

1993-A

REG. No. 085356208

**UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA**

---

**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**



ESPECIALIZACION FILOGENETICA Y CONDUCTIVIDAD  
HIDRAULICA DEL XILEMA EN CLADODIOS DE NOPAL  
( *Opuntia spp* ) TUNERO.

---

---

**TESIS PROFESIONAL**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

LICENCIADO EN BIOLOGIA

P R E S E N T A:

SOFIA LOZA CORNEJO

GUADALAJARA, JALISCO. MAYO 1994.

---

---

ESPECIALIZACION FILOGENETICA Y CONDUCTIVIDAD HIDRAULICA  
DEL XILEMA EN CLADODIOS DE NOPAL (*OPUNTIA* SPP.) TUNERO.

A un gran Amigo .

No te puedo retener  
pinto arco iris entre tu y yo  
gotas de lluvia, rayos de sol .  
Te espero en soledad y  
tu ausencia pasa a ser mi eternidad  
tu silencio mi paz  
tu recuerdo mi ilusión  
y a pesar de todo... Creo en ti .

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Eulogio Pimenta Barrios, mi agradecimiento unido a una solicitud de disculpa por la tardanza y abundancia de errores cometidos en la realización de este trabajo .

Debo un reconocimiento especial a Eduardo, encargado del salón de cómputo de la Facultad , por su valiosa ayuda .

Un sincero agradecimiento a Noemí Jiménez Reyes del Lab. de Palinología ( Inst. de Botánica ), por la toma de fotomicrografías .

Mi gratitud a Cecilia Neri Luna por su valiosísima ayuda en la obtención de bibliografía .

Por su amistad de siempre, gracias a Lucila Méndez M. y Celia Robles Murguía .

Gracias a todas aquellas personas que por sus sugerencias, observaciones o de alguna otra manera, contribuyeron a la realización de este trabajo.

## INDICE GENERAL

Indice de Figuras	i
Indice de Tablas	ii
Hipótesis y Objetivos	iii
1. INTRODUCCION	1
2. REVISION DE LITERATURA	2
2.1 Descripción del Subgénero	2
2.1.1 Clasificación y distribución	2
2.1.2 Morfología	2
2.1.3 Tallo	2
2.1.4 Hojas	3
2.1.5 Raíz	3
2.1.6 Fisiología	4
2.1.7 Genética	4
2.2 Anatomía del Xilema	6
2.2.1 Distinción del xilema	7
2.2.2 Diferenciación del elemento traqueal	8
2.2.3 Control de la diferenciación vascular	8
2.2.4 Control del tamaño celular en tejidos vasculares	10
2.2.5 El xilema como elemento para estudiar evolución	10
2.2.6 Especialización evolutiva del xilema	10
2.2.7 Evolución del elemento traqueal	11
2.3 Aspectos Generales de Conductividad Hidráulica	12
2.3.1 Movimiento del agua en la planta	12
2.3.2 Sistema conductor de la raíz	13
2.3.3 Sistema conductor del tallo	13
2.3.4 Resistencias a la conducción	13
2.3.5 Eficacia del sistema conductor	14
2.3.6 Ecuación de Hagen-Poiseuille	14
3. MATERIALES Y METODOS	16
4. RESULTADOS	22
4.1 Estructura de la pared secundaria	22
4.2 Placa de perforación e inclinación de paredes terminales	27
4.3 Longitud de los elementos de vaso	27
4.4 Diámetro de vasos	32
4.5 Frecuencia de vasos	32
4.6 Conductancia hidráulica teórica	33
4.7 Comparación estadística de las variables anatómicas del xilema de nopal tunero	44
4.8 Coeficientes de correlación entre las variables anatómicas del xilema de nopal tunero	45
5. DISCUSION	46
6. CONCLUSIONES	50
7. BIBLIOGRAFIA	51
8. APENDICE	56

## Indice de Figuras

Figura 1. Proceso evolutivo del nopal tunero	5
Figura 2. Desarrollo de un elemento de vaso con placa de perforación simple	9
Figura 3. Estructura de la pared secundaria de los elementos de vaso	20
Figura 4. Placas de perforación de los elementos de vaso	21
Figura 5. Inclinação de las paredes terminales de los elementos de vaso	21
Figura 6. Elementos de vaso de <i>Opuntia</i> spp. con pared secundaria tipo helicoidal y escaleriforme	24
Figura 7. Elementos de vaso de <i>Opuntia</i> spp. con pared secundaria reticulada	25
Figura 8. Porcentaje total de los tipos de pared secundaria	26
Figura 9. Porcentaje total de los tipos de pared terminal en los elementos de vaso	29
Figura 10. Porcentajes de las clases de longitud de los elementos de vaso	31
Figura 11. Vasos de xilema de "Picochulo" ( <i>Opuntia</i> sp.) en sección transversal	36
Figura 12. Porcentaje de clases de diámetro de vasos en la morfoespecie "Picochulo"	40
Figura 12a. Porcentajes de conductancia hidráulica por clases de diámetro de vasos de "Picochulo"	40
Figura 13. Porcentaje de clases de diámetro de vasos en la morfoespecie "Chapeada" ( <i>Opuntia</i> sp.)	41
Figura 13a. Porcentajes de conductancia hidráulica por clases de diámetro de vasos en "Chapeada"	41
Figura 14. Porcentaje de clases de diámetro de vasos en la morfoespecie silvestre "Tapón" ( <i>Opuntia robusta</i> )	42
Figura 14a. Porcentajes de conductancia hidráulica por clases de diámetro de vasos en "Tapón"	42
Figura 15. Porcentaje de clases de diámetro de vasos en la morfoespecie silvestre "Cardón" ( <i>Opuntia streptacantha</i> )	43
Figura 15a. Porcentajes de conductancia hidráulica por clases de diámetro de vasos de "Cardón".	43

## Indice de Tablas

Tabla 1.	Morfoespecies de nopal utilizadas	17
Tabla 2.	Porcentajes de los tipos de pared secundaria en morfoespecies de nopal tunero	23
Tabla 3.	Porcentajes de los tipos de inclinación de pared terminal en los elementos de vaso	28
Tabla 4.	Longitud promedio de los elementos de vaso en morfoespecies de nopal tunero	30
Tabla 5.	Diámetro promedio de vasos en morfoespecies de nopal	35
Tabla 6.	Frecuencia promedio de vasos en morfoespecies de nopal tunero	37
Tabla 7.	Porcentajes de conductancia hidráulica en morfoespecies de nopal utilizando un coeficiente de viscosidad de $10^{-4}$ kg seg/m <sup>2</sup>	38
Tabla 8.	Porcentajes de conductancia hidráulica en morfoespecies de nopal, utilizando un coeficiente de viscosidad de $10.25^{-5}$ Kg seg/m <sup>2</sup>	39
Tabla 9.	Análisis de varianza para la longitud de los elementos de vaso en morfoespecies de nopal <i>Opuntia</i> spp. tunero	56
Tabla 10.	Análisis de varianza para el diámetro de vasos en morfoespecies de nopal tunero	56
Tabla 11.	Análisis de varianza para la frecuencia de vasos en secciones transversales de cladodios de nopal tunero	57
Tabla 12.	Coefficientes de correlación entre las variables anatómicas del xilema en cladodios de nopal tunero	57

## HIPOTESIS

Los miembros del subgénero *Opuntia* han logrado un alto grado de diferenciación en los elementos del xilema, por lo cual es de esperarse una alta capacidad de conducción del agua.

## OBJETIVOS

1. Identificar las principales variaciones anatómicas del xilema en cladodios adultos de diferentes morfoespecies de nopal (*Opuntia* spp) tunero.
2. Establecer el tipo de flujo permanente en los vasos de xilema mediante el cálculo del número de Reynolds.
3. Estimar la capacidad de conducción teórica del xilema utilizando una modificación de la fórmula de Hagen-Poiseuille.



## 1. INTRODUCCION

El xilema es un tejido complejo que funciona como sistema de transporte que moviliza agua y minerales en la dirección de la corriente transpiratoria de la planta; además de proporcionarle soporte mecánico. En las plantas con flores, el xilema está constituido por células individuales que se denominan elementos de vaso, que al igual que las traqueidas son células muertas con pared secundaria lignificada, que se deposita en los sucesivos elementos de vaso como anillos, hélices y redes. A dichos engrosamientos se les denomina respectivamente, anular, helicoidal y reticulado. Elementos con un desarrollo todavía mayor que los espesamientos secundarios, presentan puntuaciones (Esau, 1976; Cronquist, 1986).

Los elementos de vaso tienen una o más perforaciones que los comunican con los elementos adyacentes. Dichas perforaciones eliminan toda resistencia al flujo del agua entre las células sucesivas que forman el vaso y en consecuencia, el vaso es un dispositivo aún más eficiente que una serie de traqueidas para el transporte del agua (Ray, 1985).

Un alto grado de especialización del xilema puede reflejarse en la capacidad de conducción de agua. Para describir cuantitativamente el movimiento de fluidos en el xilema, se requiere relacionar el flujo a la fuerza conductora particular causante del movimiento. Para tubos cilíndricos, una relación apropiada es la determinada experimentalmente por Hagen-Poiseuille, quienes encontraron que "el volumen de fluido que se mueve por unidad de tiempo a lo largo de un cilindro, es directamente proporcional a la cuarta potencia del diámetro de dicho conducto y que el movimiento depende Directamente de una disminución en la presión hidrostática" (Nobel, 1974).

La ecuación de Hagen-Poiseuille está basada en las características de flujo laminar en tubos ideales, de diámetro constante. Dicha fórmula nos indica la influencia importante que ejercen el número de vasos; pero especialmente la que ejercen el diámetro de los mismos (Nobel, 1974; Gibson *et al.*, 1984).

El presente estudio forma parte de un proyecto de investigación biosistemático orientado en primera instancia a la descripción de aspectos biológicos del nopal tunero (*Opuntia* spp.), tales como: anatomía, morfología, fisiología, reproducción, ecología, genética, evolución y composición química en tallos, frutos, semillas y flores; que ayuden a un mejor conocimiento de esta cactácea.

Es importante señalar que este trabajo se realizó con el fin de investigar si existen diferencias anatómicas y de capacidad de conductancia hidráulica teórica del xilema, a nivel de morfoespecies en condiciones de campo; su verificación permitirá en el futuro el mejoramiento de una o más morfoespecies de nopal tunero.

## 2. REVISION DE LITERATURA

### 2.1 Descripción del Subgénero

#### 2.1.1 Clasificación y distribución

Los nopales tuneros pertenecen al Orden Cactales, Familia Cactaceae, subfamilia Opuntioideae, Tribu Opuntiae, género *Opuntia* y subgénero *Opuntia*.

La taxonomía del subgénero *Opuntia* es aún confusa porque la mayoría de las descripciones se han realizado en base a un solo ejemplar, sin considerar la variabilidad existente en su hábitat original. Esto ha ocasionado diferenciación de especies que en realidad, no son más que variedades o híbridos (Bravo, 1978).

Las formaciones vegetales de nopaleras (*Opuntia* spp.; Cactaceae) se ubican principalmente en el centro y norte de México, sobre todo en el centro de Zacatecas, y en menor extensión, en los estados de Aguascalientes, Jalisco, Durango, Guanajuato y San Luis Potosí (Marroquín *et al.*, 1964).

#### 2.1.2 Morfología

En las zonas áridas y semiáridas de México, diferentes factores limitan el crecimiento de las plantas. El agua es el principal factor limitante; además, los vientos fuertes y secos, cambios bruscos de temperatura a través del día y la presencia de sales y substancias tóxicas, agudizan la falta de agua.

La evolución de los nopales tuneros en este tipo de ambientes, ha conducido a que las diferentes especies del subgénero *Opuntia* desarrollen características morfológicas, fisiológicas y bioquímicas que les permiten adaptarse a tales condiciones adversas (Pimienta, 1990).

#### 2.1.3 Tallo

El subgénero *Opuntia* incluye numerosas especies con hábitos de crecimiento arborescente, arbustivo y rastrero; con o sin tronco definido. Los cladodios (pencas) o tallos, son aplanados y pueden ser de forma lanceolada, elíptica, abovada y hasta suborviculares (Bravo, 1978).

La epidermis se encuentra revestida de una cutícula gruesa cuya función principal es la prevención de la pérdida de agua por evaporación (transpiración). De ordinario, la transpiración cuticular es variable entre especies, pero la causa de su variabilidad es incierta (Conde, 1975).

Los únicos espacios intercelulares de la epidermis son los estomas, que tienen como función principal, regular el intercambio de gases ( $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2\text{O}$ ) entre la planta y la atmósfera (Cronquist, 1986).

Resultados obtenidos por Loera (1990), establecieron que la frecuencia más alta de estomas se encuentra en morfoespecies silvestres; en contraste con las morfoespecies de solar y cultivadas que poseen frecuencias más bajas de estomas, pero éstos son de mayor tamaño; lo cual aparentemente contribuye a incrementar un balance en la resistencia de éstos a la transpiración. Por otra parte, estudios recientes han revelado que la mayoría de las morfoespecies de nopal tienen estomas hundidos (Pimienta, en prensa).

Debajo de la epidermis de los cladodios se distingue una capa de células de color verde intenso que constituye el tejido de clorénquima y que debe su color al abundante contenido de cloroplastos en sus células. En este tejido es donde se realiza la fotosíntesis. En la porción interna de los cladodios se encuentra un cilindro de células blancas que deben su color al reducido número de cloroplastos y a la presencia de vacuolas grandes, las cuales ocupan el 95% del volumen celular. Técnicamente a este tejido se le conoce como parénquima medular, siendo su principal función el almacenamiento de agua; este tejido imparte el carácter de succulencia en el nopal (Gibson y Nobel, 1986).

#### 2.1.4. Hojas

Una modificación importante en los nopales tuneros para enfrentar las condiciones adversas, es la reducción en el tamaño de la lámina foliar (hojas). Las hojas del nopal se diferencian durante el desarrollo de los cladodios jóvenes y después de 30 a 40 días, se desprenden de los cladodios y son reemplazadas por las espinas, que son hojas modificadas, esclerificadas. La presencia de hojas pequeñas y efímeras contribuye a reducir la pérdida de agua de las plantas por el proceso de transpiración foliar. En ausencia de hojas permanentes, el proceso fotosintético se realiza en los tallos verdes (Pimienta, 1990).

#### 2.1.5 Raíz

Los nopales tuneros presentan un sistema radical superficial. Las raíces se diferencian a partir de las aréolas que se localizan en la porción del cladodio que se encuentra enterrado en el suelo o en contacto con éste. La mayor densidad de raíces se encuentra de 0 a 30 cm de profundidad (Hernández, 1978; citado por Pimienta, 1990).

Dentro de las relaciones hídricas, es importante considerar la conductividad hidráulica de la raíz. Las plantas de las zonas áridas están sometidas a sequías prolongadas que son interrumpidas por lluvias esporádicas. La sequía reduce la conductividad hidráulica de la raíz ( $L_p$ ), un coeficiente relativo a la tasa de flujo de agua, gobernada por una diferencia de potencial hídrico. A su vez, la baja conductividad hidráulica de la raíz, reduce la pérdida de agua de las plantas que se desarrollan en zonas áridas (Nobel & Bingru, 1992).

#### 2.1.6 Fisiología

En el nopal, la presencia de un metabolismo ácido crasuláceo (CAM), es una adaptación fisiológica importante. Una porción significativa del agua transpirada en la noche se deriva del agua almacenada en los tejidos suculentos; no obstante, el agua tomada de dicho almacén debe ser restituida durante los periodos en que hay suficiente agua disponible en el suelo (Hanscom & Ting, 1978; Schulte & Nobel, 1989).

Se ha demostrado que este tipo de metabolismo puede estar implicado en el mejoramiento de captación de agua; ya que la incorporación nocturna de  $CO_2$  conduce a un incremento en la concentración de malato en las vacuolas de las células del clorénquima, que es paralela con un incremento en la tensión de succión en el xilema (Ruess *et al.*, 1988).

Representa también una gran ventaja un sistema radical de gran extensión y una mayor eficiencia de éste en la absorción. A estas características se suman, la reducción de la lámina foliar, cutícula gruesa, estomas hundidos y presencia de tricomas; los cuales ejercen marcados efectos sobre la tasa de transpiración (Wilkins, 1989).

#### 2.1.7 Genética

El nopal tunero es una planta que presenta un amplio polimorfismo, lo cual se observa al estudiar la variación morfológica en poblaciones cultivadas, silvestres y de solar (Pimienta, en prensa).

Por los estudios realizados acerca de la variabilidad de nopal tunero en condiciones silvestres y cultivadas de las zonas semiáridas de México, varios autores creen que esta variabilidad surgió por hibridización natural asociada con poliploidía y aislamiento geográfico. Una observación interesante que surgió de estudios citogenéticos es que las formas y variedades de nopal tunero, con número de cromosomas más alto ( $2n=66$  y  $2n=88$ ), se encuentran en condiciones cultivadas. En contraste, los números de cromosomas más bajos son encontradas en poblaciones silvestres ( $2n=22$  y  $2n=44$ ) (Pimienta, 1990).

En la Figura 1, se muestra el posible proceso evolutivo que han seguido para diferenciarse, algunas formas de nopal tunero.

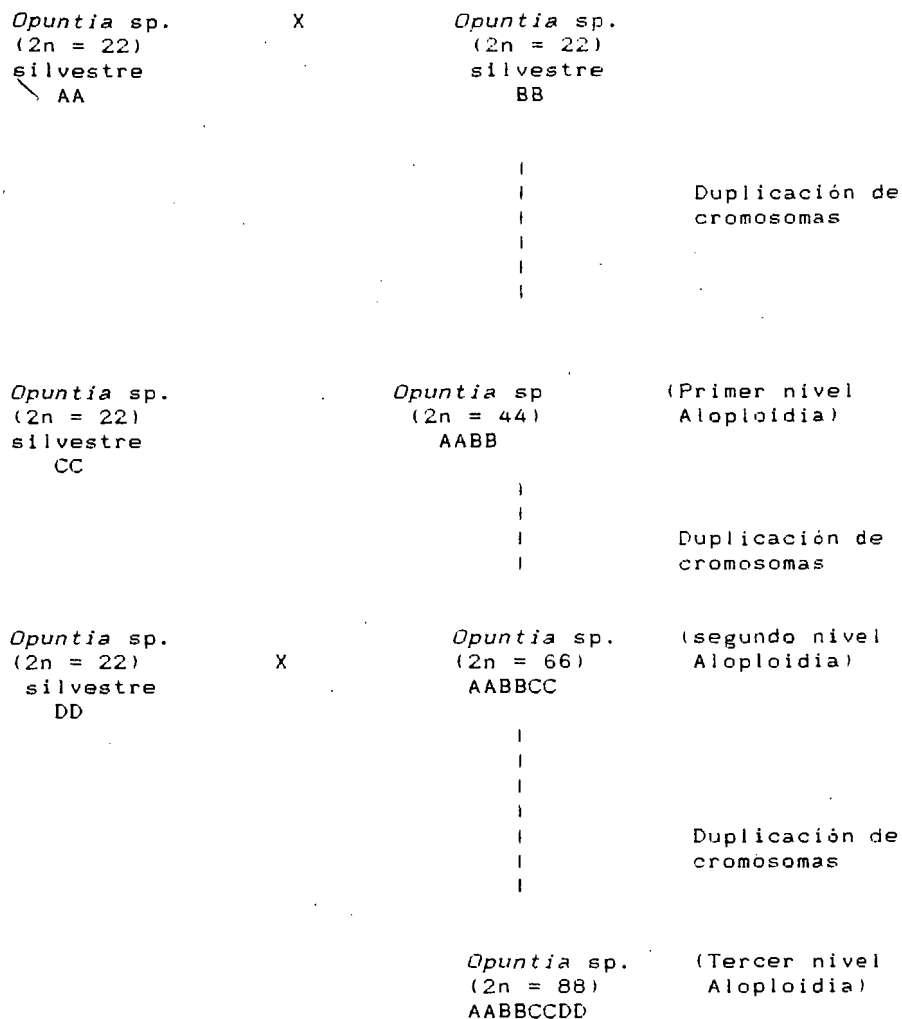


Fig.1 Posible proceso evolutivo que han seguido para diferenciarse algunas formas de nopal tunero (Pimienta, 1990).

Los cambios en niveles de ploidía son expresados, comúnmente, por un incremento en el vigor vegetativo (tamaño del cladodio), vigor reproductivo (tamaño del fruto) y tamaño de los estomas (Pimienta, 1990).

## 2.2 Anatomía del Xilema

En la estructura básica del xilema se distinguen dos sistemas diferentes: el axial y el radial. Los principales tipos celulares de que están formados cada uno de estos sistemas son los siguientes:

Tipos celulares	Función principal
<u>Sistema axial</u>	
Elementos conductores	Conducción de agua
Traqueidas Elementos de vaso	
Fibras	Soporte estructural
Fibrotraqueidas Fibras libriformes	
Células parenquimáticas	Almacenamiento y traslado de sustancias orgánicas
<u>Sistema radial</u>	
Células parenquimáticas	Almacenamiento y traslado de sustancias orgánicas

El sistema axial (vertical) y el radial (transversal), están estrechamente relacionados por su origen, estructura y función. En el sistema conductor los radios contienen por lo general, células vivas. Los radios son placas radiales de células parenquimáticas en los haces vasculares de algunas herbáceas y todas las dicotiledóneas leñosas. Su organización anatómica y fisiológica viene a reflejar la especialización en el intercambio xilema-floema (Esau, 1976; Van Bel, 1990).

El sistema axial consta según las especies de plantas, de una o más clases diferentes de elementos traqueales no vivos, fibras y células parenquimáticas. Se ha establecido que si bien, las células del xilema están en contacto con las células vivas del parénquima, éstas no son un requerimiento para la función de transporte que realiza el xilema (Ting, 1982).

### 2.2.1 Distinción del xilema

#### a) Xilema primario

Los elementos celulares que lo constituyen son traqueidas, elementos de vaso, fibras, parénquima. Su organización es simple: en el tallo forma haces longitudinales separados por áreas de parénquima interfascicular. El xilema primario deriva del tejido meristemático denominado procambium. Se diferencia en conjunción con el crecimiento del cuerpo primario de la planta y se divide en protoxilema y metaxilema (Esau, 1976; Flores, 1987).

El protoxilema es el tejido que aparece al empezar la diferenciación vascular. Se caracteriza porque los elementos traqueales tienen engrosamientos anulares o helicoidales; permitiendo de este modo, la expansión celular y la rápida extensión de la pared de los elementos de vaso; ya que éstos se desarrollan en un periodo de alargamiento rápido del órgano (Stevenson & Mertens, 1980).

Los elementos de vaso del protoxilema pueden ser más estrechos que los del metaxilema; sin embargo, puede haber una transición gradual en el tamaño de las células entre las dos partes del xilema primario. El metaxilema aparece después del protoxilema: su proceso de diferenciación se lleva a cabo mientras que el brote está alargándose y madura cuando ha terminado dicho alargamiento; esto es, cuando el órgano completa su crecimiento en longitud (Esau, 1976).

#### b) Xilema secundario

Tiene los mismos tipos celulares que el xilema primario; traqueidas, elementos de vaso, fibras y parénquima.

Su organización es más compleja que el xilema primario y tiene dos sistemas: axial, cuyas células tienen ejes paralelos al eje del tallo y sistema radial, en el cual las células tienen sus ejes en ángulo recto con respecto al tallo. El xilema secundario forma parte del cuerpo secundario de la planta y deriva de un meristemo denominado cambium vascular; en el que las células iniciales fusiformes dan origen a los elementos del sistema axial y las células iniciales de los rayos dan origen a los elementos del sistema radial (Flores, 1987).

### 2.2.2 Diferenciación del elemento traqueal

Al iniciarse el proceso de diferenciación, el joven elemento traqueal tiene un protoplasto que contiene todas las organelas típicas de una célula meristemática. Al avanzar el proceso, el núcleo se hace poliploide y aumenta su tamaño. El retículo endoplasmático parece estar involucrado con el acarreo de materiales, hacia aquellos sitios en que tiene lugar el engrosamiento secundario de la pared. Los microtúbulos están distribuidos, inicialmente, a lo largo de toda la pared, pero más tarde se concentran en bandas en los sitios de los futuros engrosamientos secundarios (Torrey, 1971; Flores, 1987).

Los engrosamientos de la pared secundaria se producen por el depósito desigual de lignina; polímero que se distribuye a nivel celular, donde la pared tiene que ser protegida de enzimas hidrolíticas (Burgess, 1985).

En los sitios de las placas perforadas, desaparece toda la pared primaria. La remoción de materiales en esa área es gradual y cuando la placa de perforación es escaleriforme, quedan algunas fibrillas en las perforaciones (Flores, 1987).

En la figura 2 se muestra el proceso de desarrollo de un elemento de vaso con placa de perforación simple.

Los restos de membrana se encuentran en casi todas las dicotiledóneas primitivas con placas de perforación escaleriforme en los vasos y son potencialmente interesantes en la demostración de la transición entre traqueidas y elementos de vaso (Carlquist, 1992).

El proceso de citodiferenciación del xilema muestra una secuencia ordenada de eventos, que culmina con la deposición de una estructura de pared secundaria precisa, la muerte del elemento traqueal y la interconexión de elementos contiguos. Todo el proceso está regulado por factores genéticos, hormonales y nutricionales (Torrey, 1971; Flores, 1987).

### 2.2.3 Control de la diferenciación vascular

En estudios recientes sobre el control genético, se han descubierto genes que son expresados en el meristemo vascular y se ha determinado experimentalmente, la influencia que ejercen algunos reguladores del crecimiento como auxinas, giberelinas y citoquininas; en el proceso de citodiferenciación.

Dichas hormonas influyen en la expresión de atributos tales como diámetro, longitud, engrosamiento de la pared de los elementos traqueales; así como en el número de elementos diferenciados que son formados (Torrey, 1971; Aloni, 1992).



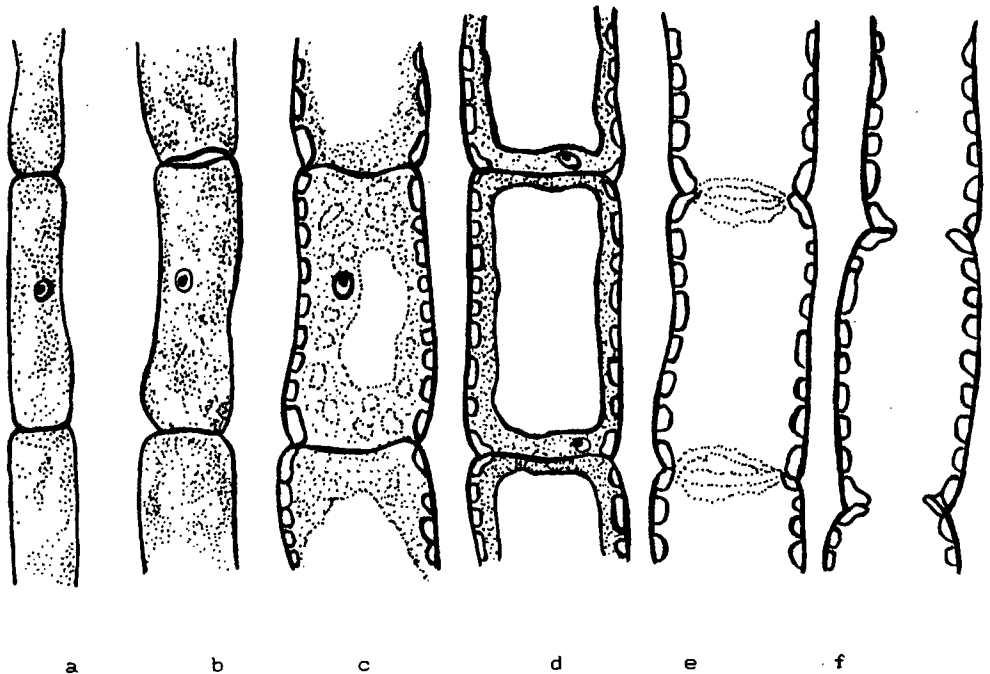


Fig. 2 Desarrollo de un elemento de vaso con placa de perforación simple. a. Estado inicial. b. Alargamiento de las células donde deriva el xilema. c. Desarrollo de la pared secundaria que empieza con un engrosamiento de la extremidad de las paredes. d. Adelgazamiento de las paredes del citoplasma. e. Las paredes externas se desintegran y el citoplasma se deteriora. f. Elemento de vaso maduro con placa de perforación simple (Redraw from Eames and Mac Daniels, pag.99).

#### 2.2.4 Control del tamaño celular en tejidos vasculares

A lo largo del eje de la planta, hay generalmente, un incremento gradual en el tamaño de los vasos y una disminución en frecuencia, de los mismos; desde las hojas a las raíces. Aloni y Zimmermann (1983), atribuyen este incremento general en el tamaño del conducto a un gradiente de disminución de las concentraciones de auxina. Los niveles altos de auxina cerca de las hojas jóvenes, inducen la formación de vasos numerosos que permanecen pequeños debido a su diferenciación rápida, mientras que las concentraciones bajas de auxina, más abajo de la planta, dan como resultado, una diferenciación lenta; los vasos son más grandes y se encuentran en menor cantidad (Aloni, 1992).

Las plantas con sobreproducción de auxinas (excesiva expresión del gen *iaaM*), contienen mayor cantidad de elementos de xilema y de menor tamaño. Inversamente, las plantas con niveles muy bajos de IAA (expresan el gen *iaaL* como un gen antiauxina), contienen pocos elementos de xilema y generalmente, de mayor tamaño (Romano *et al.*, 1991; citados por Aloni, 1992).

#### 2.2.5. El xilema como elemento para estudiar evolución

Los estudios anatómicos de tejidos particulares y de varios tipos de células del tejido vascular, revelan modelos evolutivos. Además pueden hacerse correlaciones entre los cambios relacionados con las características de los vasos y los que se refieren a otros rasgos, tales como la morfología floral (Rost, 1988).

El xilema, en vista del alto grado de fidelidad con el cual se ha preservado en formas fósiles, ha sido usado frecuentemente en estudios evolutivos. En contraste, el floema puede ser usado menos extensamente, debido a que la mayoría de sus células (particularmente los elementos cribosos), tienen pared delgada y han sido destruidos físicamente durante la diagenesis (Jones, 1988; Iqbal, 1990).

Dentro de los tejidos vegetales, el xilema ocupa una posición única, debido a que el estudio de su anatomía ha desempeñado un papel muy importante con respecto a la taxonomía y a la filogenia. Las líneas de especialización de las distintas características estructurales, se han establecido mucho mejor para el xilema que para cualquier otro tipo de tejido (Esau, 1976; Fahn, 1978).

#### 2.2.6. Especialización evolutiva del xilema

La especialización de las células traqueales fue una concomitante de la separación de funciones de conducción y reforzamiento, que ocurrió durante la evolución de las plantas terrestres. En el estado menos especializado, la conducción y el

soporte están combinados en las traqueidas. Con el incremento en la especialización, el leño evolucionó con elementos conductores, los elementos de vaso, más eficientes en la conducción que en el soporte. Las fibras evolucionaron como elementos de reforzamiento, principalmente. De este modo, de las traqueidas primitivas divergieron dos líneas de especialización, una hacia los vasos y otra hacia las traqueidas (Bailey, 1944; citado por Carlquist, 1992).

Cheadle (1956), realizó un estudio en el que explica el origen independiente de los vasos. En las monocotiledóneas, los vasos, presentes en el xilema primario, se originaron filogenéticamente en las raíces. En dicotiledóneas leñosas, los vasos están ausentes en el xilema primario de grupos primitivos y se cree, que se han originado simultáneamente en el xilema secundario de tallos y raíces (Carlquist, 1987).

La especialización del xilema avanza desde el xilema secundario al primario, en una especie dada, el primario puede ser menos avanzado o ser más juvenil. Las dicotiledóneas que no son verdaderas leñosas, aunque posean crecimiento secundario, presentan una prolongación de sus características juveniles en el xilema secundario (paedomorfosis). Una de las expresiones de esta juventud, es un cambio gradual, en vez de súbito, en la longitud de los elementos traqueales (Esau, 1976).

#### 2.2.7. Evolución del elemento traqueal

Algunas de las tendencias evolutivas más conspicuas del elemento traqueal son las siguientes:

a) Disminución en longitud durante la filogenia.

Frost, en 1930; hizo el primer estudio concerniente a los detalles de evolución de los vasos. Estableció que las traqueidas se caracterizan por su gran longitud y por asociación, los elementos de vaso más largos y de menor diámetro, son más primitivos (Cheadle, 1956; Fanh, 1978).

La disminución en longitud durante la filogenia se basa en los estudios realizados en diferentes taxa. Esta reducción en longitud se correlaciona a su vez, con una disminución en el tamaño de las células iniciales fusiformes del cambium (Flores, 1987).

b) Progresivo incremento en la continuidad de la pared secundaria

Las series morfológicas indican que los elementos de vaso de las angiospermas, fueron derivados de traqueidas con puntuaciones escaleriformes (Doyle, 1978; Muhammad y Sattler, 1982).

Las series ontogénicas de los elementos traqueales primarios, empezando con los que tienen espesamientos anulares y terminando con los que tienen puntuaciones; se encuentran en las plantas vasculares desde las más inferiores, hasta las más avanzadas en la escala filogenética (Esau, 1976; Doyle, 1978).

CUC



BIBLIOTECA ENT

Los estudios comparativos de fósiles indican que los espesamientos anulares son más primitivos que los espesamientos punteados (Esau, 1976).

#### c) Tendencia evolutiva de la placa de perforación

Los elementos de vaso primitivos se caracterizan por poseer en sus paredes terminales numerosas perforaciones elongadas transversalmente; lo que constituye una placa de perforación escaleriforme. El incremento en la especialización resultó en una disminución en el número de esas barras y finalmente, su total eliminación para dar lugar a la aparición de una placa de perforación simple (Cheadle, 1956; Esau, 1960).

Por fusión de las puntuaciones aparece la placa perforada. La forma más primitiva es de tipo escaleriforme, la reticulada es moderadamente derivada; y la placa de perforación simple es muy derivada (Flores, 1987).

#### d) Grado de inclinación de las paredes terminales

En la evolución de los elementos de vaso, se ha producido un cambio en el grado de inclinación de las paredes terminales. En las angiospermas inferiores, el elemento vascular tiene la forma de traqueida; es largo y tiene paredes terminales convergentes. Las formas más especializadas de plantas se caracterizan por poseer elementos de vaso cuyas paredes terminales en lugar de ser oblicuas son transversales y tienen un sólo poro grande (Curtis, 1975; Sinnott, 1983).

## 2.3 Aspectos Generales de Conductividad Hidráulica

### 2.3.1 Movimiento del agua en la planta

El flujo de agua a través de la planta se debe al distinto potencial hídrico entre la atmósfera y el suelo. La presión radical participa tan sólo en parte y únicamente cuando la succión no es suficiente (Rojas, 1979; Larcher, 1987).

La continuidad del agua en el sistema conductor mantiene el equilibrio entre los coeficientes de absorción y transpiración. Cuando la transpiración aumenta, la demanda de un suministro mayor de agua es transmitida a las raíces por un descenso en el potencial hídrico de la savia del xilema, lo cual causa un aumento en la absorción. Inversamente, cuando la absorción de agua se reduce, la información llega rápidamente a las superficies transpirantes en forma de descenso de potencial hídrico de la savia del xilema, lo cual causa pérdida de turgencia en las células de guarda y cierre de los estomas (Kramer, 1974; Ray, 1985).

### 2.3.2 El sistema conductor de la raíz

A través de un desplazamiento de agua de célula a célula y en las paredes celulares puede penetrar el agua desde la corteza de la raíz hasta la endodermis. El transporte capilar a través de las paredes cesa en la endodermis, debido a almacenamientos hidrófobos o formación de leño en las paredes celulares y toda el agua que penetra queda canalizada hacia determinadas zonas de la endodermis que realizan un transporte activo (Bidwell, 1979; Rost, 1988).

El agua fluye en el sistema central a través del sistema de conducción y el desplazamiento de agua se convierte en una conducción de agua (Larcher, 1987).

### 2.3.3 El sistema conductor del tallo

El xilema ha sido reconocido como el tejido principal para el movimiento ascendente del agua, ya que la mayor parte del movimiento hidrico en las angiospermas, se produce a través de los vasos, formados por la destrucción de las paredes finales y la desaparición de los protoplastos de largas hileras de células. Las estructuras resultantes en forma de tubo, tienen, por lo general, diámetros de 20 a 800  $\mu\text{m}$  y longitudes que van de unos pocos cm hasta varios metros (Kramer, 1974; Salisbury, 1978).

La red de los vasos está concebida para el transporte y distribución de agua por toda la planta. El agua asciende principalmente como un flujo de masa a través de la abertura de los vasos (transporte vascular). Parece también demostrarse un transporte de agua a través de las membranas, aunque cuantitativamente sea insignificante (Larcher, 1987).

### 2.3.4 Resistencias a la conducción

El transporte del agua a través del sistema total refleja una disminución progresiva en el potencial de agua, desde el suelo a la atmósfera y encuentra resistencias en cada parte del sistema (Aston, 1979; Wilkins, 1989).

La resistencia en un suelo húmedo, contribuye poco a la resistencia del sistema suelo-planta; sin embargo, cuando el suelo es seco, la resistencia aumenta. La mayor parte de la resistencia al flujo hidrico se produce durante la entrada a las raíces, donde el agua se mueve a través de una masa de células vivas (Blizzard, 1980; Saliendra et al., 1992).

En el sistema vascular, aunque las perforaciones de los elementos de vaso, eliminan toda resistencia al flujo del agua, la resistencia se incrementa cuando las plantas se deshidratan, presumiblemente, como resultado de una tensión aumentada sobre el agua en los vasos de xilema. El cambio en la resistencia es más dramático en aquéllos vasos con diámetros más grandes y parece ser resultado de la cavitación en las columnas de agua (Blizzard, 1980; Ray, 1985).

### 2.3.5 Eficacia del sistema conductor

Recientemente, la arquitectura hidráulica de ciertas especies ha sido caracterizada desde el punto de vista de eficiencia relativa más que absoluta del xilema, en el suministro de agua a las diferentes partes de la planta. Una medida de eficiencia relativa de transporte de agua, es la conductividad específica de las hojas (Meinzer *et al.*, 1992).

Otro coeficiente relativo a la eficiencia del xilema es el que se refiere a la conductividad hidráulica de raíces (Nobel & Bingru, 1992).

Larcher (1987), ha establecido que la eficacia del xilema puede expresarse en términos de conductividad específica, en condiciones conocidas, o de conductividad relativa; la cual es la proporción entre superficie conductora y superficie transpirante. La superficie de conducción del eje del tallo es igual a la suma de las superficies de las secciones transversales de todos los elementos del xilema. Huber (1956), expresó la conductividad específica en términos de volumen de agua movida, por hora, bajo una presión dada, en un segmento de longitud dado y en un corte transversal de tejido conductor, esto es,  $\text{ml}/(\text{hora})(\text{cm}^2)(\text{bario})$ ; sobre una distancia de 1 metro (Kramer, 1974; Larcher, 1987).

Para una superficie de conducción dada, del sistema de los vasos, se transportará tanta más agua a las partes aéreas de la planta, cuanto más rápidamente sea el flujo de la transpiración. La velocidad máxima posible de este flujo depende de las particularidades estructurales del sistema de conducción, sobre todo de su capacidad de conducción; variando según los distintos lugares de la planta y las distintas especies. Mientras no esté dañada la captación de agua por la raíz, aumentará la velocidad de flujo con la fuerza motriz y la velocidad de evaporación (Larcher, 1987).

### 2.3.6 Ecuación de Hagen-Poiseuille

Las proporciones de flujo no turbulento, a través de capilares pequeños, fueron estudiados independientemente, en 1839 y 1840 por Gottfried H.L. Hagen, en Alemania y por Jean L.M. Poiseuille, en Francia. Ellos encontraron que el volumen de fluido que se mueve por unidad de tiempo a lo largo de un cilindro, es proporcional a la cuarta potencia del diámetro de éste, y que el movimiento depende directamente de una disminución en la presión hidrostática (Nobel, 1974).

La ecuación de Hagen-Poiseuille fue derivada, asumiendo que el fluido se mueve en capas o láminas, esto es, que cada capa de fluido se desliza sobre la adyacente. Tal movimiento laminar ocurre solamente, si el flujo es bastante lento, según el criterio que dedujo Reynolds (1833);  $VdD/n$  (conocido como el número de Reynolds; donde  $V$  representa la velocidad máxima del fluido,  $d$  es el diámetro del vaso en sección transversal; la viscosidad y

densidad del fluido se encuentran representadas por las variables  $n$  y  $D$ , respectivamente). Si ocurre una transición a flujo turbulento la ecuación no es válida (Massey, 1979; Streeter, 1986).

Una propiedad adicional del movimiento laminar, es que el flujo es estacionario en la pared del cilindro; la velocidad se incrementa en una forma parabólica, con su valor máximo en el centro del tubo (Nobel, 1974; Salisbury, 1978).

En realidad, Hagen y Poiseuille trabajaron una ecuación empírica, para proporciones de flujo a través de capilares, como una función del tamaño del conducto. En la aplicación de dicha ecuación, frecuentemente no se considera el gradiente de presión requerido, debido a las desviaciones de sistemas reales; sin embargo, indica la influencia importante que ejercen la frecuencia de vasos, pero especialmente, la que ejercen el diámetro de los mismos (Gibson et al., 1984).

Se ha demostrado que el flujo a través de vasos anchos es mucho más rápido, para un gradiente de presión dado; que como lo es a través de traqueidas y vasos estrechos (Calkin et al., 1986; Ewers y Fisher, 1989; North y Nobel, 1991).

### 3. MATERIALES Y METODOS

#### 3.1 Colecta y Preparación de Muestras

Se emplearon 11 morfoespecies de nopal tunero colectadas en poblaciones silvestres, de solar y cultivadas en los municipios de Ojuelos Jalisco, La Palma Zacatecas y Pinos Zacatecas (Tabla 1). De cada una de las morfoespecies se tomaron muestras de cladodios maduros; para ésto se utilizó un sacabocados de 0.78 cm de diámetro que se incrusta en la parte media basal de cladodios de aproximadamente 3 años de edad. Los cilindros que se obtuvieron se conservaron en frascos con una solución de fijador (FAA); de los cuales una parte se utilizó para llevar a cabo la maceración del tejido y llevar a cabo observaciones sobre morfología evolutiva del xilema y el resto para estudiar la conductividad hidráulica del xilema por medio de cortes frescos transversales.

#### 3.2 Técnica de Maceración

La maceración del tejido se llevó a cabo utilizando la técnica de Jeffrey, descrita por Gifford (1978), la cual se describe a continuación:

Los trozos de cladodios se colocan en frascos viales con una solución formada por cinco partes de ácido acético glacial, cuatro partes de agua destilada y una parte de peróxido de hidrógeno (30 %). Dichos frascos se colocaron en una estufa de incubación a una temperatura de 56 a 60° C; hasta que el tejido quedó completamente blando y traslúcido. Cuando se cumplió dicha condición, se lavó el tejido con tres cambios de agua destilada, dejando un período de seis horas entre cada cambio.

Se colocaron los tejidos en safranina (5 %), durante 24 horas y posteriormente se realizaron cambios con alcohol al 50 % y 70 %. Se procedió al montaje de pequeñas cantidades de tejido macerado utilizando una preparación de glicerogelatina, para ello, se colocaron en cada portaobjetos cuatro gotas del sedimento que contiene xilema y diez gotas de glicerogelatina. La mezcla se homogenizó con una aguja de disección para finalmente poner su respectivo cubreobjetos.

Las placas así preparadas se colocan en una plancha de incubación a una temperatura de 50°C, con el objetivo de adelgazar la muestra. De cada morfoespecie se elaboraron diez placas permanentes. Las observaciones se realizaron en un microscopio Carl Zeiss modelo C-130.



Tabla 1. Morfoespecies de nopal utilizadas

Nombre común	Nombre científico	Tipo de Nopalera	Localidad de colecta
Amarilla Montesa	<i>Opuntia</i> sp.	C	Palma, Zac.
Picochulo	<i>Opuntia</i> sp.	C	Ojuelos, Jal.
Tapón de Mayo	<i>O.robusta</i> var. <i>robusta</i>	S	Ojuelos, Jal.
Burrona	<i>Opuntia</i> sp.	C	Ojuelos, Jal.
Chapeada	<i>Opuntia</i> sp.	C	Ojuelos, Jal.
Cardón	<i>Opuntia streptacantha</i>	S	Ojuelos, Jal.
Charola	<i>Opuntia</i> sp.	So	Alpes, Zac.
Cristalina	<i>Opuntia</i> sp.	C	Alpes, Zac.
Pelón liso	<i>Opuntia ficus-indica</i>	C	Palma, Zac.
Cochinera	<i>Opuntia cochinera</i>	S	Palma, Zac.
Tapón	<i>O.robusta</i> var. <i>larreyi</i>	S	Ojuelos, Jal.

C = Cultivada      S = Silvestre      So = Solar

### 3.3 Morfología Evolutiva del xilema

Para definir la posición evolutiva de las morfoespecies evaluadas, tomando en consideración características morfológicas del xilema, se emplearon las escalas morfológicas establecidas por Bailey (1953), Cheadle (1956) y Esau (1960, 1976), que se ilustran en las Figuras 3, 4 y 5; en ellas se consideran como atributos morfológicos básicos de los vasos, las siguientes variables: a) estructura de la pared secundaria b) tipo de placa de perforación c) variación en la inclinación de las paredes terminales. Se procedió a la cuantificación de los elementos de vaso que poseen cada uno de los atributos morfológicos; considerando para ello, diez campos oculares de cada placa. Para el registro de diámetro y longitud de los elementos de vaso, se utilizó el objetivo 40 X usando un ocular micrométrico. Dado que los elementos de vaso no tienen un diámetro constante, el diámetro promedio de cada uno de ellos se obtuvo al medir la parte central y ambos extremos.

### 3.4. Medición de la Conductividad Hidráulica del Xilema

Los cortes frescos transversales se hicieron con ayuda de navajas de rasurar. Las secciones de tejido vascular obtenidas fueron de aproximadamente 0.5 cm<sup>2</sup> de área y 80 µm de grosor, las cuales se colocaron en un portaobjetos y se tiñeron con azul de toluidina; se dejaron reposar durante 5 minutos o más, según se requirió y después de ésto las muestras quedaron listas para su observación en el microscopio. De cada una de las morfoespecies se utilizaron diez muestras de tejido del área anteriormente mencionada. Las variables o caracteres evaluados fueron:

- 1) Frecuencia de vasos pequeños y grandes de metaxilema
- 2) Diámetro de vasos circulares y no circulares de metaxilema.

Para el registro de estas variables se utilizó el objetivo 40 X. La muestra se dividió en diez campos oculares. En los vasos no circulares se midió el eje menor (a) y mayor (b) del lumen. Se aplicó la fórmula de diámetro promedio  $[0.5(a+b)]$  para obtener el diámetro de vasos no circulares (Calkin *et al.*, 1986; Ewers, 1989).

### 3.5 Análisis Estadístico

Las determinaciones estadísticas que se efectuaron son las siguientes:

- a. Desviación estándar
- b. Coeficiente de variación
- c. Análisis de varianza
- d. Análisis de correlación simple
- e. Prueba de Duncan

### 3.6 Modelo de Conductancia Hidráulica

El registro de diámetros de vasos y traqueidas es importante para modelos de transporte hidráulico en el xilema.

De acuerdo a la Ley de Hagen-Poiseuille, para capilares ideales,  $K_h$  (conductancia hidráulica por unidad de longitud), es proporcional a la sumatoria de los diámetros ( $d$ ) de vasos o traqueidas; cada uno elevado a la cuarta potencia:

$$\text{Ecuación No. 1 } K_h = \frac{\pi W d^4}{128n} \quad (\text{Gibson et al., 1984; Ewers, 1989}).$$

Donde  $n$  = Viscosidad dinámica del fluido

Los valores que se obtienen de medir los diámetros de vasos grandes y pequeños de metaxilema se elevan a la cuarta potencia y se suman para obtener un total. Posteriormente se convierten a unidades métricas para sustituir la suma ( $d^4$ ) en la fórmula de conductancia hidráulica (Yañez, 1972).

La conductancia hidráulica es determinada con la ecuación No. 1, con las siguientes modificaciones para lúmenes de vasos que no son circulares en sección transversal:

Primero, el diámetro ( $d$ ) es calculado como  $[0.5 (a+b)]$ , donde  $a$  y  $b$  son los ejes menor y mayor, respectivamente del lumen del vaso. Después, la conductancia hidráulica de cada vaso es multiplicada por el siguiente factor para reducir el efecto de la no circularidad de los vasos (Calkin et al., 1986; Ewers, 1989), con lo cual se obtiene la siguiente ecuación:

$$\text{Ecuación No. 2 } \frac{2ab}{a^2 + b^2}$$

$$\text{Así, } K_h = K_h' \frac{2ab}{a^2 + b^2}$$

Los valores que se utilizaron en la fórmula de la capacidad de conductancia hidráulica teórica dada por Hagen-Poiseuille (Giles, 1991) son los siguientes:

$Re$  = Número de Reynolds, sin unidades

$V$  = Velocidad m/s (para calcular el  $Re$ , se utilizó el valor máximo de 0.001 m/seg (Nobel, 1974))

$D$  = Densidad 102 kg seg<sup>2</sup>/m<sup>4</sup> (Giles, 1991)

$n$  = Viscosidad absoluta o dinámica 10<sup>-4</sup> Kg seg/m<sup>2</sup> (Yañez, 1972) y 10.25 X 10<sup>-5</sup> Kg seg/m<sup>2</sup> (Giles, 1991)

$\pi$  = Pi 3.1416, sin unidades

$W$  = Peso específico 1000 Kg/m<sup>3</sup> (Giles, 1991)

$K_h$  = Capacidad de conductancia hidráulica teórica m<sup>3</sup>/s

$d$  = Diámetro en metros. Para calcular el número de Reynolds se utilizó el valor del diámetro máximo observado

$f$  = Diámetro del vaso en unidades oculares (u.o.)

$h$  = Factor de conversión m/u.o.

$L$  = Longitud, en metros

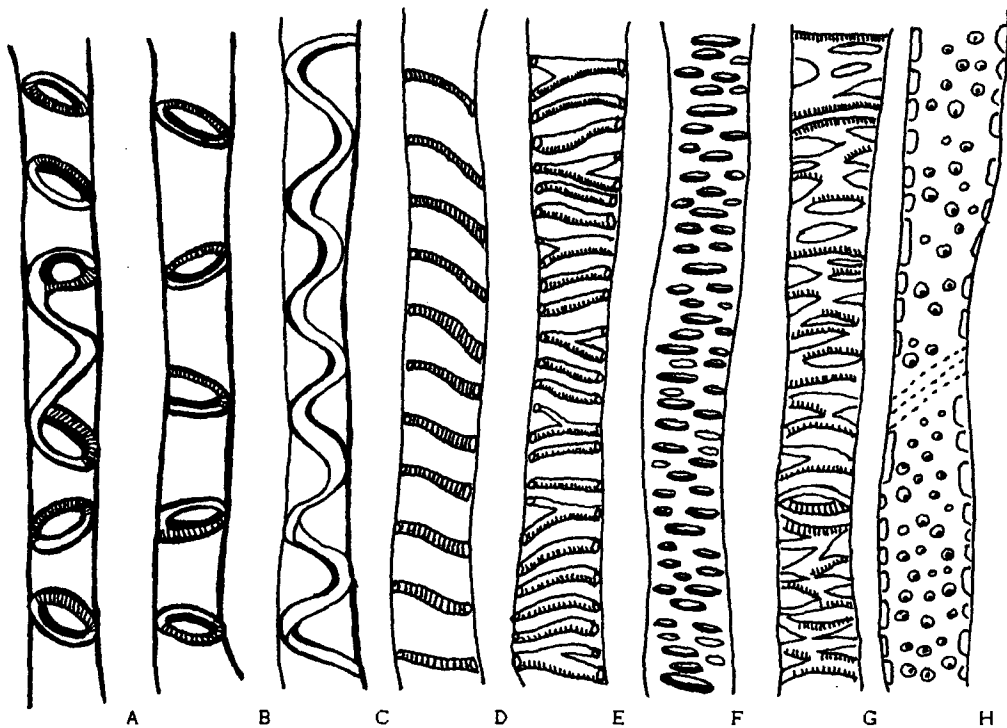


Fig. 3 Estructura de la pared secundaria de los elementos de vaso del xilema. A. anular B. anular después del alargamiento del vaso C,D,E, espiral F. escaleriforme G. reticulado H. punteado (Esau, 1976)

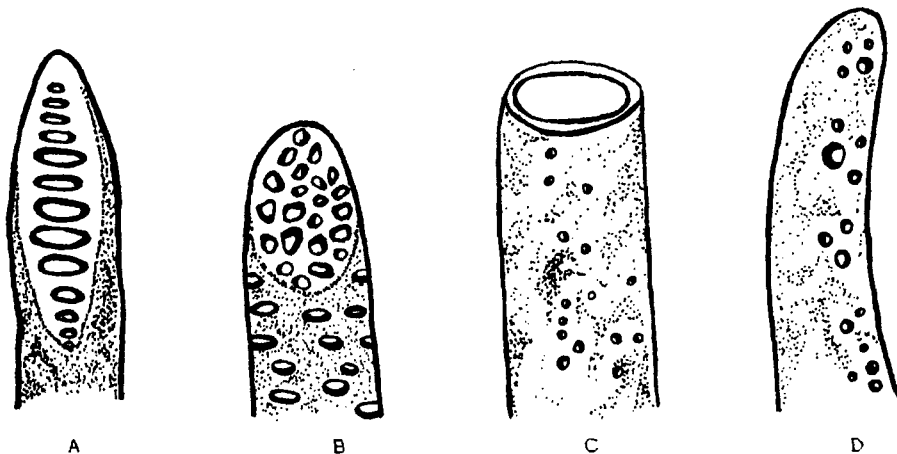


Fig. 4 Esquema de los tipos de placas perforadas en los elementos de vaso. A, escaleriforme; B, reticulada; C, simple; D, foraminada (típica de gimnospermas) (Esau, 1976).

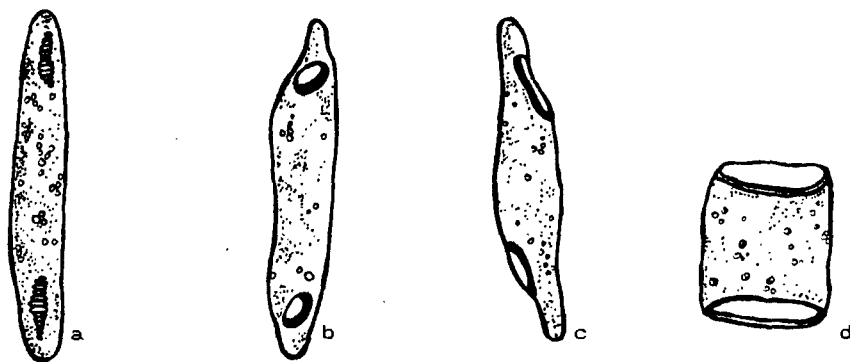


Fig. 5 Inclínación de las paredes terminales en los elementos de vaso. a, pared oblicua con placas de perforación escaleriforme; b, c, pared oblicua en transición a transversa; d, pared transversa (Esau, 1976).

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Estructura de la pared secundaria

En la ornamentación de las paredes secundarias de los elementos de vaso se registró la presencia de los tipos: helicoidal, escaleriforme y reticulado. De un total de 1106.0 elementos de vaso observados, el 29 % presentaron pared secundaria de tipo helicoidal; 35 % de tipo escaleriforme y un 36 % correspondió al tipo reticulado (Figura 8).

En la caracterización de las paredes secundarias existe una evidencia ligeramente convincente para asegurar que las morfoespecies silvestres son más especializadas en esta estructura, debido a que presentaron porcentajes más altos de pared reticulada que las morfoespecies de solar y cultivadas. En las morfoespecies silvestres se registró un 39 % de elementos de vaso con pared de tipo reticulado, en contraste con un 36 % en las morfoespecies cultivadas y 21 % en "Charola", que es una morfoespecie de solar. La Tabla 2 muestra la frecuencia porcentual por morfoespecie de cada uno de los tipos de pared secundaria.

#### 4.1.1. Descripción de las paredes secundarias

En los elementos de vaso con pared de tipo helicoidal, los espesamientos son a manera de espiral en forma alargada y distribuida a través del vaso, semejando un resorte. También las hélices se presentan más continuas y cerradas en algunos elementos de vaso, las hélices varían en espesor y se presentan en elementos de vaso más largos y estrechos (Figura 6a).

La pared secundaria de tipo escaleriforme se caracteriza por presentar hélices con vueltas interconectadas. Los elementos de vaso que presentaron este tipo de pared son más anchos y cortos (Figura 6b).

Los elementos de vaso con pared de tipo reticulado están recubiertos casi en su totalidad por engrosamientos que forman una red. El alargamiento transversal de la malla o red, en ocasiones se hizo difícil la determinación de tipo escaleriforme o reticulado (Figuras 7c y 7d).

Tabla 2. Frecuencia (en porcentaje) del tipo de engrosamiento en la pared secundaria de los elementos de vaso.

MORFOESPECIE	AN. %	HEL. %	ESC. %	RET. %	PUNT. %
Amarilla Montesa	-	40.6	40.6	18.7	-
Picochulo	-	16.6	20.3	62.9	-
Chapeada	-	13.2	40.8	45.9	-
Pelón liso	-	11.8	22.5	65.5	-
Burrona	-	38.3	43.4	18.1	-
Cardón	-	18.2	32.2	49.3	-
Tapón	-	23.4	19.7	56.7	-
Tapón de Mayo	-	46.6	49.1	4.1	-
Charola	-	50.5	28.2	21.2	-
Cochinera	-	15.5	36.8	47.5	-
Cristalina	-	41.6	50.9	7.40	-

CU



INSTITUTO VENEZOLANO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

AN.= Anular

ESC.= Escaleriforme

HEL.= Helicoidal

RET.= Reticulada

PUNT.= Punteada

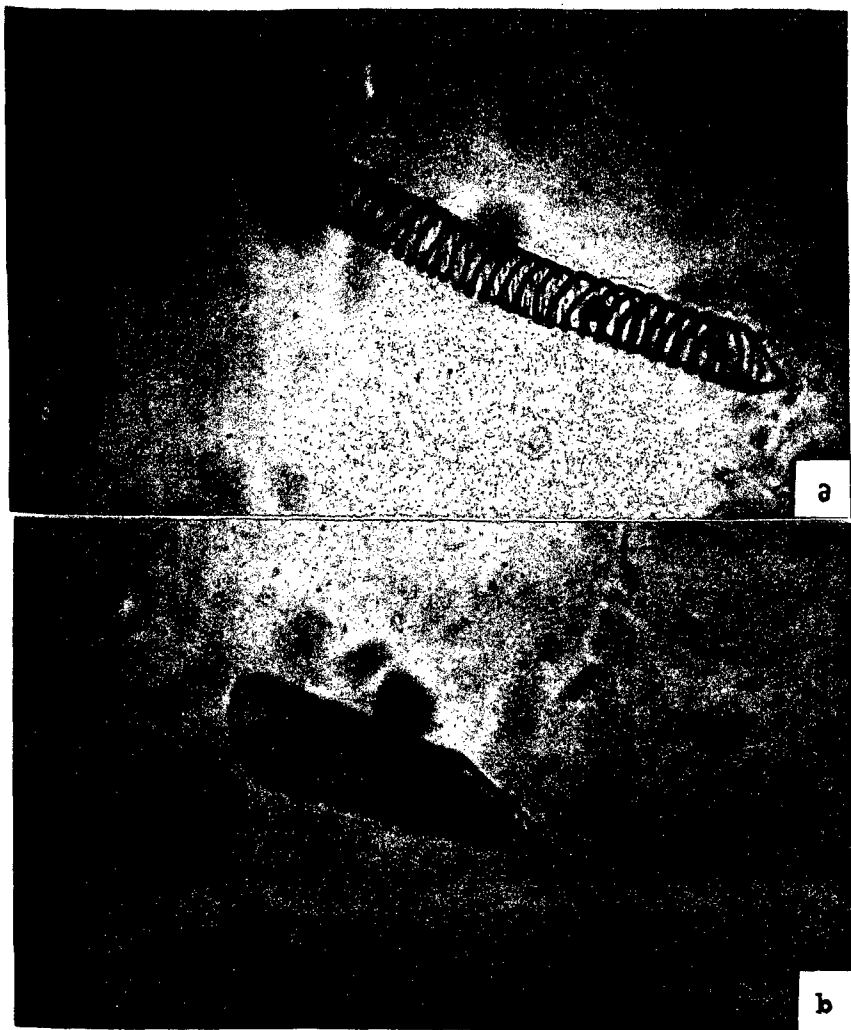


Fig.6 Elementos de vaso aislados del xilema de *Opuntia* spp. a. Elemento de vaso con pared secundaria helicoidal y paredes terminales transversas de "Amarilla Montesa" 385 X. b. Elemento de vaso con pared secundaria escaleriforme y paredes terminales transversas de "Chapeada". 247 X.



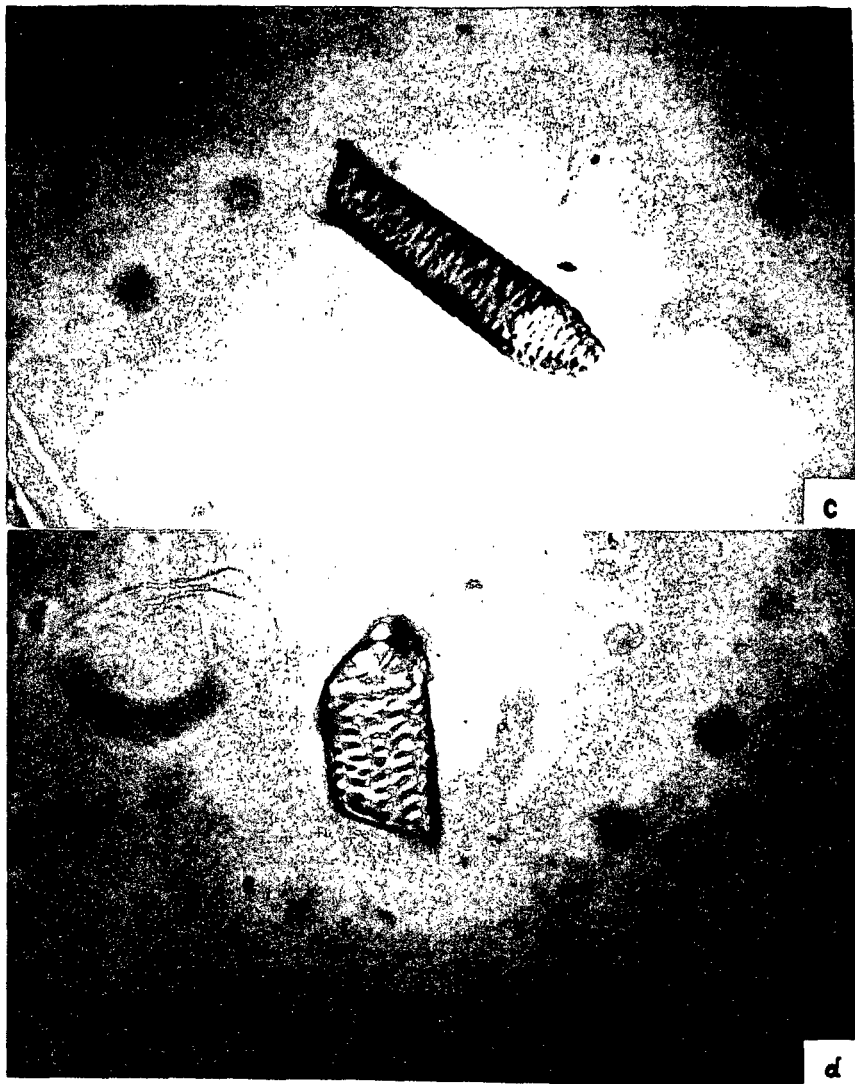
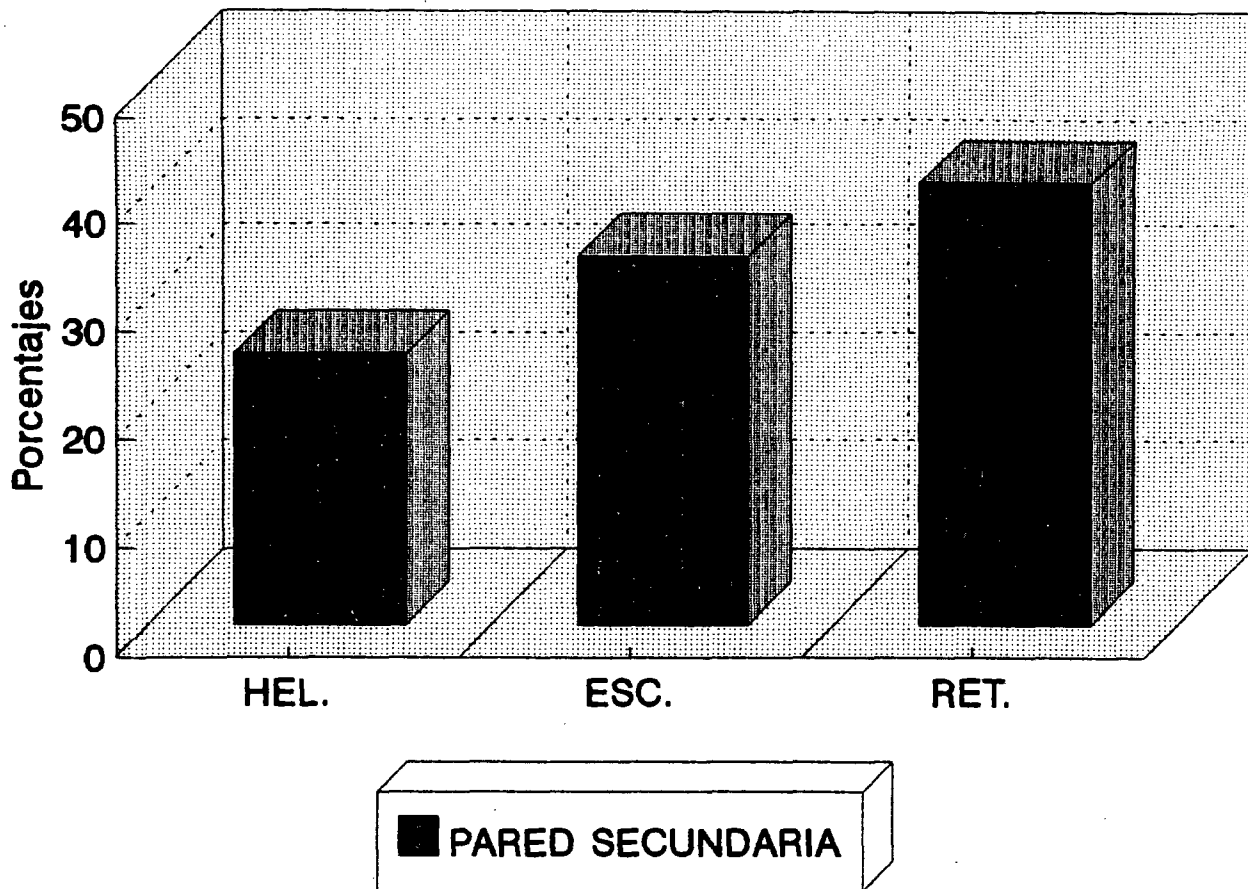


Fig.7 Elementos de vaso del xilema macerado de *Opuntia* spp. con pared secundaria de tipo reticulado c. Elemento de vaso de "Pelón liso" con paredes terminales transversa y oblicua en transición a transversa 254 X. d. Elemento de vaso corto y ancho con paredes terminales transversas de "Cardón" (*Opuntia streptacantha*) 209 X.



**Fig. 8** Porcentaje total de los tipos de pared secundaria en los elementos de vaso de cladodios de nopal tunero.

#### 4.2 Placas de perforación e inclinación de pared terminal

En todas las morfoespecies de nopal evaluadas en este estudio se registró la presencia de placas de perforación simple en los elementos de vaso. En relación al tipo de inclinación de las paredes terminales se registraron los siguientes resultados: de un total de 1106.0 elementos de vaso observados, un 46 % presentaron paredes terminales de tipo transversal y 33 % se caracterizaron por poseer paredes terminales oblicuas en transición a transversas. Son muy escasos los elementos de vaso que poseen características consideradas como primitivas, ya que un 9 % presentaron paredes terminales oblicuas (Figura 9).

En las morfoespecies cultivadas y de solar se encontró la mayor proporción de paredes terminales transversas, en tanto que en las silvestres predominan las oblicuas en transición a transversas: por lo que se infiere que las silvestres presentan un grado menor de especialización de esta estructura.

En la Tabla 3 se muestra la frecuencia porcentual por morfoespecies de cada uno de los tipos de inclinación de las paredes terminales de los elementos de vaso.

#### 4.3 Longitud de los elementos de vaso

La evaluación de la longitud de los elementos de vaso reveló que las once morfoespecies de nopal tunero seleccionadas presentaron mayor porcentaje de elementos de vaso cuya longitud va de 150 a 250  $\mu\text{m}$ . Así mismo, se observó que los elementos de vaso con longitud de 350 a 450  $\mu\text{m}$  son relativamente escasos (Figura 10).

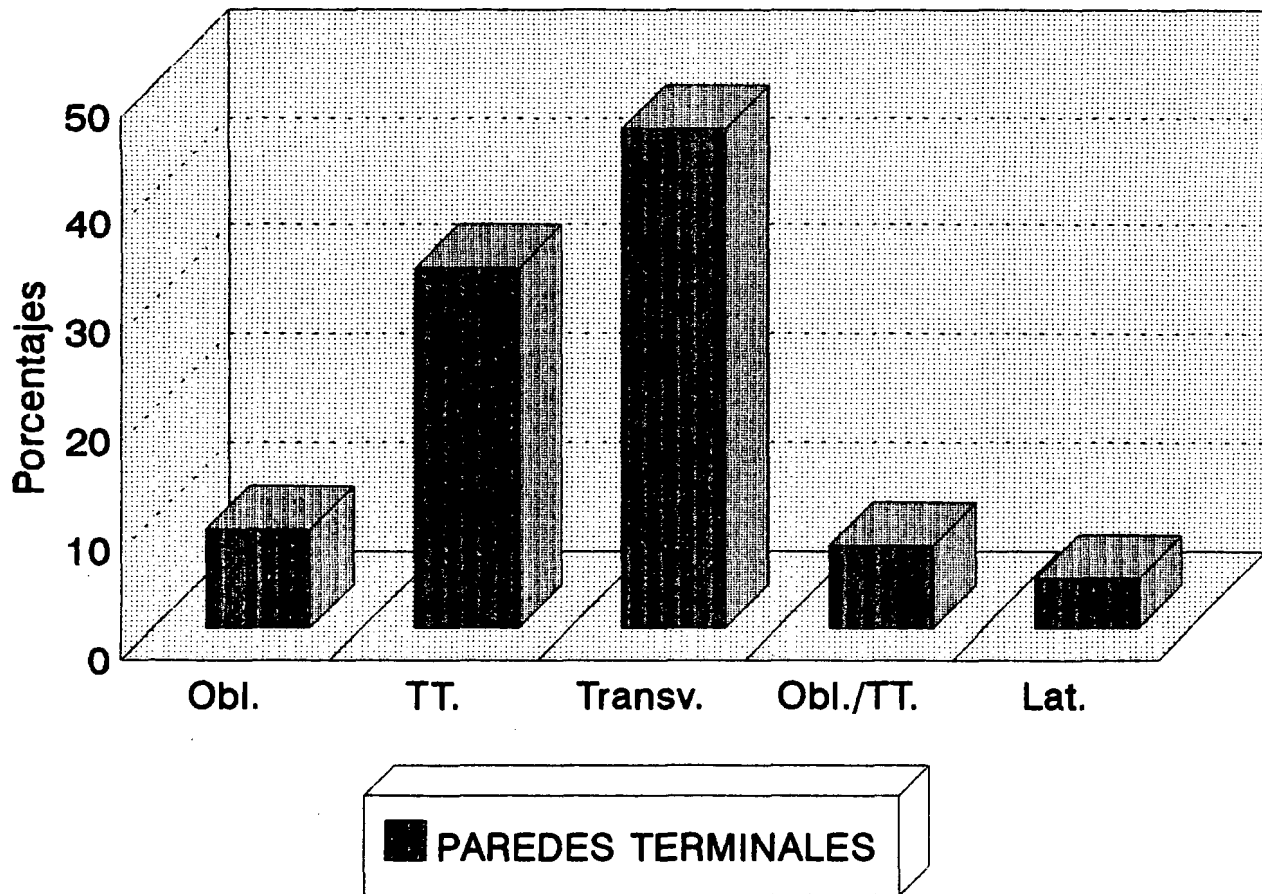
Las morfoespecies cultivadas presentaron mayor longitud promedio de los elementos de vaso, que las de solar y silvestres. Tal es el caso del nopal "Pelón liso" (*Opuntia* sp.) con una media de 242  $\mu\text{m}$ , "Burrona" (*Opuntia* sp.), con una media de 244  $\mu\text{m}$  y "Amarilla montesa" que presentó la mayor cifra, 252  $\mu\text{m}$ . En el resto de las morfoespecies la longitud promedio de los elementos de vaso osciló de 168 a 224  $\mu\text{m}$ , con excepción de "Cochinera" (*Opuntia* sp), con una media de 246  $\mu\text{m}$  y es silvestre. La media para las morfoespecies cultivadas fue de 224  $\mu\text{m}$ , para las de solar 209  $\mu\text{m}$  y en las silvestres 206  $\mu\text{m}$ . El promedio general fue de 216  $\mu\text{m}$  (Tabla 4).

Se observó que la longitud de los elementos de vaso no tiene una amplia variación en las diferentes morfoespecies evaluadas, debido a que el coeficiente de variación fue de 7.5 % y éste osciló de 4.4 a 12.3 %.

Tabla 3. Frecuencia (en porcentaje) de los distintos tipos de inclinación en las paredes terminales de los elementos de vaso.

Morfoespecie	Obl. %	TT. %	Transv. %	Obl./TT %	Lat. %
Amarilla Montesa	9.3	31.2	48.2	4.1	6.2
Picochulo	11.1	25.0	50.9	12.9	0
Chapeada	17.3	27.5	28.5	22.4	4
Pelón liso	6.4	41.9	44.0	6.4	1.0
Burrona	21.2	36.3	32.3	6.0	4.0
Cardón	6.4	31.1	52.6	7.5	2.1
Tapón	12.3	37.0	33.3	4.9	12.3
Tapón de Mayo	6.6	27.5	60.0	0	5.8
Charola	4.0	30.3	54.5	7.0	4.0
Cochinera	1.9	41.7	50.4	1.9	3.8
Cristalina	7.4	28.7	52.7	8.3	2.7

Obl. = Oblicuas  
 TT. = Oblicuas en transición a transversa  
 Transv. = Transversas  
 Obl./TT. = Oblicua y transición a transversa en un mismo elemento de vaso  
 Lat. = elementos de vaso con 1 ó 2 perforaciones laterales.



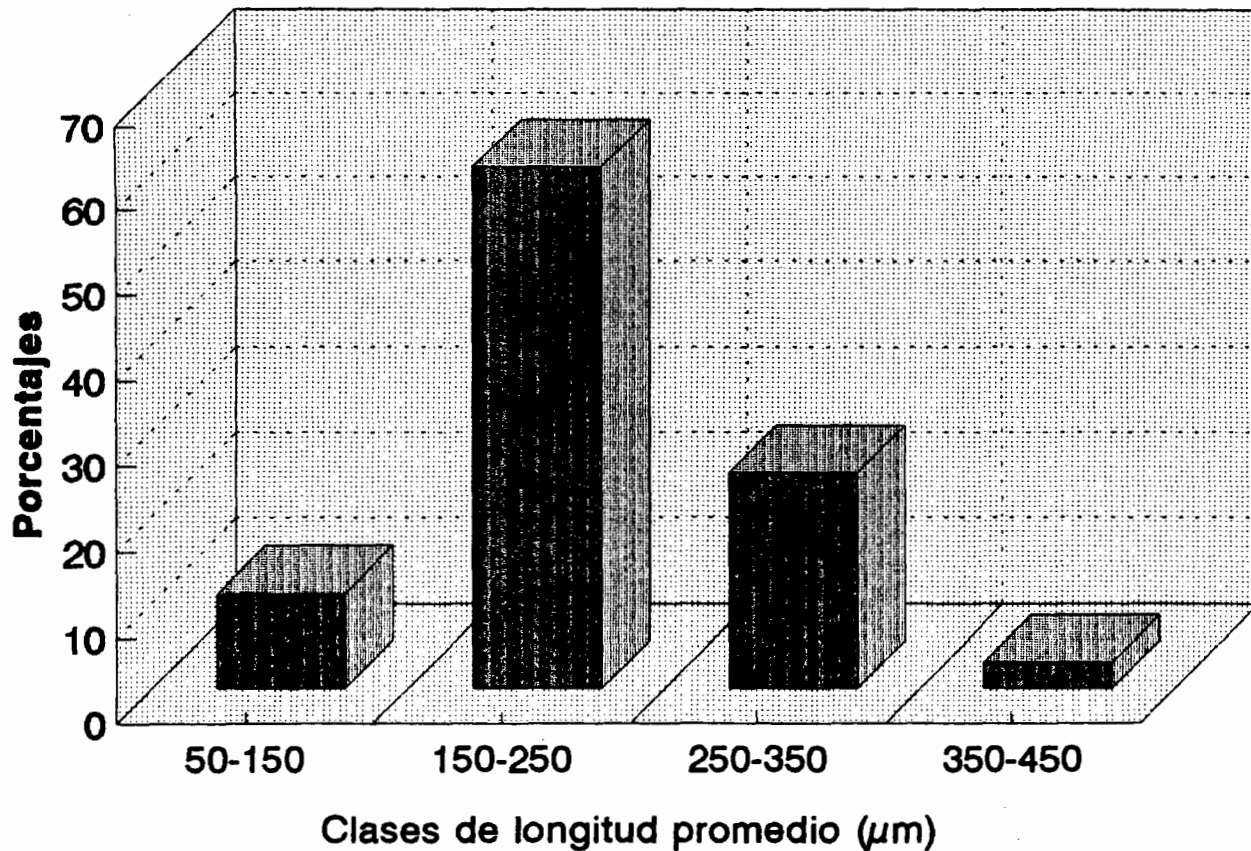
**Fig. 9** Porcentaje total de los tipos de paredes terminales en los elementos de vaso de morfoespecies de nopal tunero.

Tabla 4. Longitud promedio (en  $\mu\text{m}$ ) de los elementos de vaso en once morfoespecies de nopal tunero.

Morfoespecie	Tipo de nopalera	Longitud promedio ( $\mu\text{m}$ )									
A. Montesa	C	252.0	a*								
Cochinera	S	246.0	a	b							
Burrona	C	244.0	a	b	c						
Pelón liso	C	242.0	a	b	c	d					
Picochulo	C	224.0			c	d	e				
Tapón	S	218.0					e	f			
Chapeada	C	212.0					e	f	g		
Charoia	So	209.0					e	f	g	h	
Cardón	S	191.0							g	h	i
T.de Mayo	S	170.0									j
Cristalina	C	168.0									j

S = Silvestre    So = Solar    C = Cultivada

\* Medias agrupadas con la misma letra dentro de columnas no difieren estadísticamente (Prueba de Duncan  $P=0.005$ ).



**Fig. 10 Frecuencia (en porcentaje) de las clases de longitud promedio de los elementos de vaso en morfoespecies de nopal tunero.**

#### 4.4 Diámetro de vasos

Las morfoespecies cultivadas presentaron los vasos más anchos en su sección transversal de tejido, como es el caso de "Picochulo" con una media de 47  $\mu\text{m}$  y "Amarilla montesa" con 40  $\mu\text{m}$ . El diámetro promedio menor de vasos se encontró en el nopal "Charola" con una media de 29  $\mu\text{m}$  (Tabla 5). La Figura 11 muestra un corte transversal de tallo de "Picochulo", en la que se observan los vasos de xilema.

El diámetro promedio de vasos es un carácter que presentó un amplio nivel de variación, como lo indica el promedio del coeficiente de variación (15.2 %). La variación osciló entre 9.7 y 20.8 %. La comparación estadística demostró que "Picochulo" (*Opuntia* sp.) fue la morfoespecie que se registró estadísticamente diferente al resto de las morfoespecies seleccionadas, lo cual se debe al alto promedio de esta variable.

La media para las morfoespecies cultivadas fue de 37  $\mu\text{m}$ , en las silvestres 36  $\mu\text{m}$  y en "Charola" que es de plantación de solar, fue de 29  $\mu\text{m}$ . El promedio general fue de 36  $\mu\text{m}$  (Tabla 5).

En las Figuras 12 a 15 se muestran las frecuencias de diámetros de vasos, de morfoespecies representativas, registrados de maceraciones y cortes frescos transversales de tejido. Los patrones de distribución de frecuencia de diámetros de vaso aparecen similares para las técnicas de maceración y secciones transversales. Sin embargo, puede observarse que en algunas morfoespecies resultaron diámetros de vasos más grandes determinados por las técnicas de maceración. Suponemos que la técnica de maceración influye en la obtención de mediciones de diámetros más grandes, debido a la compresión o aplastamiento de las células con el cubreobjetos; además, durante el procesamiento, algunas células pueden dañarse y proporcionar una imagen distorsionada.

#### 4.5 Frecuencia de vasos

En el presente estudio, la frecuencia promedio de vasos evaluada en secciones transversales de cladodios de once morfoespecies de nopal tunero, mostró un valor promedio de 6.3 vasos por  $\text{mm}^2$ , variando de 4 a 9 vasos por  $\text{mm}^2$ . La frecuencia promedio mayor de vasos le correspondió a la morfoespecie cultivada denominada "Chapeada", con una media de 9 vasos por  $\text{mm}^2$  y que es significativamente superior al resto de las morfoespecies. A ésta le siguen "Cardón" (*Opuntia streptacantha*) "Tapón" (*Opuntia robusta*), con una frecuencia promedio de 8 vasos por  $\text{mm}^2$ ; ambas morfoespecies silvestres fueron significativamente superiores a las demás morfoespecies, pero estadísticamente iguales entre sí. Los rangos intermedios se presentaron en "Picochulo", "Tapón de mayo", "Charola" y "Burrón", con una variación entre 6 y 6.6 vasos por  $\text{mm}^2$ ; "Cochinera" y "Cristalina", son las morfoespecies que presentaron la menor cantidad de vasos, con una frecuencia promedio de 4.5 y 4 vasos por  $\text{mm}^2$ , respectivamente (Tabla 6).



La frecuencia de vasos es un carácter que mostró un amplio grado de variación, como lo indica el promedio del coeficiente de variación (23.3 %), con un rango de 17.4 a 34.5 %.

#### 4.6 Conductancia hidráulica teórica

Para demostrar que el flujo del agua a través del xilema, es laminar, se utilizó la fórmula del número de Reynolds:

$$Re = \frac{Vd\rho}{\eta} \quad (\text{Giles, 1991})$$

Sustituyendo:

$$* Re = \frac{(0.001)(9.87 \times 10^{-5})(102)}{10^{-4}} \frac{(m/s)(m)(Kg \text{ seg}^{-2}/m^4)}{Kg \text{ seg}/m^2}$$

$$= 0.1006 \quad (\text{sin unidades})$$

\* Para una viscosidad de  $10^{-4} \text{ kg seg}/m^2$

$$* Re = \frac{(0.001)(9.87 \times 10^{-5})(102)}{10.25 \times 10^{-5}} \frac{(m/s)(m)(Kg \text{ seg}^{-2}/m^4)}{Kg \text{ seg}/m^2}$$

$$= 0.098 \quad (\text{sin unidades})$$

\* Para una viscosidad de  $10.25 \times 10^{-5} \text{ Kg seg}/m^2$

Sabiendo que el límite superior para el régimen laminar en tuberías, viene fijado por el número de Reynolds alrededor de 2000 (Streeter, 1986; Giles, 1991), se comprueba que el flujo es laminar a través del xilema en cladodios de nopal.

La evaluación de la capacidad teórica de conducción reveló que las morfoespecies cultivadas presentaron mayor capacidad de conductancia hidráulica que las silvestres y de solar. Tal es el caso del nopal "Amarilla Montesa", con un total de  $3.05 \cdot 10^{-13} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ; "Chapeada" ( $3.95 \cdot 10^{-13} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) y "Picochulo", el cual presentó la mayor cifra:  $5.63 \cdot 10^{-13} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ . En el resto de las morfoespecies, la capacidad de conductancia hidráulica osciló de  $1.05 \cdot 10^{-13}$  a  $2.13 \cdot 10^{-13} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , con excepción de "Tapón" (*Opuntia robusta*), con un valor total de  $3.18 \cdot 10^{-13} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  y es silvestre (Tabla 7).

Es importante señalar la influencia que ejercen la frecuencia de vasos, pero especialmente, el diámetro de los mismos; ya que los conductos más anchos permiten flujos más grandes de acuerdo a la ley de Hagen-Poiseuille. En los cálculos de esta variable, logró observarse que los vasos más estrechos en los tallos, aunque sean numerosos (Figuras 12-15), contribuyen poco al valor total de conductancia hidráulica teórica de cada morfoespecie (Figuras 12a-15a).

"Picochulo", es la morfoespecie con mayor capacidad de conductancia hidráulica. El 60 % de los vasos en sección transversal, tuvieron diámetros menores de 50  $\mu\text{m}$  (Figura 12), los cuales contribuyeron sólo con un 21.3 % a la conductancia hidráulica total (Figura 12a). La morfoespecie "Chapeada" (*Opuntia sp.*), presentó un 57 % de vasos con diámetro inferior a 40  $\mu\text{m}$  (Figura 13) y éstos contribuyeron con un valor muy bajo (15.3 %) a la capacidad de conductancia de esta morfoespecie (Figura 13a).

De las morfoespecies silvestres evaluadas en este estudio, "Cardón" fue la morfoespecie que presentó el valor más bajo de capacidad de conductancia hidráulica. En esta morfoespecie un alto porcentaje de los vasos en sección transversal, tuvieron diámetro promedio menor de 30  $\mu\text{m}$  (Figura 15), pero contribuyeron solamente con un 9 % a la cantidad total de conductancia hidráulica teórica (Figura 15a).

En las Tablas 7 y 8 se muestran los valores totales de conductancia hidráulica del xilema en las diferentes morfoespecies de nopal tunero seleccionadas, utilizando dos coeficientes distintos de viscosidad dinámica ( $10^{-4}$  y  $10.25^{-5}$  Kg seg/ $\text{m}^2$ ). Puede observarse una diferencia entre ambas capacidades de conductancia hidráulica promedio: con la utilización de una constante menor de viscosidad ( $10^{-4}$  Kg seg/ $\text{m}^2$ ), se registró una media mayor de esta variable:  $2.45 \times 10^{-13} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  (Tabla 7). En contraste, en el cálculo de conductancia hidráulica promedio, utilizando una constante de viscosidad de  $10.25 \times 10^{-5}$  Kg seg/ $\text{m}^2$ ; se obtuvo una media menor para esta variable:  $2.43 \times 10^{-17} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  (Tabla 8).

Tabla 5. Diámetro promedio de vasos en secciones transversales de once morfoespecies de nopal.

Morfoespecie	Tipo de nopalera	Diámetro promedio ( $\mu\text{m}$ )	
Picochulo	C	47.0	a
A. Montesa	C	40.0	b*
Tapón	S	38.0	b c
Cochinera	S	37.7	b c d
Chapeada	C	37.0	b c d e
Burrona	C	35.4	b c d e f
T. de Mayo	S	35.0	b c d e f g
Cristalina	C	33.0	c d e f g h
Cardón	S	31.5	c d e f g h i
Pelón liso	C	31.0	c d e f g h i j
Charola	So	29.0	h i j

S = Silvestre    So = Solar    C = Cultivada

\* Medias agrupadas con la misma letra dentro de columnas no difieren estadísticamente (Prueba de Duncan  $P= 0.005$ ).

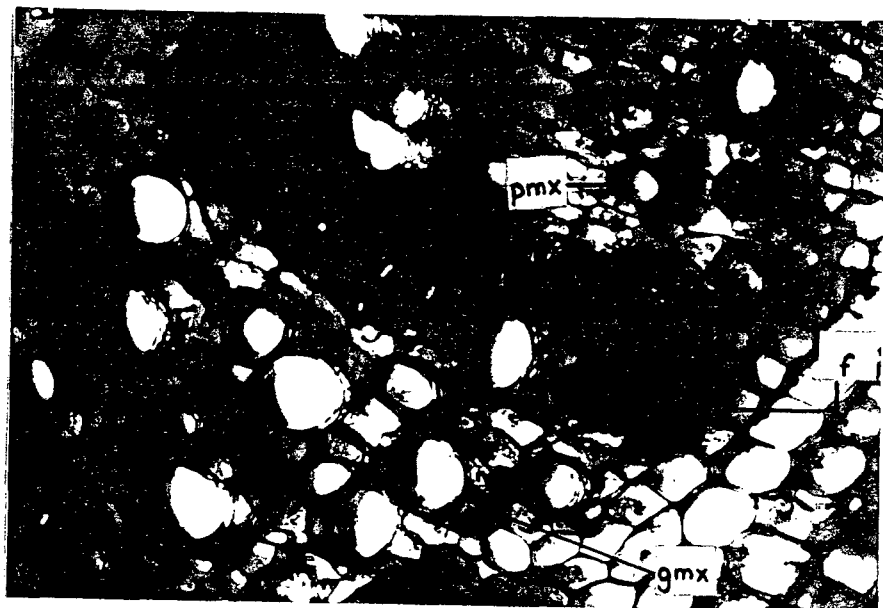


Fig.11 Vasos del xilema de "Picochulo" (*Opuntia* sp.) en sección transversal. pmx, vasos pequeños de metaxilema, gmx. vasos grandes de metaxilema f. fibras. Aumento: 560 X.

Tabla 6. Frecuencia promedio de vasos (por mm<sup>2</sup>) de once morfoespecies de nopal tunero.

Morfoespecie	Tipo de nopalera	Frecuencia promedio							
Chapeada	C	9.0	a						
Cardón	S	8.0	b*						
Tapón	S	8.0	b	c					
Picochulo	C	6.6			d				
T.de Mayo	S	6.5			d	e			
Charola	So	6.0			d	e	f		
Burrona	C	6.0				e	f	g	
A. Montesa	C	5.0					f	g	h
Pelón liso	C	5.0					f	g	h i
Cochinera	S	4.5							h i j
Cristalina	C	4.0							h i j

S = Silvestre    So = Solar    C = Cultivada

\* Medias agrupadas con la misma letra dentro de columnas no difieren estadísticamente (Prueba de Duncan P= 0.005).

Tabla 7. Capacidad de conductancia hidráulica del xilema en cladodios de nopal tunero (*Opuntia spp.*).

Morfoespecie	Tipo de Nopalera	Capacidad de conductancia hidráulica teórica (Kh) $10^{-13} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1} *$
Picochulo	C	5.6310
Chapeada	C	3.9544
Tapón	S	3.1852
Amarilla Montesa	C	3.0537
Tapón de Mayo	S	2.1387
Cochinera	S	2.0566
Burrona	C	1.7965
Cardón	S	1.7160
Cristalina	C	1.3081
Pelón liso	C	1.0714
Charola	So	1.0557

$$\bar{X} = 2.4515 \times 10^{-13}$$

\* Utilizando un coeficiente de viscosidad dinámica de  $10^{-4} \text{ Kg seg/m}^2$

Tabla 8. Capacidad de conductancia hidráulica del xilema en cladodios de nopal tunero (*Opuntia spp.*).

Morfoespecies	Tipo de Nopalera	Capacidad de conductancia hidráulica teórica (Kh) X 10 <sup>-17</sup> m <sup>3</sup> s <sup>-1</sup> *
Picochulo	C	5.1697
Chapeada	C	3.9856
Tapón	S	3.2679
Amarilla Montesa	C	2.9245
Tapón de Mayo	S	2.1922
Cochinera	S	2.1080
Burrona	C	1.8414
Cardón	S	1.7589
Cristalina	C	1.3418
Pelón liso	C	1.1155
Charola	So	1.0821

$$\bar{X} = 2.4352 \times 10^{-17}$$

\* Utilizando un coeficiente de viscosidad dinámica de  $10.25 \times 10^{-8}$  Kg seg/m<sup>2</sup>

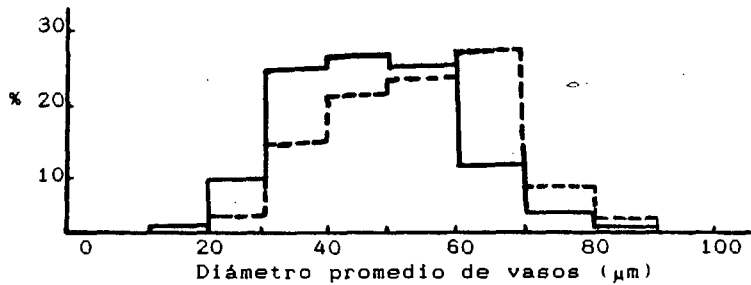


Fig.12 Porcentajes de las clases de diámetro promedio de vasos en la morfoespecie Picochulo (*Opuntia sp.*)

———— Secciones transversales de tallo  
 - - - - - Maceración

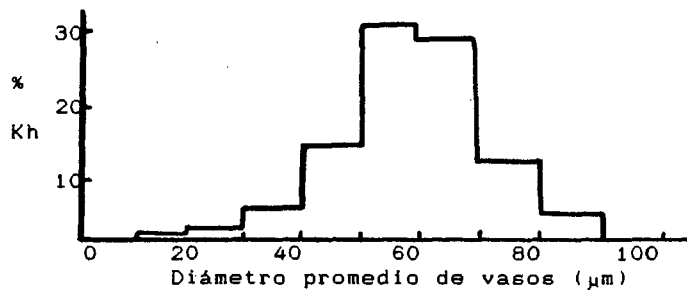


Fig.12a Porcentajes de conductancia hidráulica teórica (Kh) como una función de diámetros de vasos en secciones transversales de tallo.



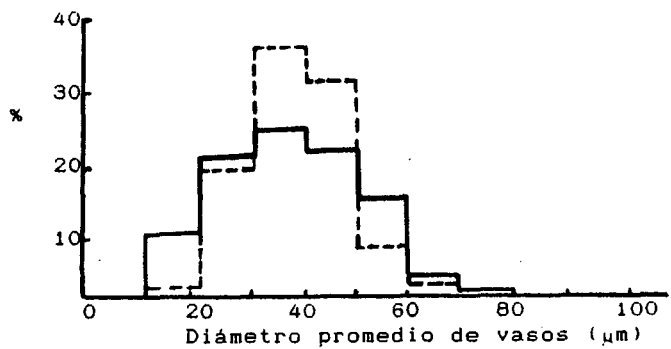


Fig.13 Porcentajes de clases de diámetro promedio de vasos en Chapeada (*Opuntia* sp.)

— Secciones transversales de tallo  
 - - - Maceración

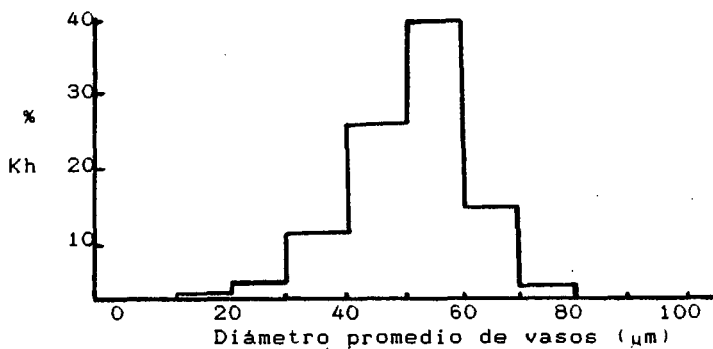


Fig.13a Porcentajes de conductancia hidráulica teórica (Kh) como una función de diámetros de vasos en secciones transversales de tallo.

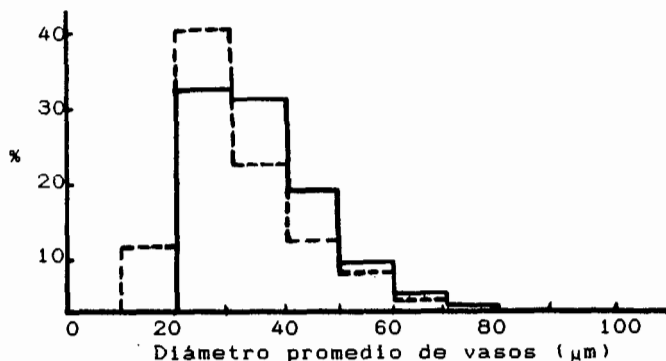


Fig.14 Porcentajes de las clases de diámetro promedio de vasos en la morfoespecie silvestre Tapón (*Opuntia robusta*)

— Secciones transversales de tallo  
 - - - Maceración

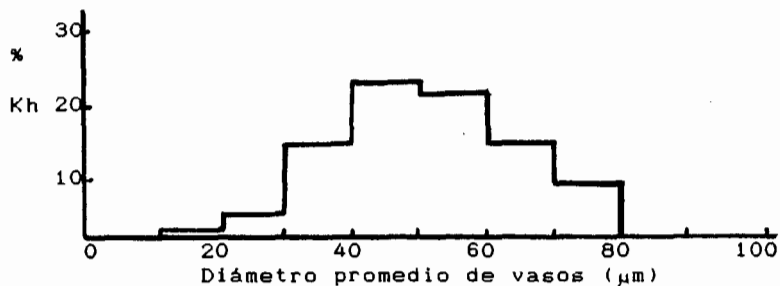


fig.14a Porcentajes de conductancia hidráulica teórica (Kh) como una función de diámetros de vasos en secciones transversales de tallo.

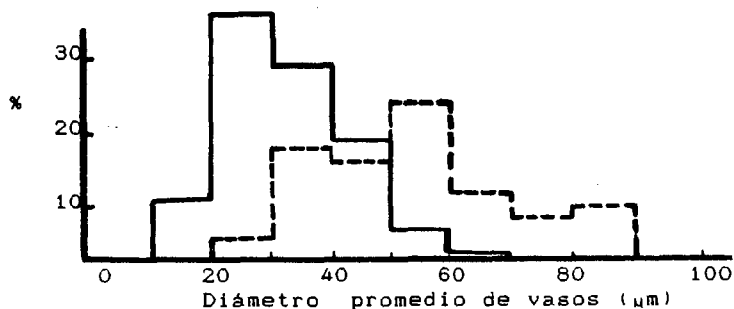


Fig.15 Porcentajes de clases de diámetro promedio de vasos en la morfoespecie silvestre Cardón (*Opuntia streptacantha*)

—— Secciones transversales de tallo  
 ---- Maceración

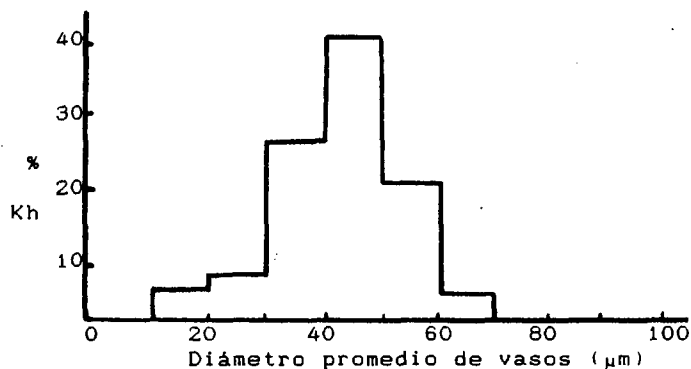


Fig.15a Porcentajes de conductancia hidráulica teórica (Kh) como una función de diámetros de vasos en secciones transversales de tallo.

#### 4.7 Comparación estadística de las variables anatómicas del xilema en cladodios de nopal tunero

Todos los análisis de varianza para las variables: longitud de los elementos de vaso, diámetro de vasos y frecuencia de vasos mostraron diferencia estadística significativa entre los grupos (Tablas 9 a 11). Con base en lo anterior se realizaron comparaciones de medias (Prueba de Duncan) de las variables evaluadas, observando los siguientes resultados:

##### 4.7.1 Longitud de los elementos de vaso

Las morfoespecies cultivadas presentaron mayor longitud promedio de los elementos de vaso, que las de solar y cultivadas.

Sin diferencia estadística entre sus medias, se observó un primer grupo formado por las morfoespecies: "Amarilla montesa", "Burrona", "Pelón liso" y "Cochinera". Con el menor promedio de longitud de sus elementos de vaso se registraron "Tapón de mayo" y "Cristalina" (Tabla 4).

##### 4.7.2 Diámetro de vasos

La morfoespecie "Picochulo" fue estadísticamente superior con respecto al diámetro de vasos, en comparación al resto de las morfoespecies evaluadas. En un segundo grupo, sin diferencia estadística entre sus medias, se registraron las morfoespecies "Amarilla montesa", "Tapón", "Cochinera", "Chapeada", "Burrona" y "Tapón de mayo".

El diámetro promedio menor de las morfoespecies evaluadas se registró en las siguientes: "Cristalina", "Cardón", "Pelón liso" y "Charola"; las cuales no presentaron diferencia estadística entre sus medias (Tabla 5).

##### 4.7.3 Frecuencia de vasos

Estadísticamente superior a las demás formas evaluadas, se encontró "Chapeada". En un segundo término, también representando un grupo estadísticamente diferente, se encuentran "Cardón", y "Tapón".

Las morfoespecies que registraron la menor frecuencia de vasos fueron "Cochinera" y "Cristalina", sin diferencia estadística significativa entre sus medias (Tabla 6).

#### 4.8 Coeficientes de correlación entre las variables anatómicas del xilema en el nopal tunero

En la Tabla 12 se presenta una matriz con los coeficientes de correlación entre las variables anatómicas del xilema en el nopal tunero; en la cual se observa que únicamente existe correlación significativa entre diámetro de vasos y frecuencia de éstos, en secciones transversales de tejido ( $p = 0.001$ ), lo cual nos indica una relación entre ambas variables; que de alterarse una la otra se modifica en una proporción directa, pero negativa. El resto de las variables evaluadas no presentaron correlación significativa, lo cual nos indica que no existe una relación directa ya sea positiva o negativa entre sus variables (Tabla 12).

## 5. DISCUSION

La mayoría de los trabajos sobre la evolución de las morfoespecies de nopal bajo las condiciones que prevalecen en las zonas semiáridas, se han orientado principalmente al estudio de los mecanismos fisiológicos y bioquímicos y en pocos casos se han estudiado las variaciones anatómicas y fisiológicas que están relacionadas con la resistencia y adaptación a las condiciones limitantes que prevalecen en las zonas semiáridas (Loera, 1990).

Entre las características anatómicas del xilema evaluadas en este estudio llama la atención, la presencia de elementos de vaso con caracteres que ubican el xilema del nopal como más especializado estructuralmente. Bailey y Srivastava desde 1962, ya habían establecido que el xilema en el nopal es muy especializado; tiene elementos de vaso con placas de perforación simple y la orientación de las paredes terminales puede ser transversa o en transición a transversa. Dichas características usualmente indican un nivel alto de especialización en el xilema y cambium vascular de las dicotiledóneas (Gibson, 1973).

Los resultados de este trabajo revelan que la morfología del xilema permite detectar en cierto modo, un gradiente que nos ayuda a establecer diferencias evolutivas basadas en la morfología del xilema, debido a que en todas las morfoespecies evaluadas se observaron elementos de vaso con pared de tipo reticulado, manifestando una mayor especialización en este aspecto, las morfoespecies silvestres ya que tuvieron mayor porcentaje de este tipo de engrosamiento.

Otra diferencia marcada en la morfología de los vasos es la abundancia de placas de perforación simple con paredes terminales oblicuas en transición a transversas en las morfoespecies silvestres, en contraste con las cultivadas y de solar, en las que la perforación simple es más común que se presente con paredes terminales transversas. Lo anterior coincide con los resultados obtenidos por Aceves (1991), quien realizó un estudio de la morfología del xilema en morfoespecies silvestres y cultivadas de nopal.

Desde 1963, Bailey estableció que los elementos de vaso en el nopal son más cortos que en las demás dicotiledóneas. Los elementos de vaso más largos se encuentran en los tallos de gran crecimiento; mientras que las formas de poco crecimiento presentan elementos de vaso con menor longitud (Gibson, 1973). En las observaciones sobre el crecimiento en el campo de morfoespecies silvestres y cultivadas y la longitud característica de sus elementos traqueales, estamos de acuerdo con lo establecido por Gibson (1973); ya que las morfoespecies cultivadas presentaron elementos de vaso con mayor longitud y diámetro promedio, que las de solar y las silvestres, éstas últimas presentan menores tasas de crecimiento que las que se encuentran en condiciones cultivadas (Pimienta, en prensa).

Conde (1975), al realizar comparaciones anatómicas de cinco especies de *Opuntia*, encontró que los elementos de vaso tienen una longitud menor de 200  $\mu\text{m}$ ; en nuestro trabajo, los elementos de vaso se caracterizaron por poseer una longitud promedio en el rango de 150 a 250  $\mu\text{m}$ .

Los diámetros promedio de los vasos de xilema en el nopal tunero registrados en el presente estudio, se encuentran en el rango de 12.5 a 98.7  $\mu\text{m}$ ; semejantes a los establecidos para otras especies de nopal, ya que Gibson (1973), reporta que el diámetro promedio de vasos en especies de la subfamilia Cactoideae va de 13.7 a 114  $\mu\text{m}$ .

Una vez que se ha demostrado que el flujo del agua en el xilema es laminar y teniendo en cuenta ciertos factores como constantes, se puede determinar la capacidad teórica de conducción, desde el punto de vista anatómico y físico, puesto que los vasos de xilema deben comportarse en la planta como un sistema de tuberías sujeto a ciertas leyes de hidráulica.

En este trabajo, se define la conductancia hidráulica del xilema como: la cantidad de fluido en unidad de tiempo, que resulta de un gradiente de presión. La fórmula significa que en condiciones constantes, la cantidad de líquido que pasa aumenta con la cuarta potencia del diámetro del tubo. Esta fuerte influencia del diámetro del conducto resulta del hecho de que la velocidad en la pared es cero y la velocidad media vale la mitad de la velocidad que se encuentra en el centro del tubo (Streeter, 1986).

En la determinación de la capacidad de conductancia hidráulica del xilema en cladodios de nopal tunero, se observó al considerar los valores extremos, que la capacidad de conductancia hidráulica del xilema en "Picochulo" es aproximadamente cinco veces mayor con respecto a la morfoespecie "Charola", la cual presentó el menor promedio aritmético de esta variable. La diferencia se debe a que los vasos de xilema presentan cierta resistencia de fricción al flujo del agua gobernada, como el flujo a través de cualquier tubo, por su diámetro y por la viscosidad del fluido (Delevoryas, 1979; Ray, 1985). Por tanto, una morfoespecie dada, aunque posee gran cantidad de vasos de cierto diámetro, éstos contribuyen muy poco a la conductancia hidráulica total, ya que se caracterizan por ser conductos muy estrechos, por lo general menores de 40  $\mu\text{m}$ .

La fuerte influencia que ejercen el número y el diámetro de los vasos de xilema ha sido registrada en otros trabajos que determinan conductividad hidráulica de raíces en suculentas del desierto (Nobel & Bingru, 1992). Para estos autores, la conductividad hidráulica de la raíz (Lp), un coeficiente relativo a la tasa de flujo de agua representada por una fuerza de conducción, disminuye con la reducción en el diámetro de los vasos del xilema; en contraste, el incremento en tal coeficiente es consistente con el aumento en el número y el diámetro de vasos.

Por otro lado, nuestras observaciones coinciden con otros autores en la superioridad que tiene el cálculo de conductancia hidráulica utilizando diámetro de vasos en secciones transversales de tejido, ya que así, se puede determinar tanto la frecuencia de vasos como el diámetro de los mismos. Además, la aplicación de factores de corrección para vasos no circulares sólo puede hacerse utilizando cortes frescos ya que se mide el eje mayor y menor del lumen de cada vaso. La desventaja de este método con respecto al de maceración de tejido, es que en un plano transversal es difícil medir vasos pequeños o diferenciarlos de fibras. Lewis (1992), al referirse a los errores que se pueden observar en cálculos de conductancia hidráulica, establece que el uso de la ecuación  $[0.5(a + b)]$ , comúnmente ofrece una estimación menos segura que la utilización de diámetros hidráulicos; la magnitud del error se incrementa con la elongación de la figura en plano transversal. En relación a esto último, consideramos que no se presentó en nuestro estudio; ya que no se registraron vasos que tuvieran área transversal muy elongada.

Las características hidráulicas de un conducto podrán ser descritas completamente, sólo cuando la longitud, la arquitectura longitudinal, tipo y composición de la pared; así como otras características de los vasos sean consideradas (Lewis, 1992). No obstante, la importancia de los resultados de nuestro estudio radica al considerar las relaciones hídricas de la planta, ya que las características del xilema pueden en cierto modo, relacionarse con otras modificaciones anatómicas del nopal tunero, que tienen como ventaja el reducir los efectos de la sequía, estableciendo un balance entre la tasa de transpiración y la tasa de conducción hidráulica.

Considerando a las morfoespecies silvestres, las cuales presentaron menor promedio aritmético de capacidad de conductancia hidráulica con respecto a las cultivadas; observamos que las primeras, según Loera (1990), se caracterizan por poseer menor longitud y área de estomas, así como mayor profundidad de la cripta estomática y mayor grosor cuticular, lo cual puede en parte explicar la mayor resistencia y adaptabilidad a las condiciones adversas que prevalecen en las zonas semiáridas. Posiblemente, un mecanismo para regular la economía hídrica sea, la presencia de vasos más estrechos que permitan tasas de flujo que mantienen un equilibrio con la tasa de transpiración, ya que los estomas hundidos y cutículas gruesas aumentan la resistencia al movimiento del agua de la planta a la atmósfera, lo cual se traduce en reducción de la pérdida de agua por transpiración (Nobel, 1974).

La presencia de vasos estrechos en las morfoespecies silvestres, viene a representar un ventaja adaptativa, ya que dichos conductos son menos vulnerables a eventos de cavitación porque en éstos se acelera la tasa de disolución de burbujas de aire (Carlquist, 1988; Yang & Tyree, 1992).



Las morfoespecies cultivadas, con su mayor tasa de crecimiento en el campo, se ha encontrado que poseen estomas más grandes y cutículas menos gruesas (Loera, 1990; López, 1991); tales modificaciones anatómicas permiten pérdidas mayores de agua por el proceso de transpiración: un posible mecanismo para establecer un equilibrio entre la tasa de conducción del xilema en el tallo y la transpiración, puede ser la presencia de vasos anchos que permitan tasas de flujo más grandes. No obstante, los vasos de mayor diámetro son más vulnerables a eventos de cavitación que se producen en las sequías prolongadas (Yang & Tyree, 1992).

## 6. CONCLUSIONES

1. Las características observadas en el xilema de las morfoespecies en estudio han permitido verificar que el xilema del subgénero *Opuntia* es muy especializado; ya que:

- a) Las paredes secundarias predominantes son de tipo escaleriforme y reticulado.
- b) Los elementos de vaso tienen placa de perforación simple, que corresponde al mayor grado evolutivo en lo que se refiere a esta característica morfológica.
- c) Las paredes terminales predominantes son transversas y oblicuas en transición a transversas; representadas dentro de los dos últimos grados evolutivos de los cuatro establecidos en la escala.

2. Las morfoespecies cultivadas, con su mayor tasa de crecimiento en el campo, se caracterizan por poseer elementos de vaso de mayor diámetro y longitud; así como la mayor capacidad de conductancia hidráulica teórica del xilema.

3. Las morfoespecies silvestres se caracterizan por poseer elementos conductores de xilema más pequeños. La reducción de la capacidad de transporte causada por vasos de diámetro menor es compensada por el número correspondientemente mayor de elementos conductores. Por tanto:

a) La capacidad de conductancia hidráulica teórica de cladodios obtenida en las morfoespecies en estudio, se puede considerar como una característica diferencial entre tipos de nopaleras.

b) El diámetro y frecuencia de vasos puede considerarse también como una característica diferencial entre morfoespecies; ya que éstos influyen sobre la capacidad de conductancia hidráulica.

## 7. BIBLIOGRAFIA

- Aceves, E.T. 1991. Variación en la morfología del xilema en morfoespecies silvestres y cultivadas de nopal (*Opuntia spp.*) tunero. Tesis profesional. Universidad de Guadalajara. 58 p.
- Aloni, R. 1992. The control of vascular differentiation. *Int. J. Plant Sci.* 153 (3): 590-592.
- Aston, M.J. and D.W. Lawlor. 1979. The relationship between transpiration, root water uptake and leaf water potential. *J. Expt. Botany.* 30 (114): 169-181.
- Bailey, I.W. 1953. Evolution of the tracheary tissue in land plants. *Am. J. Bot.* 60: 4-8.
- Bidwell, R.G.S. 1979. *Fisiología Vegetal*. AGT Editores. México. 784 p.
- Blizzard, E.W. 1980. Comparative resistance of the soil and the plant to water transport. *Plant Physiol.* 66: 809-814.
- Bravo, H. 1978 a. *Las Cactáceas de México*. 2da. edición. UNAM México. 735 p. Tomo 1
- Burgess, J. 1985. *An Introduction to Plant Cell Development*. Cambridge University Press. Melbourne Sidney. 246 p.
- Burns, M.D. 1978. *Física para las Ciencias de la Vida y de la Salud*. Fondo Educativo Interamericano. E.U.A. 589 p.
- Calkin, H.W., Gibson, A.C. and Nobel, P.S. 1986. Biophysical Model of Xylem conductance in Tracheids of the Fern *Pteris vittata*. *J. Expt. Botany.* 37 (180): 1054-1064.
- Carlquist, S. 1987. *Presence of vessels in wood of Sarcandra (Chloranthaceae); comments on vessel origins in angiosperm.* *Am. J. Bot.* 74 (12): 1765-1771.
- Carlquist, S. 1988. Near-vassellessness in *Ephedra* and its significance. *Am. J. Bot.* 75 (4): 598-601.
- 1992. Pit membrane remnants in perforation plates of primitive dicotyledons and their significance. *Am. J. Bot.* 79 (6): 660-672.
- Cheadle, V.I. 1956. Research on xylem and phloem-progress in fifty year. *Am. J. Bot.* 43: 719-731.

- Conde, F.L. 1975. Anatomical comparisons of five species of *Opuntia* (Cactaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 425-473.
- Cronquist, A. 1986. *Introducción a la Botánica*. CECSA. México. 848 p.
- Curtis, H. 1975. *Biología Vegetal*. Ed. Omega. Barcelona. España. 716 p.
- Delevoryas, T. 1979. *Diversificación Vegetal*. CECSA. México. 240 p.
- Doyle, A.J. 1978. Origin of angiosperms. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9 : 365-392.
- Esau, K. 1960. *Anatomy of Seed Plants*. Ed. John Wiley. España, 550 p.
- \_\_\_\_\_. 1976. *Anatomía Vegetal*. Ed. Omega. Barcelona. España. 779 p.
- Ewers, F.W. and J.B. Fisher. 1989. Techniques for measuring vessel lengths and diameters in stems of woody plants. *Am. J. Bot.* 76 (5): 645-656.
- Fanh, A. 1978. *Anatomía Vegetal*. H. Blume Ediciones. España. 643 p.
- Flores, V.E. 1987. *La Planta. Estructura y función*. Ed Teen. Costa Rica. 779 p.
- Gibson, A.C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica*. 5 (1): 29-65.
- \_\_\_\_\_, H.W. Calkin and Nobel S.P. 1984. Xylem anatomy, water flow and hydraulic conductance in the fern *Cyrtomium falcatum*. *Am. J. Bot.* 71 (4): 564-574.
- Gibson, C.A. & P.S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press. Cambridge Massachusetts. 286 p.
- Gifford, E.M. 1978. *Plant Microtechnique Course Notes* University of California Davis.
- Giles, V.R. 1991. *Mecánica de los Fluidos e Hidráulica*. Mc Graw Hill. 2da. Ed. México. 273 p.
- Hanscom, Z. and I.P. Ting. 1978. Responses of succulents to plant water stress. *Plant Physiol.* 61: 327-330.

- Iqbal, M. 1990. The Cambium vascular. John Wiley & Sons. Inc. England. 246 p.
- Jones, B.S. 1988. Sistemática Vegetal. Mc Graw Hill. U.S.A. 526 p.
- Kramer, P.J. 1974. Relaciones Hidricas de Suelos y Plantas. Mc Graw Hill. México. 538 p.
- Larcher, W. 1987. Ecofisiología Vegetal. Ed.Omega. Barcelona Barcelona. 305 p.
- Lewis, A.M. 1992. Measuring the hydraulic diameter of a pore or conduit. Am. J. Bot. 79 (10): 1158-1161.
- Loera, Q.M. 1990. Estudio morfológico-anatómico de la epidermis en morfoespecies cultivadas y silvestres de nopal (*Opuntia spp.*) tunero. Tesis profesional. Universidad de Guadalajara. 48 p.
- López, A.L. 1991. Estudio anatómico-fisiológico comparativo en morfoespecies de nopal (*Opuntia spp.*) tunero. Tesis Profesional. Universidad de Guadalajara. 44 p.
- Marroquin, S.J., L.Borja; C.R. Velázquez y J.A. de la Cruz. 1964. Estudio Ecológico Desonómico de las Zonas Aridas del Norte de México. Publ. Esp. Núm.2. INIF, SAG., México. 166 p.
- Massey, S.B. 1979. Mecánica de los Fluidos. CECSA. México. 750 p.
- Meinzer, F.C., H.S. Neufeld, D.A. Grantz y G.M. Crisosto. 1992. Hydraulic architecture of *Sugarcane* in relation to patterns of water use during plant development. Plant Cell and Env. 15: 471-477.
- Muhammad, A.F. and R. Sattler. 1982. Vessel structure of *Gnetum* and the origin of angiosperms. Am. J. Bot. 69 (6): 1004-1021.
- Nobel, P.S. 1974. Biophysical Plant Physiology. W.H. Freeman San Francisco. 488 p.
- \_\_\_\_\_ and B. Huang. 1992. Hydraulic and structural changes for lateral roots of two desert succulents in response to soil drying and rewetted. Int. J. Plant. Sci. 153 (3) S163-S170.

North, B.G. and P.S. Nobel. 1991. Changes in hydraulic conductivity and anatomy caused by drying and rewetting roots of *Agave deserti* (Agavaceae). *Am. J. Botany* 78 (7): 906-915.

Pimienta, B.E. 1990. El Nopal Tunero. Serie Libros Tiempos de Ciencia. Ed. Universidad de Guadalajara. México. 246 p.

\_\_\_\_\_ (in press) Prickly Pear (*Opuntia spp.*): A Valuable Fruit Crop for the Semiarid Lands of Mexico. *J. Arid Env.*

Ray, M.P. 1985. La Planta Viviente. CECSA. México. 271 p.

Roberson, J.A., C.T. Crowe. 1991. Mecánica de fluidos. Mc Graw Hill. México. 680 p.

Rojas, G.M. 1979. Fisiología Vegetal Aplicada. Mc Graw Hill. México. 262 p.

Rost, T., M. Barbour. 1988. Botánica: introducción a la biología vegetal. Limusa. México. 466 p.

Ruess, B.R., B.M. Eller, S. Ferrari. 1988. Transpiration and Water Uptake of Succulents in their Natural Habitat: Field determination with a porometer. *Botánica Helvética*. 98 (2): 215-221.

Saliendra, Z.N. and Meinzer, C.F. 1992. Genotypic, developmental and drought-induced differences in root hydraulic conductance of contrasting *sugarcane* cultivars. *J. Exp. Bot.* 43 (254): 1209-1217.

Salisbury, B.F. and W.R. Cleon. 1978. Plant Physiology. Wadsworth Publishing Company Inc. 422 p.

Schulte, P.J. and P.S. Nobel. 1989. Responses of a CAM plant to drought and rainfall: capacitance and osmotic pressure influences on water movement. *J. Exp. Bot.* 40 (210): 61-70.

Sinnot, W.E., S.K. Wilson. 1983. Botánica: principios y problemas. CECSA. México. 584 p.

Stevenson, F.F., T.R. Mertens. 1980. Anatomía Vegetal. Limusa. México. 209 p.

Streeter, L.W. 1986. Mecánica de los fluidos. Mc Graw Hill México. 750 p.

Torrey, G.J., E.D. Fosket, K.P. Hepler. 1971. Xylem formation: A paradigm of cytodifferentiation in higher plants. *Amer. Sci.* 59: 338-352.

Tippens, E.P. 1987. Física. Conceptos y Aplicaciones. Mc Graw Hill. México. 434 p.

Ting, P.I. 1982. Plant Physiology. Addison-Wesley Publishing Company. E.U.A. 641 p.

Van Bel, A.J.E. 1990. Xylem-Phloem Exchange Via the Rays: The Undervalued Route of Transport. *J. Exp. Botany.* 41 (227): 631-644.

Wilkins, B.M. 1989. Advanced Plant Physiology. Longman Scientific & Technical. E.U.A. 514 p.

Yañez, J.P. 1972. Capacidad de conducción del xilema radical de nueve razas de maíz. Tesis Profesional. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. 41 p.

Yang, S. & M.T. Tyree. 1992. A theoretical model of hydraulic conductivity recovery from embolism with comparison to experimental data on *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Env.* 15: 663-643.

## 8. APENDICE

Tabla 9. Análisis de varianza para la longitud de elementos de vaso en once morfoespecies de nopal.

FV	GL	SC	CM	F Calc.
Total	109	135470.35		
Tratam.	10	87856.10	8785.61	18.26 *
Error	99	47614.25	480.95	
CV = 7.5 %		Media = 216.06		
Valor altamente significativo (99.99% de Probabilidad)				

Tabla 10. Análisis de varianza para el diámetro de vasos en secciones transversales de nopal.

FV	GL	SC	CM	F Calc.
Total	109	6055.47		
Tratam.	10	2412.03	241.20	6.55 *
Error	99	3643.44	36.80	
CV = 15.2 %		Media = 35.78		
Valor significativo (99.99% de probabilidad)				



Tabla 11. Análisis de varianza para la frecuencia de vasos en secciones transversales de once morfoespecies de nopal.

FV	GL	SC	CM	F Calc.
Total	109	8463.72		
Tratam.	10	6559.22	655.92	34.10 *
Error	99	1904.5	19.23	

CV = 22.8 %                  Media = 31.4

Valor altamente significativo (99.99% de probabilidad)

Tabla 12. Coeficientes de correlación entre las variables anatómicas del xilema en cladodios de nopal tunero.

	Diámetro de vasos	Longitud de vasos	Frecuencia de vasos
Diámetro de vasos	0.0000	0.2307	- 0.3190 *
Longitud de vasos		0.0000	0.0711
Frecuencia de vasos			0.0000

\* Significativo al 0.001

La capacidad de conducción teórica de un conjunto de tubos paralelos a partir de la pérdida de carga; dada por Hagen-Poiseuille, se determina en la fórmula siguiente:

El agua en movimiento tiene una pérdida de carga que se define como parte de la carga, que a lo largo de cada filete líquido se va convirtiendo irreversiblemente en calor.

Según la fórmula de Hagen-Poiseuille:

$$\text{Pérdida de carga} = \frac{32nLV}{Wd^2} \quad (\text{Giles, 1991})$$

$$\text{Pérdida de carga unitaria} = \frac{32nV}{Wd^2} \quad (\text{Giles, 1991})$$

Si consideramos al xilema como un sistema de tuberías sujeto a las leyes de la hidráulica, se introduce el concepto de gasto (Yañez, 1972).

GASTO = Volumen de agua que pasa a través de cierta sección transversal en la unidad de tiempo (Tippens, 1987).

$$\text{GASTO} = \frac{\text{Volumen}}{\text{Tiempo}} = (\text{Velocidad media}) (\text{área}) =$$

$$\frac{V\pi d^2}{4} \text{ m}^3 / \text{seg} \quad (\text{Burns, 1978; Roberson, 1991}).$$

$$\text{Capacidad de conductancia} = \frac{\text{GASTO}}{\text{Pérdida de carga unitaria}}$$

hidráulica (Kh)

(Engleman, citado por Yañez, 1972) Así:

$$\text{Capacidad de conductancia} = \frac{\frac{V\pi d^2}{4} \quad (\text{m/seg}) (\text{m}^2)}{\frac{32nV}{Wd^2} \quad (\text{Kg/seg/m}^2) (\text{m/seg})}$$

hidráulica (Kh)

$$\frac{(\text{Kg/m}^3) (\text{m}^2)}{(\text{Kg/m}^3) (\text{m}^2)}$$

$$K_h = \frac{\pi d^2 W d^2}{128n} \quad \frac{(m^2)(Kg/m^3)(m^2)}{(Kg \text{ seg}/m^2)}$$

$$K_h = \frac{\pi W d^4}{128n} \quad \frac{(Kg/m^3)(m^4)}{(Kg \text{ seg}/m^2)}$$

$$K_h = \frac{\pi W d^4}{128n} \quad m^3/\text{seg}$$

Substituyendo con los valores pertinentes y aplicando la relación  $d=hf$ :

$$\begin{aligned} \text{Capacidad de conductancia} &= \frac{(3.1416)(10^3)(d^4)}{\text{hidráulica } (K_h) \quad (1.28)(10^2)(10^{-4})} \\ &= (2.45)(10^3)(h^4)(f^4), \quad m^3/\text{seg} \end{aligned}$$

La capacidad de un conjunto de tubos paralelos será la suma de las capacidades individuales:

$$\Sigma K_h = (2.45)(10^3)(h^4)(f^4)$$

Así, la capacidad de conducción es igual a una constante (que depende del sistema óptico utilizado), multiplicada por la cuarta potencia del diámetro medido en unidades oculares.



**UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA**  
**Facultad de Ciencias Biológicas**

Expediente.....

Número .....

Sección .....

**C. SOFIA LOZA CORNEJO**

**P R E S E N T E . -**

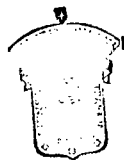
Manifestamos a usted, que con esta fecha ha sido aprobado el tema de tesis "ESPECIALIZACION FILOGENETICA Y CONDUCTIVIDAD HIDRAULICA DEL XILEMA EN CLADIODOS DE NOPAL (Opuntia spp.) TUNERO" para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director de dicha Tesis el Dr. Eulogio Pimienta Barrios.

**A T E N T A M E N T E**  
**"PIENSA Y TRABAJA"**

Las Agujas Zapopan, Jal. 25 de febrero de 1994

**EL DIRECTOR**



**FACULTAD DE**  
**CIENCIAS BIOLÓGICAS**

*Fernando Alfaro Bustamante*

**DR. FERNANDO ALFARO BUSTAMANTE**

**EL SECRETARIO**

*Guillermo Barba Calvillo*

**BIOL. GUILLERMO BARBA CALVILLO**

c.c.p.- Dr. Eulogio Pimienta Barrios, Director de Tesis.-pte.

c.c.p.- El expediente del alumno

Al contestar este vicio citese fecha y número

DR. FERNANDO ALFARO BUSTAMANTE  
DIRECTOR  
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

P R E S E N T E

Por este conducto le comunico que, habiendo revisado el trabajo de Tesis "ESPECIALIZACIÓN FILOGENÉTICA Y CONDUCTIVIDAD HIDRÁULICA DEL XILEMA EN CLADODIOS DE NOPAL (*Opuntia* spp.) TUNERO", que presenta la pasante de Biología SOFIA LOZA CORNEJO para obtener la Licenciatura en Biología, y del cual fungí como director, considero que éste ha sido concluido satisfactoriamente, por lo cual puede procederse a la presentación de la Tesis para su revisión en la Facultad y el Examen Profesional respectivo.

A T E N T A M E N T E  
Guadalajara, Jal. a 2 de Mayo de 1994.



DR. EULOGIO PIMENTEL BARRIOS  
Director de Tesis