Cuicatlán			
Experimento 1 Estrés			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		a	b
7.9	a		b
7.10	b	b	

Anexo 2.8 Prueba de Tukey. Diferencias significativas entre edades en la concentración de pigmentos fotosintéticos en las plantas de *Echinocactus platyacanthus* del tratamiento control y estrés. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas.

Clorofila a

Tehuacán-Cuicatlán			
Experimento 1 Control			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		b	b
7.9	b		a
7.10	b	a	

Tehuacán-Cuicatlán			
Experimento 1 Estrés			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		a	b
7.9	a		b
7.10	b	b	

Metztlán			
Experimento 1 Control			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		a	b
7.9	a		b
7.10	b	b	

Metztlán			
Experimento 1 Estrés			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		a	b
7.9	a		b
7.10	b	b	

Clorofila b

Tehuacán-Cuicatlán			
Experimento 1 Control			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		b	b
7.9	b		a
7.10	b	a	

Vizarrón			
Experimento 1 Control			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		a	b
7.9	a		b
7.10	b	b	

Metztitlán			
Experimento 1 Control			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		b	b
7.9	b		b
7.10	b	b	

Metztitlán			
Experimento 1 Estrés			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		a	b
7.9	a		b
7.10	b	b	

Clorofilas a+b

Tehuacán-Cuicatlán			
Experimento 1 Control			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		b	b
7.9	b		b
7.10	b	b	

Vizarrón			
Experimento 1 Control			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		a	b
7.9	a		b
7.10	b	b	

Metztitlán			
Experimento 1 Control			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		b	b
7.9	b		b
7.10	b	b	

Metztitlán			
Experimento 1 Estrés			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		a	b
7.9	a		b
7.10	b	b	

Carotenoides

Tehuacán-Cuicatlán			
Experimento 1 Control			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		b	b
7.9	b		a
7.10	b	a	

Tehuacán-Cuicatlán			
Experimento 1 Estrés			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		a	b
7.9	a		b
7.10	b	b	

Vizarrón			
Experimento 1 Control			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		a	b
7.9	a		b
7.10	b	b	

Vizarrón			
Experimento 1 Estrés			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		a	b
7.9	a		b
7.10	b	b	

Metztitlán			
Experimento 1 Control			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		b	a
7.9	b		b
7.10	a	b	

Metztitlán			
Experimento 1 Estrés			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		a	b
7.9	a		b
7.10	b	b	

Anexo 2.9 Prueba de Tukey. Diferencias significativas entre edades en la concentración ácido málico en las plantas de *Echinocactus platyacanthus* del tratamiento estrés. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas.

Vizarrón		
Estrés		
Edad	7.8	7.9
7.8		b
7.9	b	

Metztitlán			
Control			
Edad	7.8	7.9	7.10
7.8		a	b
7.9	a		b
7.10	b	b	