

1993-A

85468073

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

DIVISION DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES



"EFECTO DEL GRADO DE ARIDEZ EN LA ANATOMIA DE CLADODIOS DE MORFOESPECIES DE NOPAL (*Opuntia spp.*)"

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGIA

P R E S E N T A

JESSICA DEL PILAR RAMIREZ ANAYA

GUADALAJARA, JALISCO. MARZO DE 1996

DR. ALFONSO E. ISLAS RODRIGUEZ
DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CIENCIAS
BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES
DE LA UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
P R E S E N T E.

Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo revisado el trabajo de tesis que realizó el pasante **Jessica del Pilar Ramírez Anaya**, código **85468073** con el título **EFECTO DEL GRADO DE ARIDEZ EN LA ANATOMÍA DE CLADODIOS DE MORFOESPECIES DE NOPAL (*Opuntia spp.*)**, consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorización de impresión y en su caso programación de fecha de exámenes de tesis y profesional respectivos.

Sin otro particular, agradecemos de antemano la atención que se sirva dar a la presente y aprovechamos la ocasión para enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E

Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jal., 7 de Septiembre de 1995.

EL DIRECTOR DE TESIS



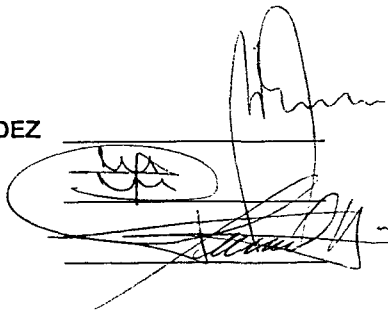
DR. EULOGIO PIMIENTA BARRIOS

SINODALES

DR. SERVANDO CARVAJAL HERNANDEZ

M. C. MARTIN P. TENA MEZA

M. C. MARTÍN HUERTA MARTINEZ



Universidad de Guadalajara



Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias
División de Ciencias Biológicas y Ambientales

1061/95

C. JESSICA DEL PILAR RAMIREZ ANAYA
P R E S E N T E . -

Manifestamos a usted, que con esta fecha ha sido aprobado el tema de Tesis "EFECTO DEL GRADO DE ARIDEZ EN LA ANATOMIA DE CLADODIOS DE MORFOESPECIES DE NOPAL (Opuntia spp.)", 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., 07 de Agosto de 1995

EL DIRECTOR

C.U.C.B.A


M.C. ALFONSO E. ISLAS RODRIGUEZ

EL SECRETARIO


OCEAN. SALVADOR VELAZQUEZ MAGAÑA



DIV. DE CS.
BIOLOGICAS Y
AMBIENTALES

c.c.p.- Dr. Eulogio Pimienta Barrios.-Director de Tesis.-pte.
c.c.p.- El expediente del alumno

AEIR/SVM/mahs.

**EFFECTO DEL GRADO DE ARIDEZ EN LA ANATOMIA DE
CLADODIOS DE MORFOESPECIES DE NOPAL (*Opuntia* spp.)**

AUTOR:

JESSICA DEL PILAR RAMÍREZ ANAYA

DIRECTOR:

Dr. EULOGIO PIMIENTA BARRIOS

**TRABAJO ELABORADO
EN LA DIVISION DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES,
DEL CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y
AGROPECUARIAS, DE LA UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA.
GUADALAJARA, JALISCO.**

DEDICATORIAS

A JESÚS:

Por su amor, apoyo y paciencia.

A MI MAMA:

Por el afán de lucha que supo infundir en mí.

A JACKY, INGRID Y RAFA:

Mi admiración y cariño.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Eulogio Pimienta Barrios por la ayuda invaluable que me ha dado desde el inicio de mis estudios de licenciatura; por la dirección y asesoría del presente trabajo y sobre todo por la confianza que depositó en mí durante todo este tiempo. Además quiero extenderle una sincera disculpa por la tardanza en la finalización de mi tesis.

A mis amigos y compañeros del laboratorio de Anatomía y Fisiología Vegetal que de alguna forma contribuyeron a la realización de este trabajo.

CONTENIDO

INDICE DE FIGURAS	i
INDICE DE TABLAS	ii
1. RESUMEN	1
2. INTRODUCCIÓN	2
3. REVISION DE LITERATURA.....	4
3.1. Clasificación de los climas.....	4
3.2. Conceptos sobre aridez y semiaridez.....	6
3.2.1. Criterios para definir aridez y semiaridez.....	6
3.2.2. Causas de la aridez	9
3.2.3. Índice de aridez Stretta-Mosiño	10
3.2.4. Distribución de las zonas áridas y semiáridas	13
3.3. Descripción del nopal (<i>Opuntia spp.</i>).....	13
3.3.1. Origen y distribución del nopal.....	13
3.3.2. Clasificación taxonómica.....	15
3.3.3. Morfología	15
3.3.4. Diferenciación floral	17
3.3.5. Fecundación.....	18
3.3.6. Desarrollo del fruto.....	19
3.4. Anatomía del cladodio	19
3.4.1. Cutícula	19
3.4.2. Epidermis	21
3.4.3. Estomas.....	22
3.4.4. Colénquima.....	24
3.4.5. Cristales de oxalato de calcio	25
3.5. Fisiología	26
3.5.1. Metabolismo ácido de las crasuláceas.....	26
3.5.2. Fisiología en condiciones de estres.....	27
3.5.2.1. Luz.....	27
3.5.2.2. Agua	29
3.5.2.3. Temperatura	30
4. HIPÓTESIS	32
5. OBJETIVOS	33
6. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	34
7. MATERIALES Y MÉTODOS.....	38
7.1. Determinación de índices de aridez.....	38
7.2. Estudio anatómico.....	39
7.3. Análisis estadístico	42
8. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	44
8.1. Grado de aridez de las localidades en estudio.....	44
8.2. Estudio anatómico.....	46

8.2.1. Grosor de la cutícula	46
8.2.2. Profundidad de la cavidad o cripta estomática	50
8.2.3. Grosor y número de capas de células que forman la epidermis	54
8.2.4. Grosor y número de capas de células que forman el colénquima	57
8.2.5. Frecuencia de estomas	61
8.2.6. Longitud de estomas	63
8.2.7. Frecuencia de cristales de oxalato de calcio	65
9. CONCLUSIONES	68
10. RECOMENDACIONES	70
11. BIBLIOGRAFÍA	71
12. APÉNDICE	79

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localidades incluidas en el estudio.....	35
Figura 2. Diagramas ombrotérmicos de las localidades incluidas en el estudio.....	37
Figura 3. Características anatómicas esquematizadas como un sistema de resistencias.....	51

INDICE DE TABLAS

Cuadro 1. Datos climatológicos empleados en el cálculo del índice de aridez en Ojuelos y Guadalajara, Jalisco.....	39
Cuadro 2. Lista de morfoespecies de nopal utilizadas en este estudio.....	40
Cuadro 3. Datos climatológicos de las localidades incluidas en el estudio y su clasificación de clima según su índice de aridez.....	45
Cuadro 4. Grosor cuticular promedio (μm) en morfoespecies de nopal.....	48
Cuadro 5. Variables anatómicas de la epidermis y corteza en cladodios de morfoespecies de nopal (<i>Opuntia spp.</i>) en dos ambientes que difieren en el grado de aridez.....	49
Cuadro 6. Profundidad promedio de la cavidad o cripta estomática (μm) en morfoespecies de nopal.....	53
Cuadro 7. Grosor epidermal promedio (μm) en morfoespecies de nopal.....	56
Cuadro 8. Número promedio de capas de células que forman la epidermis en morfoespecies de nopal.....	57
Cuadro 9. Número promedio de capas de células que forman el colénquima en morfoespecies de nopal.....	59
Cuadro 10. Grosor promedio del colénquima en morfoespecies de nopal.....	59
Cuadro 11. Longitud de estomas promedio (μm) en morfoespecies de nopal.....	64
Cuadro 12. Frecuencia de cristales de oxalato de calcio promedio (en cristales por mm^2) en morfoespecies de nopal.....	66
Cuadro 13. Análisis de varianza para el grosor cuticular en morfoespecies de nopal seleccionadas en dos localidades con diferente grado de aridez.....	79

Cuadro 14. Análisis de varianza para la profundidad de la cavidad o cripta estomática en morfoespecies de nopal seleccionadas en dos localidades con diferente grado de aridez.	79
Cuadro 15. Análisis de varianza para el grosor epidermal en morfoespecies de nopal seleccionadas en dos localidades con diferente grado de aridez.	80
Cuadro 16. Análisis de varianza para el número de capas de células que forman la epidermis en morfoespecies de nopal seleccionadas en dos localidades con diferente grado de aridez.	80
Cuadro 17. Análisis de varianza para el número de capas de células que forman el colénquima en morfoespecies de nopal seleccionadas en dos localidades con diferente grado de aridez.	81
Cuadro 18. Análisis de varianza para el grosor del colénquima en morfoespecies de nopal seleccionadas en dos localidades con diferente grado de aridez.	81
Cuadro 19. Análisis de varianza para la frecuencia de estomas en morfoespecies de nopal seleccionadas en dos localidades con diferente grado de aridez.	82
Cuadro 20. Análisis de varianza para la longitud de estomas en morfoespecies de nopal seleccionadas en dos localidades con diferente grado de aridez.	82
Cuadro 21. Análisis de varianza para la frecuencia de cristales de oxalato de calcio en morfoespecies de nopal seleccionadas en dos localidades con diferente grado de aridez.	83

1. RESUMEN

En dos poblaciones cultivadas de nopal (*Opuntia* spp.) que diferían en el grado de aridez de la localidad en que se desarrollaron, se midieron variables anatómicas. Las dos poblaciones constituidas por 8 morfoespecies representaron la variación de morfoespecies que se desarrollan naturalmente en los Llanos de Ojuelos, Jalisco. Las variables anatómicas estudiadas fueron: grosor de la cutícula, profundidad de la cavidad o cripta estomática, grosor y número de capas que forman la epidermis, grosor y número de capas que forman el colénquima, longitud y frecuencia de estomas y frecuencia de cristales de oxalato de calcio. El grado de aridez de las localidades se determinó con un Índice de aridez propuesto por Stretta y Mosiño (1983) derivado de la fórmula de Emberguer (1932); en este índice se hizo una sustitución con los datos climatológicos de las localidades. Las localidades sobre las que se trabajó se ubican en el estado de Jalisco y fueron Guadalajara, (localidad menos árida), y Ojuelos, (localidad más árida). Los resultados indicaron que la variabilidad de las características anatómicas es controlada por factores genéticos y/o ambientales. Características como grosor de cutícula, profundidad de la cripta estomática y el número de capas que forman el colénquima fueron mayores en la localidad más árida, mientras que la frecuencia estomática y de cristales de oxalato de calcio fueron mayores en la localidad con menor grado de aridez. Estas características y su variabilidad, representaron resistencias desarrolladas por el nopal como un mecanismo de defensa contra la pérdida de agua por una transpiración excesiva, y contra el daño por la abundante radiación solar incidente.

2. INTRODUCCIÓN

Aproximadamente un 67% de la superficie de México está constituida por zonas áridas y semiáridas, en donde la lluvia escasea y se concentra en periodos de tiempo muy cortos, y además las pérdidas por evaporación y transpiración son mayores que las cantidades de lluvia recibida anualmente (Mosiño, 1983). Este tipo de ambientes favorece la existencia de plantas xerófitas y suculentas, las cuales son organismos vegetales que, a través de un proceso relativamente largo de selección natural, han evolucionado hasta convertirse en organismos que muestran estrategias estructurales y metabólicas conducentes a la adaptación y sobrevivencia en ambientes áridos, donde el agua es el principal factor ecológico que limita el desarrollo de especies vegetales (Fahn, 1964; Castro *et al.* 1983).

El género *Opuntia* conocido vulgarmente como nopal es una suculenta que en la actualidad recibe una creciente atención por su potencial productivo en zonas áridas y semiáridas, y por ser una alternativa ecológica contra el proceso de desertización (Pimienta, 1993; Pimienta, 1994). En morfoespecies de nopal silvestres y cultivadas que se desarrollan en zonas semiáridas de los estados de Jalisco, Zacatecas, San Luis Potosí, Guanajuato y Aguascalientes, se ha observado una amplia variación en características anatómicas que, según varios autores, tienen importantes implicaciones sobre la eficiencia en el uso del agua y la intercepción de luz y, por lo tanto, sobre el proceso fotosintético y productividad del nopal (Nobel, 1982b; Acevedo *et al.* 1983; Nobel, 1983; Gibson y Nobel, 1986; Loera, 1990; López, 1991; Pimienta *et al.* 1993; Salisbury y Ross, 1994). Entre las variaciones anatómicas que ha desarrollado *Opuntia* spp. destacan la morfología de la superficie de los órganos fotosintéticos y el tamaño de estos; una cutícula gruesa seguida por epidermis y corteza

pluriestratificadas y la presencia de estomas hundidos en criptas estomáticas, así como una baja frecuencia de estomas, que en conjunto reducen los efectos negativos de los estreses ambientales que prevalecen en zonas áridas y semiáridas y, al mismo tiempo, optimizan su metabolismo .

3. REVISIÓN DE LITERATURA

3.1. Clasificación de los climas

De Candolle (1855, descrito por Colinvaux, 1985) hizo el primer intento serio para resolver el problema de la distribución de la vegetación escribiendo el libro *Prodromus (sic)*. En dicho libro resaltó su preocupación por el problema ecológico de las formaciones vegetales. De Candolle observó que estas, ocupaban amplias áreas que se podían caracterizar mediante el clima y basado en esta observación pretendió describir las plantas de cada formación por sus requerimientos de calor y agua. La hipótesis planteada por De Candolle de que los límites de las formaciones se pueden correlacionar con la temperatura y el agua, condujo al empleo de los mapas de vegetación como guías para la elaboración de mapas climatológicos.

Más de cincuenta años después de la publicación del tratado de De Candolle sobre la geografía vegetal, Köppen (1918, descrito por Colinvaux, 1985) empleó la clasificación de De Candolle para fundar los modernos sistemas de clasificación del clima. Köppen definió cada clima según valores fijos de temperatura y precipitación calculados según medias anuales o mensuales, fijando también los límites ajustados a la distribución de la vegetación. En este sistema de clasificación no se tiene en cuenta las causas en términos de presión, vientos, masas de aire, frentes o borrascas. Sus mapas climatológicos eran esencialmente mapas de vegetación. Köppen consideró 5 tipos de climas que coinciden con los 5 tipos de formaciones propuestos por De Candolle:

- A Climas tropicales
- B Climas secos
- C Climas templados, húmedos

D Climas Fríos

E Climas Polares

El uso de sufijos para subdividir cada uno de los tipos dieron por resultado el sistema climático de Köppen, que es la base para todas las clasificaciones modernas (Strahler 1984).

Por lo general, se considera que la vegetación de cualquier área es producto del clima de la misma, lo cual implica que los factores climatológicos, primordialmente la temperatura y la humedad son los que regulan la distribución de la vegetación. Los geógrafos con frecuencia aceptan este punto de vista, y lo invierten a fin de establecer una clasificación de climas con base en la vegetación. Se supone que esta última es, respecto de una zona, un instrumento meteorológico que permite medir todos los elementos climatológicos integrados (Krebs, 1985).

Algunos geógrafos han intentado establecer límites climáticos independientes de la vegetación, por ejemplo, Thornthwaite (1948, descrito por Colinvaux, 1985). La base de su clasificación de climas es la precipitación, que la pondera contra la evapotranspiración potencial. Esta última es la cantidad de agua que perdería el suelo por evaporación y los vegetales por transpiración si dicho elemento estuviera disponible en forma ilimitada. Es factible medir la evapotranspiración potencial indirectamente, por lo que suele calcularse como una función de la temperatura. Con base en estos parámetros Thornthwaite definió cinco tipos de clima correspondiendo cada uno a un índice de Humedad.

El sistema que se ha empleado más ampliamente en el mundo, como ya se mencionó, es el sistema de Köppen. Sin embargo, este sistema no se adaptaba adecuadamente a las condiciones climáticas de nuestro país ya que fue concebido para las amplias zonas climáticas del mundo que se extienden

esencialmente en latitud y no en altitud por lo que en México se emplea una modificación más detallada de este sistema que fue realizada por García en 1964 (García, 1989).

Debido a que en la República Mexicana existe una gran diversidad de climas a pesar de que gran parte de su territorio está situado dentro de la zona tropical; García (García, 1988) consideró conveniente subdividir algunos de los tipos fundamentales del sistema de Köppen con objeto de que hubiera correspondencia con las variantes particulares que dichos climas presentan en el país. Para lograrlo, utilizó métodos de cálculo estadístico, y empleó series de valores formados por cocientes que relacionaron temperatura y precipitación. En algunos casos calculó e introdujo nuevas fórmulas empíricas para delimitar ciertos tipos fundamentales de clima que incluían regímenes pluviométricos que Köppen no tomó en cuenta. Además, modificó las designaciones que el autor dio a los climas, ya que fueron establecidas en base a formaciones vegetales que, o bien no existen en México, o no coinciden con los tipos climáticos que deben definir. Las modificaciones y adaptaciones que García introdujo al sistema no se apartaron de la clasificación original de manera que se siguieron empleando todos los símbolos y fórmulas de Köppen (García, 1988).

3.2. Conceptos sobre aridez y semiaridez

3.2.1. Criterios para definir aridez y semiaridez

La delimitación de climas áridos y semiáridos ha sido un tema de discusión que se ha basado en el uso de uno o varios parámetros físicos, y no cabe duda, de que el uso de un mínimo de parámetros para la clasificación de estos permite determinaciones rápidas y sencillas con los datos disponibles, pero se corre el riesgo de no hacerlo de una manera precisa.

La clasificación de la aridez basada únicamente en la temperatura no es satisfactoria pues las regiones húmedas y las desérticas son indistinguibles; una manera inmediata sería la clasificación según la precipitación pluvial; tomando este criterio Blair, citado por Strahler (1984), hizo la siguiente diferenciación: clima árido tiene precipitación anual escasa (0-25 cm), y el clima semiárido precipitación anual ligera (20-25 cm). Nobel (1994) empleó el mismo criterio para diferenciar el clima árido (0 - 25 cm de precipitación anual) y semiárido (25-45 cm de precipitación anual). Según Strahler (1984) esta clasificación climática basada en la precipitación pluvial no es eficaz porque agrupa en un mismo sitio los climas árticos fríos con los climas desérticos cálidos de latitudes bajas.

Si se considera que la evaporación que determina la proporción de precipitación pluvial que permanece en el suelo es controlada por la temperatura (Fischer y Turner, 1978), es evidente que un sistema de clasificación debe tener en cuenta tanto la temperatura, como la precipitación pluvial, para abarcar la realidad.

Un punto de vista interesante lo dieron Fischer y Turner (1978), ya que basaron su concepto de aridez en la productividad primaria neta anual (ganancia neta de peso seco aéreo y subterráneo de la tierra); así, las zonas áridas y semiáridas son aquellas en las que varía de 25 a 400 y de 250 a 1000 g·m² de producción primaria neta anual respectivamente observando que son valores mucho menores de 3000 g·m² de producción neta anual, que corresponde a vegetación desarrollada en presencia de abundante agua.

García (1989) mencionó, que Köppen definió a los climas secos como aquellos en los que la evaporación excede a la precipitación, por lo que ésta no es suficiente para alimentar corrientes de agua permanentes. La cantidad de

lluvia no es un dato suficiente para determinar los límites entre los climas secos B y los húmedos A, C o D, ya que el efecto de la precipitación en el crecimiento de las plantas depende del grado de evaporación y éste de la temperatura. En las fórmulas de Köppen para separar los climas secos B de los húmedos, se consideran tanto la temperatura media anual como el régimen de lluvias.

En el sistema de Köppen hay dos subdivisiones principales en los climas B: los climas BW son áridos o desérticos y los climas BS son semiáridos o esteparios. Las fórmulas para separar a los climas B de los húmedos y a los desérticos de los esteparios dependen del régimen de lluvias que pueden ser de tres tipos: lluvias uniformemente distribuidas, lluvias en verano y lluvias en invierno. Las variables que se emplean en las fórmulas de acuerdo a García (1989) son:

- (rh) Cantidad total anual de lluvias, mínima en cm, necesaria para que el clima sea húmedo (con menos de esa cantidad el clima es seco y con más es húmedo).
- (re) Es la cantidad total anual mínima de lluvia en cm, necesaria para que el clima sea estepario (con menos de esa cantidad es desértico y con más es estepario).
- t Es la temperatura media anual del lugar cuyo clima se va a clasificar.

Una definición práctica, clara y completa de aridez y semiaridez en la que se tratan de sintetizar factores climáticos y de vegetación fue propuesta por Martínez y Maldonado (1973), en la que podemos entender que zonas áridas son aquellas regiones con una precipitación menor de 350 mm anuales que se distribuyen inconvenientemente a lo largo del año agrícola, con temperaturas medias anuales que varían de 15 a 25°C con la presencia de 6 a 8 meses secos

y con cobertura vegetal menor del 70%, dominando principalmente especies xerofíticas. Las zonas semiáridas se caracterizan por tener una precipitación pluvial que varía de 350 a 600 mm anuales con temperaturas medias anuales que varían de 15 a 25°C con la presencia de 6 a 8 meses secos y con cobertura vegetal mayor del 70%, dominando principalmente vegetación de matorrales y pastizales.

3.2.2. Causas de la aridez

Según varios autores (Rzedowski, 1986; García, 1983; Mosiño, 1977, 1983) en La República Mexicana las principales causas de la existencia de zonas áridas y semiáridas son:

- a) Aire seco en la parte alta de la troposfera encima de los anticiclones o centros de alta presión atmosférica. La República Mexicana por estar situada entre los 14° de latitud Sur y 32° de latitud norte, está afectada por el cinturón de altas presiones subtropicales del Hemisferio Norte, que consiste en dos enormes celdas anticiclónicas con derivaciones sobre el continente en el Norte de México y Sur de los Estados Unidos, lo que provoca que haya acumulación de aire seco en la zona Norte de nuestro país.
- b) Extensos movimientos descendentes de aire.
- c) Calentamiento por compresión adiabática del aire descendente aun en zonas próximas al mar si en estas zonas dominan corrientes marinas frías o surgencias de agua fría. Esta es la causa de la existencia de desiertos neblinosos en las costas del Mar de Cortés y en el noroeste de la Península de Baja California en nuestro país.

- d) Efecto de Föhn o sombra pluviométrica. La constancia en la dirección de los vientos dominantes soplando por sobre de terrenos montañosos y el complicado relieve orográfico que presenta nuestro país, obstaculiza la penetración de los vientos húmedos del mar, provocando que todo el contenido de humedad sea vertido a sotavento. Un ejemplo de este efecto es la aridez del Altiplano y algunas otras partes de México, debidas a la configuración de la Sierra Madre Occidental, del Eje Volcánico Transversal y de la Sierra Madre del sur.
- e) Carencia de nubes de desarrollo vertical (nubes cargadas de lluvia).
- f) Una causa geográfica de la aridez es el incremento en la anchura del continente en las latitudes altas de México ya que no permite que los vientos cargados de humedad que llegan de los océanos se distribuyan uniformemente a todo lo ancho de México.

3.2.3. Índice de aridez Stretta- Mosiño

El problema de la delimitación de las zonas áridas y semiáridas de México llevó desde los años 30 a numerosos climatólogos a buscar maneras más prácticas que las mencionadas anteriormente de definir las llegando a un punto que merece toda nuestra atención y que consiste en el desarrollo de los índices de aridez.

En la década de los 30, Rosa Filatti había intentado mediante el índice de aridez de De Martonne, delimitar las zonas áridas de México:

$$I = \frac{P}{T + 10}$$

Donde: P = Precipitación media anual

T = Temperatura en grados centígrados

El índice de aridez propuesto por De Martonne se refería a zonas en donde la evaporación anual supera a la precipitación pluvial y es una modificación del Índice de Lang, sumando 10 unidades al denominador para evitar cantidades negativas.

El índice de Lang es:

$$I = \frac{P}{T}$$

Donde: P = Precipitación media anual

T = Temperatura en grados centígrados

Recientemente Stretta y Mosiño (Mosiño, 1983) modificaron el concepto que Emberger propuso en 1932 con un índice de aridez que corresponde a la fórmula de De Martonne.

El índice de aridez que propuso Emberguer es:

$$Q = \frac{100P}{(M + m) (M - m)}$$

que corresponde a la fórmula de De Martonne, en cuanto a que en el numerador figura la precipitación media anual (P) en mm y en el denominar aquel autor sustituyó la expresión simple de T + 10 de éste por el producto ,

$$\frac{(M + m)}{2} (M - m),$$

multiplicando por 50 el cociente resultante, a fin de evitar el uso de números fraccionarios. En la que «M» es la temperatura media máxima del mes más caliente y «m» la media mínima del mes más frío en grados centígrados.

Stretta y Mosiño (1983), basados en un trabajo del primero en el que aplicó la fórmula de Emberger y una carta preliminar de la República Mexicana, llegaron a la conclusión de que era posible incluir en ella el concepto que Emberguer tenía sobre la aridez a fin de hacer posible trazar la carta de las zonas áridas de México.

Después de interpretaciones muy minuciosas fueron hechas las modificaciones por Stretta y Mosiño (Mosiño, 1983) quedando la fórmula del siguiente modo:

$$I_A = \frac{(m + 45) (M + m) (M - m)}{P}$$

Donde:

- P = Precipitación pluvial anual
- M = Media de máximas del mes más caliente
- m = Media de mínimas del mes más frío
- M-m = Evaporación estimada

3.2.4. Distribución de las zonas áridas y semiáridas

Según estimaciones de Beltrán (Andrade, 1974), las zonas áridas en el mundo se distribuyen a lo largo de dos cinturones que pasan sobre los trópicos de Cáncer y Capricornio; de los 134'602,300 km² cuadrados en que se estima la superficie aproximada de la corteza terrestre, el 35% (46'749,500 km²) es terreno semiárido, árido o extremadamente árido. Por otro lado Andrade (1974) citó que la UNESCO (s/f), estima que más de 50 países tienen zonas áridas dentro de su territorio. De esta porción la comprendida entre los paralelos 17 y 33 norte, y los meridianos 96 y 117 Oeste de Greenwich, se localiza en la República Mexicana abarcando el 40.5% de su superficie (796,866.036 km²), en donde se asientan 502 municipios (Maldonado, 1983).

En México las zonas áridas cubren parte de los estados de Baja California Sur y Norte, Sonora, Chihuahua, Coahuila, Durango, Zacatecas, San Luis Potosí, Nuevo León, Tamaulipas, Querétaro, Puebla y Oaxaca con una superficie mayor de los 56.7 millones de hectáreas; en tanto, las regiones semiáridas cubren una superficie de más de 23.3 millones de hectáreas (Andrade, 1974).

3.3. Descripción del nopal (*Opuntia* Spp.)

3.3.1. Origen y distribución del nopal

Los nopales se originaron en América tropical, en donde probablemente sus ancestros fueron plantas sin espinas. Actualmente se encuentran distribuidos en todo el continente americano, desde los litorales hasta el altiplano (Bravo, 1978).

El uso del nopal en México se inició con las antiguas civilizaciones mesoamericanas, a través de la recolección de frutos y partes vegetativas en poblaciones silvestres (Pimienta, 1993). Igual que otras plantas nativas de México, el nopal fue llevado por los colonizadores españoles a distintas partes del mundo; ahora se lo encuentra en condición cultivada y silvestre en España, Portugal, Italia, Argelia, Marruecos, Túnez, Grecia, Israel, Australia, Sudáfrica, Brasil, Argentina, Colombia y Estados Unidos (Pimienta, 1990)

En la República Mexicana la distribución de nopaleras silvestres se concentra en el centro y noroeste del país y pueden ser divididas en 3 regiones (Marroquín *et al.* 1964):

- a) Nopalera del Noreste de México, que incluye el Norte de Tamaulipas, Oriente de Nuevo León y parte de Coahuila.
- b) Zona Nopalera del Altiplano Potosino-Zacatecano que incluye parte de los estados de Aguascalientes, Guanajuato, Querétaro, Jalisco y Durango.
- c) Zona Nopalera Difusa; en donde no se consolidaron nopaleras densas por factores edáficos diversos.

La distribución de nopaleras cultivadas están comprendidas en dos centros principales (Pimienta, 1994):

- a) En las regiones semiáridas de la parte Centro-Norte de México comprendiendo los estados de Zacatecas, San Luis Potosí, Aguascalientes, Jalisco, y Guanajuato con un área cultivada estimada en más de 35,000 ha. Se encuentran a

elevaciones de 1800 a 2200 msnm con una precipitación de 400 a 500 mm por año y una temperatura media que durante el año varía de 16 a 18°C.

b) En la región Centro-Sur que incluye a los estados de Hidalgo, México, Tlaxcala y Puebla con un área de cultivo de aproximadamente 15,000 ha a una altitud de 1800 a 2400 msnm, una precipitación de 400 a 700 mm por año y una temperatura media que varía anualmente entre los 14 y 18°C.

3.3.2. Clasificación taxonómica

De acuerdo con el sistema de clasificación propuesto por Takhtajan (1987), la familia *Cactaceae* se ubica dentro del orden *Caryophyllales*, pero Bravo (1978) la colocó dentro del orden *Cactales*. El género *Opuntia* pertenece a la subfamilia *Opuntioideae*, a la tribu *Opuntiae* y tiene cinco subgéneros: *Cylindropuntia*, *Grusonia*, *Corynopuntia*, *Opuntia* y *Stenopuntia*. Algunas especies del subgénero *Opuntia* que producen frutos comestibles de interés comercial son: *Opuntia ficus-indica*, *O. lindheimeri* y *O. streptacantha* entre otros (Bravo, 1978).

3.3.3. Morfología

Los tallos de *Opuntia* son aplanados y discoides en forma de raqueta, reciben el nombre botánico de "cladodios" y comúnmente se les llama "pencas". Estos tienen actividad fotosintética al carecer de hojas permanentes que realicen este proceso (Bravo, 1978).

En cladodios jóvenes se pueden encontrar hojas efímeras con forma de cilindros angostos originadas en el borde exterior de la aréola, usualmente caen cuando las espinas más grandes de la aréola empiezan a ser más conspicuas (Gibson y Nobel, 1986).

Una de las características más sobresalientes son las aréolas, con sus espinas (permanentes) y glóquidas (deciduas). Una aréola es el equivalente a una yema axilar que en otras plantas de semilla forman un brazo lateral. Una aréola puede formar un brazo en respuesta a un estímulo como puede ser daño a la planta, o bien, puede diferenciarse para formar flores (Gibson y Nobel, *op. cit.*).

La epidermis también muestra modificaciones ya que está revestida por una cutícula gruesa que protege a la planta de la evaporación (Conde, 1975) y sus estomas pueden estar hundidos en una cripta estomática (Loera, 1990).

La succulencia es la principal característica morfológica de los nopales y de la mayoría de las cactáceas y otras plantas del desierto (Fanh, 1964; Fischer y Tuner, 1978). Esta es causada por la presencia de enormes vacuolas en el tejido medular que ocupan el 95% del volumen celular (Gibson y Nobel, 1986). Técnicamente a este tejido se le conoce como parénquima medular, siendo su principal función el almacenamiento de agua.

Las especies de *Opuntia* presentan un sistema radical superficial de manera que estas plantas solo pueden obtener minerales y agua de la parte superior del suelo; este tipo de sistema radical habilita a las cactáceas para aprovechar el agua aún de lluvias muy ligeras (Pimienta, 1990).

3.3.4. Diferenciación floral

La diferenciación floral en las especies de *Opuntia* se inicia a partir del meristemo vegetativo de las aréolas en un período que abarca de 50 a 60 días y ocurre durante los meses de marzo y abril. Este período relativamente corto ocurre en el mismo año en que el fruto se desarrolla, lo cual contrasta con otras especies frutales de clima templado (manzano, peral y durazno) que presentan la diferenciación floral en el año anterior al desarrollo del fruto (Pimienta, *et al.* 1985).

Las flores son sésiles, con un ovario ínfero, esto significa que los estambres y el perianto se ubican en la parte superior del ovario lo que es característico de un grupo de plantas altamente especializadas (Gibson y Nobel, 1986).

En la ántesis, la gran cavidad central del ovario (lóculo) contiene cientos de óvulos dispuestos en una placentación parietal. El lóculo simple en realidad, es una estructura múltiple (llamado ovario multicarpelar o compuesto) en el que las paredes que separan las cámaras individuales se han reducido por un proceso evolutivo. (Gibson y Nobel, 1986).

Existen estudios en los que se ha comprobado que el momento en que se producen todos los estadios fenológicos muestra grandes diferencias ocasionadas por factores ambientales (localidad y temperatura), características propias de la planta (edad) e incluso del cladodio (edad y orientación) (Pimienta, *et al.* 1985; Deidda *et al.* 1992). En la actualidad se sabe que la diferenciación de las partes florales es inhibida por la aplicación de ácido giberélico (Ag_3) y sombreado artificial y puede ser controlada con técnicas de manejo con el propósito de incrementar el número de brotes florales. (Barbera *et al.* 1992; Inglese *et al.* 1992; Mulas, 1992)

La floración en *Opuntia* ocurre en diversas épocas del año, aunque en la mayoría de las especies la floración se presenta durante los meses de marzo a junio (Bravo, 1978). Las flores de nopal presentan características de flores efímeras, es decir, abren y cierran el mismo día (Rosas y Pimienta, 1986).

3.3.5. Fecundación

El polen que se deposita en el estigma de la flor de nopal es numeroso y por lo común hay tanto polen transferido por autogamia como por alogamia (Rosas, 1984).

Para que la fecundación se lleve a cabo es necesario que los granos de polen de la superficie receptiva del carpelo (estigma) germinen y desarrollen un tubo polínico en el estilo sobre la epidermis glandular que reviste el canal estilar hasta llegar a la cavidad locular y verificarse ahí la fecundación de óvulos. Aunque algunos tubos polínicos alcanzan la cavidad locular 24 horas después de la polinización, la mayoría llega después de un intervalo de tiempo que oscila entre 48 y 72 horas (Rosas, 1984; Pimienta *et al.* 1985; Pimienta, 1990). La fecundación de los óvulos es gradual; empieza 48 horas después de la polinización y se prolonga durante 10 días; la penetración del tubo polínico al óvulo es a través del micrópilo, lo que indica que es una penetración de tipo porogámico (Rosas y Pimienta, 1986).

El número de óvulos que se diferencian en una flor es alto y varía de 250 a 300; la proporción de óvulos fecundados y que por lo tanto formarán semillas posteriormente es del 70 al 80% (Pimienta, 1990).

3.3.6. Desarrollo del fruto

El fruto del nopal (*Opuntia* spp.) se origina de un ovario ínfero unilocular que presenta placentación parietal. El receptáculo que rodea al ovario da origen a lo que se le conoce como «cáscara» en el fruto maduro, anatómicamente la «cáscara» y el cladodio son similares, por lo que se considera a la «cáscara» como un tallo modificado. La parte comestible (pulpa) está formada por células epidérmicas dorsales de las envolturas funiculares y los funículos, la envoltura funicular contribuye con 90% de la parte comestible y el funículo con solo el 10% (Pimienta *et al.* 1985).

Poco antes de la madurez del fruto las células internas de la envoltura funicular engrosan sus paredes dando origen a una cubierta endurecida (lignificada), además de la cubierta seminal. En los frutos maduros las semillas ocupan 42% del volumen del lóculo. La envoltura funicular carnosa ocupa el porcentaje mayor (54%) y el funículo 4% dando un total de 58% de fracción comestible (Pimienta y Engleman, 1985).

3.4. Anatomía del cladodio

3.4.1. Cutícula

La cutícula cubre tanto en angiospermas como en gimnospermas todo órgano aéreo como tallos, peciolo, hojas, incluyendo cavidades subestomáticas, partes florales, frutos, cubiertas de semillas y aún en partes internas como son los sacos de jugo de los cítricos constituyendo la más importante barrera protectora entre la planta y su ambiente. La cutícula está unida a la parte exterior de la pared celular epidermal con una capa pectínica que puede ser removida por procesos químicos o enzimáticos (Kolattukudy, 1980, 1981).

El componente estructural de la cutícula es la cutina. La cutina está constituida por dos familias de hidroxi- y epoxi-ácidos grasos, una familia C₁₆ (ácido palmítico) y otra C₁₈ (ácido oléico). En órganos vegetales que crecen rápidamente, predomina ácido palmítico, mientras que en órganos con crecimiento lento con una cutícula más gruesa se encuentra una mezcla tanto de ácido palmítico como oléico (Hoffmann y Kende, 1994). La cutina está embebida en ceras y en algunos casos la cera se presenta en capas por lo que la cutícula muestra una estructura laminar, pero con más frecuencia la cutícula vista a través de microscopio electrónico presenta una apariencia amorfa.

El grosor de la cutícula varía sensiblemente dependiendo de la especie y aún entre órganos de plantas de una misma especie. Las variaciones en el grosor pueden ser ocasionadas también por factores ambientales o por mutaciones genéticas inducidas, pero en general la cutícula de las cactáceas es gruesa (Esau, 1976; Kolattukudy, 1980; Jenks *et al.* 1994).

Como una consecuencia de la asimilación de bióxido de carbono las plantas realizan un intercambio de gases intensivo que es acompañado por pérdida de agua desde la planta hacia el ambiente. La cutícula es un recurso estructural que junto con los estomas controlan la resistencia a la difusión del agua; sin embargo, en un estudio realizado en 51 especies de arroz se demostró que la conductancia cuticular con respecto a la conductancia foliar es mínima atribuyendo por consiguiente esta propiedad a los estomas en esta especie (Maruyama y Tajima, 1990). De manera acorde con el hallazgo anterior, Gibson y Nobel (1986), consideraron que más que un papel en la transpiración, la cutícula previene la pérdida de agua desde la planta. Es muy importante recalcar lo que Jenks *et al.* (1994) comentaron: «...cuando los estomas están cerrados, por mínima que sea, la pérdida de agua desde los tejidos está controlada principalmente por el flujo de agua a través de la cutícula...».

Jenks *et al.* (1994) en un estudio realizado con sorgo mencionaron que la cutícula puede servir como una barrera física contra la penetración de hongos ya que contiene sustancias químicas que inhiben el crecimiento de estos y repele las gotas de agua para prevenir la germinación de esporas. Por ser resistente a la digestión por pequeños organismos que traten de entrar en alguna cactácea la cutícula también sirve para evitar que estos crezcan y se reproduzcan en sus tejidos internos (Gibson y Nobel, 1986).

3.4.2. Epidermis

La epidermis es la capa de células más externa del cuerpo primario de la planta y se encuentra cubriendo tallos, hojas, flores y semillas (Esau, 1976). Está formada por células que embonan fuertemente entre sí constituyendo una superficie continua (interrumpida únicamente por los estomas). Las células epidérmicas varían en forma, pero la superficie interior es por lo común plana y la superficie exterior puede ser plana o convexa. La profundidad de la célula del interior al exterior es generalmente menor que cualquier otra dimensión.

En todas las plantas la capa epidérmica es generalmente de una célula de grosor, aunque algunas ocasiones puede ser de dos o más células (Cronquist, 1986). Gibson y Nobel (1986) comentaron que la epidermis del tallo en la mayoría de cactáceas tiene una capa de células de grosor (uniseriada) siendo poco comunes las cactáceas con epidermis múltiple.

Las funciones normales de la epidermis son protección mecánica, almacenaje de agua e intercambio gaseoso a través de los estomas y, debido a que es relativamente impermeable a los gases, ayuda a retardar la pérdida de vapor de agua desde el interior de la planta (Esau, 1976; Tallman, 1992). Penny

y Bouling citados por Fricke (1994) comentaron que las relaciones hídricas y de solutos de algunas células epidermales parecen ser importantes en la regulación de las relaciones hídricas y de solutos del complejo estomático y también pueden ser importantes sitios de almacenamiento de nutrimentos.

3.4.3. Estomas

Los estomas son «válvulas» biológicas activadas por la luz que se encuentran en una epidermis relativamente impermeable a los gases en los órganos aéreos de plantas superiores (Tallman, 1992). Cada estoma o poro está formado por una abertura entre dos células oclusivas que tienen forma arriñonada, las que a su vez están flanqueadas por una o dos células subsidiarias.

Fanh (1964) y Bravo (1978) comentaron que una particularidad de plantas xeromorfas es la presencia de estomas hundidos en criptas estomáticas; ésto influye directamente sobre la cantidad de pérdida de agua imponiendo una resistencia más al movimiento de agua de la planta hacia la atmósfera.

Acevedo y Nobel (1983) mencionaron que en *Opuntia* y todas las plantas con metabolismo fotosintético MAC el ritmo de apertura estomático muestra un patrón distinto al clásico de apertura diurna en plantas C_3 y C_4 ya que la apertura ocurre durante la noche.

Los estomas regulan los rangos de fotosíntesis y transpiración en forma que optimizan la ganancia de carbono con la pérdida de agua. La frecuencia estomática y el área de los poros son características de gran valor ecofisiológico a través de los que la planta logra la regulación de ambos procesos (León y Fanjul, 1983; Tallman, 1992).

Una característica anatómica que varía por la influencia de factores diversos como el ambiental es la frecuencia de estomas, así lo indicó un estudio realizado por Ruiz y Larqué (1990), en donde observaron diferencias en la frecuencia de estomas entre plantas de papa silvestre cultivadas en condiciones de campo e invernadero; Conde (1975) mostró en su trabajo variación de esta característica entre miembros de un mismo género y Loera (1990) entre morfoespecies del subgénero *Opuntia*. Lang *et al.* citados por Muchow y Sinclair (1989) encontraron gran heredabilidad para la frecuencia de estomas en *Sorghum bicolor*, lo que llevó al autor a concluir que esta característica puede ser empleada como criterio de selección en plantas expuestas a déficits hídricos severos.

Las superficies de una misma hoja en el caso de especies como jojoba (León y Fanjul, 1983), arroz (Maruyama y Tajima, 1990) o la papa silvestre (Ruiz y Larqué, 1990) muestran frecuencias de estomas diferentes siendo mayor en la superficie adaxial; esta característica varía incluso por la posición muestreada en una hoja como fue comprobado por Roselli *et al.* (1989) al observar diferencias entre la base, el ápice y la región central de hojas de olivo.

La longitud de los estomas es una característica variable y objeto de discusión. Sena y Kozlowski (1988), observaron en plantas de *Theobroma cacao* de la variedad Catongo que los estomas cercanos al ápice de la hoja fueron más cortos que aquellos de otras posiciones. En el mismo estudio los autores reportaron que la longitud y el ancho estomático en plantas de *Hevea brasiliensis* presentó variación significativa entre familias, entre plantas pertenecientes a una sola familia, e incluso, la variación se relacionó con la talla de la hoja y con la zona de la hoja que fue muestreada.

En oposición a lo anterior la longitud de estomas se ha utilizado como indicador del grado de ploidía en especies vegetales. Sax y Sax, (1973) encontraron una correlación positiva directa entre longitud de estomas y número

de cromosomas. De tal manera que las especies vegetales poliploides se caracterizan por presentar estomas de mayor tamaño que las diploides.

3.4.4. Colénquima

El colénquima es un tejido vivo compuesto de células alargadas, con paredes primarias gruesas no lignificadas. Se presenta, característicamente en posición periférica en tallos y hojas, cubre la planta desde cerca del meristemo apical hasta el suelo, sin encontrarse en las raíces (Esau, 1976).

El colénquima puede encontrarse inmediatamente debajo de la epidermis, o bien estar separado de esta por una o más capas de parénquima. Cuando está en contacto con la epidermis, las membranas tangenciales internas de la epidermis pueden estar engrosadas como las paredes del colénquima.

Las paredes de las células colenquimáticas están formadas principalmente de celulosa y sustancias pécticas, su contenido de agua es alto llegando a ser del 60% respecto al peso fresco (Esau, 1976). El hecho de que sea un tejido muy hidratado lo hace fuerte pero flexible pudiéndose expandir y contraer cuando gana o pierde agua sin que las células de la epidermis e hipodermis experimenten daño o rompimiento de la cutícula.

En casi todos los géneros de cactáceas, debajo de la epidermis está el tejido colenquimatoso; en los tallos blandos como los de los *Echinocereus*, tal tejido está poco desarrollado o no existe (Bravo, 1978), y en el caso de *Stenocereus queretaroensis* una profusión de espacios aéreos hace pensar que se trata de aerénquima propiamente dicho (Jiménez *et al.* 1995), pero en algunas otras cactáceas el colénquima llega a tener hasta 10 capas de células de grosor.

Las células colenquimáticas contienen protoplasto vivo cuando son adultas. Los cloroplastos se presentan en número variable.

Su principal función es la de soporte mecánico, pero al ser rígida también sirve como repelente contra el forrajeo de pequeños insectos. Tanto la epidermis como el colénquima comúnmente contienen cristales que irritan a insectos con partes bucales chupadoras (Gibson y Nobel, 1986).

El colénquima no es una estructura continua porque si lo fuera el tallo no podría realizar el intercambio gaseoso, un canal llamado canal subestomático se desarrolla entre la epidermis y los tejidos interiores de la planta a través de la hipodermis permitiendo el intercambio gaseoso desde el colénquima hasta el ambiente (Gibson y Nobel, 1986).

3.4.5. Cristales de oxalato de calcio

En las cactáceas un tercio o más de las especies tienen un tapete de cristales en la epidermis y/o colénquima, la mayoría de estos cristales están compuestos de oxalato de calcio. Los cristales se forman tardíamente durante la maduración de la cutícula, epidermis e hipodermis, por lo que pueden estar ausentes en ejemplares muy jóvenes. Gibson y Nobel (1986) comentaron que los cristales disuaden a invertebrados con aparatos bucales chupadores de comerse la cutícula, epidermis e hipodermis de las plantas.

En un estudio sobre la ocurrencia, tipo y localización de cristales de oxalato de calcio en hojas y tallos de 16 especies de plantas venenosas Doaigey (1991), concluyó que la ocurrencia de cristales de oxalato de calcio en las plantas no está obviamente correlacionado con la toxicidad de una planta; se sabe que estos cristales no son dañinos para el hombre.

Medina *et al.* (1990) mencionaron que una característica de las plantas amazónicas con hojas esclerófilas es la abundancia relativa de cristales de oxalato de calcio, a pesar de que se encontraron creciendo en suelos con muy poco calcio disponible y total; el calcio es un elemento con baja movilidad a través del floema, por lo que se encontró acumulado en los tejidos transpiradores, en donde está asociado con los grupos carboxílicos de pectinas en la pared celular y bajo condiciones de déficit de calcio hay un cierto grado de reabsorción de este desde los depósitos de carbonato y oxalato.

Rave y Smith citados por Franceschi y Horner (1980) no consideraron los cristales de oxalato de calcio como un almacén de nutrimentos sino como una manera de neutralizar el exceso de ácido oxalacético soluble y de calcio insoluble, que podría acarrear un problema en la regulación de la presión osmótica a las plantas.

La capa de cristales de oxalato de calcio es refractiva por lo que actúa disminuyendo la absorción excesiva de energía luminosa (Jacobsen, 1960) y con certeza afectan el paso de radiación fotosintéticamente activa a través de la cutícula, epidermis e hipodermis hacia el clorénquima (Gibson y Nobel, 1986).

3.5. Fisiología

3.5.1. Metabolismo ácido de las crasuláceas

La característica fisiológica sobresaliente del nopal es su metabolismo fotosintético llamado Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (MAC), que favorece la economía hídrica evitando que el agua se pierda por transpiración. Las plantas con este metabolismo abren sus estomas durante la noche para incorporar bióxido de carbono cuando las temperaturas ambientales son más bajas.

Al anochecer, la fotosíntesis cesa debido a su dependencia de luz solar; en este momento las plantas con MAC abren sus estomas, permitiendo que el bióxido de carbono entre al clorénquima y sea incorporado en ácidos orgánicos simples, que son almacenados en la vacuola celular durante la noche. En la vacuola se incrementa la concentración de estos ácidos orgánicos y su pH baja. Al salir el sol, los estomas cierran, la luz es atrapada por los cloroplastos y el bióxido de carbono es escindido de los ácidos orgánicos combinándose con otros componentes orgánicos simples para elaborar azúcares. La asimilación de bióxido de carbono por las cactáceas está separada, temporalmente, de la manufactura de azúcares; sin embargo, hay una gran reserva de ácidos orgánicos en el clorénquima, de manera que la producción de azúcares puede continuar durante todo el intervalo iluminado sin necesidad de tener los estomas abiertos (Gibson y Nobel, 1986).

Durante períodos de sequía los estomas permanecen cerrados y poca agua se pierde desde ellos. En ese momento la pequeña cantidad de bióxido de carbono liberada durante la respiración se mantiene atrapada en la planta y es refijada por fotosíntesis durante el día. Stuhlfauth (1990) sostuvo que en plantas de *Digitalis lanata*, este reciclaje de bióxido de carbono en condiciones de déficit hídrico permite disipar la energía luminosa en forma de ATP y otros equivalentes. Esto permite a la planta recuperarse rápidamente después de ser regada nuevamente.

3.5.2. Fisiología en condiciones de estrés.

3.5.2.1. Luz

Como es sabido, toda la vida sobre la tierra se mantiene gracias al flujo energético irradiado por el sol que llega hasta la biosfera. Cerca del 40-45% de la energía emitida por el sol se encuentra entre las longitudes de onda de 380 a

720 nm (luz visible). Los pigmentos fotosintéticos absorben radiaciones entre 380 y 740 nm, zona denominada «radiación fotosintéticamente activa» (RFA, calculada normalmente entre 400 y 700 nm). Las radiaciones actúan como fuente de energía para reacciones fotoquímicas y como estímulo de crecimiento para las plantas, las que a su vez adaptan su metabolismo, morfología y desarrollo a la cantidad y cualidad de radiación que prevalece en su lugar de crecimiento (Larcher, 1977).

Se ha demostrado en algunas cactáceas que la intercepción de RFA tiene efectos determinantes en la acumulación nocturna de ácido (asimilación de bióxido de carbono) y por lo tanto sobre la productividad de la planta (Nobel, 1983a).

La posición vertical de los tejidos fotosintéticos y la opacidad de estos en las cactáceas, dificultan la absorción óptima de RFA. Pero a pesar de eso se ha demostrado que en «platiopuntias» existe una tendencia a maximizar la intercepción de RFA orientando los cladodios terminales en dirección Este-Oeste, de esta manera la intercepción es la más alta posible en la temporada del año favorable para el crecimiento y desarrollo del fruto, mantiene también su productividad y limita los efectos dañinos que causa la elevada radiación solar y la alta temperatura que prevalecen en ambientes áridos. También, cuando las características topográficas afectan la dirección de la RFA que prevalece, la orientación de los cladodios terminales cambia de manera acorde. (Nobel, 1982a; Nobel, 1982b; Acevedo y Nobel, 1983; Cano-Santana *et al.* 1992).

El efecto de sombreado causado por las espinas de las cactáceas fue descrito por Nobel (1983), quien concluyó que reduce la RFA que incide en la superficie del tallo, por lo que también reduce la acumulación nocturna de ácidos orgánicos y por consiguiente la productividad. El efecto de sombreado

que causan las espinas en las temperaturas diurnas y nocturnas del tallo tuvo poca influencia sobre la acumulación nocturna de ácidos orgánicos.

3.5.2.2. Agua

Según Fischer y Turner (1978), en zonas áridas la disponibilidad de agua limita la productividad de las plantas, por lo que ésta depende de la eficiencia en el uso del agua y de la cantidad perdida por transpiración.

Nobel (1991) definió la eficiencia en el uso del agua como la proporción de bióxido de carbono fijado por cantidad de agua perdida y aunque ésta depende de condiciones ambientales (presión parcial de vapor de agua en la atmósfera, etc.) y de propiedades de la planta (por ejemplo la edad) cita un valor representativo para plantas MAC ($4-10 \text{ mmol CO}_2 (\text{mol H}_2 \text{O})^{-1}$) (Nobel, 1991) que las hace superiores a plantas C_3 o C_4 bajo condiciones de deficiencia de agua.

El control de la transpiración en plantas MAC es realizado por el patrón de apertura estomática nocturna; cuando las temperaturas de los tallos son menores que durante el día. Este patrón de apertura evita una pérdida excesiva de agua por mol de bióxido de carbono incorporado (Gibson y Nobel 1986, Nobel 1991). Especies suculentas como las cactáceas o el maguey (*Agave* spp.) que tienen MAC son acumuladoras de agua; resisten la sequía almacenándola en sus tejidos suculentos y como su tasa de pérdida de agua es tan baja pueden sobrevivir por largos periodos en ausencia del líquido (Salisbury y Ross 1994). Nobel citado por él mismo (1991) mencionó periodos de tolerancia a la sequía de 22 días para *Opuntia ficus-indica* y de 29 para *Ferocactus acanthodes*.

Salisbury y Ross (1994) afirmaron que a causa de que su protoplasma no se encuentra sujeto a potenciales hídricos extremadamente negativos, las suculentas evitan la sequía y no son tolerantes verdaderas a esta (el potencial hídrico de sus tejidos por lo general es de -1.0 Mpa). En *Opuntia ficus-indica* un déficit hídrico severo afecta el patrón de apertura estomática retardando su apertura en la oscuridad, pero el incremento de la acidez nocturna es menos sensible a este déficit (Acevedo y Nobel, 1983).

3.5.2.3. Temperatura

La temperatura es prominente entre las variables ecológicas que determinan la distribución natural de las plantas (Berry y Björkman, 1980). En el caso de las cactáceas, la mayoría son nativas de regiones áridas en donde la temperatura es un importante factor de tensión ambiental por lo que todas las especies toleran temperaturas tisulares relativamente altas (Gibson y Nobel, 1986). En un estudio realizado por Smith *et al.* (1984), en 14 especies de cactáceas observaron una tolerancia media máxima de 64°C con una máxima absoluta de 69°C en dos especies de *Ferocactus* (temperaturas difícilmente toleradas por otras plantas vasculares), además comprobaron que la tolerancia a altas temperaturas se aclimata en respuesta a un incremento de las temperaturas día/noche en un promedio de 6°C por cada 10°C de incremento.

En *Opuntia ficus-indica* como en otras plantas MAC la asimilación neta nocturna de bióxido de carbono es influida por la temperatura. La temperatura óptima es baja siendo de 11°C para plantas que crecen en ambientes con temperaturas día/noche de 10°C/0°C y de 23°C a 45°C/35°C y la máxima asimilación nocturna de bióxido de carbono en *Opuntia ficus-indica* se registró a temperaturas de crecimiento cercanas a 25°C/15°C (Nobel, 1984).

No sólo se ha estudiado la tolerancia de las cactáceas a altas temperaturas, sino también su tolerancia a temperaturas frías; algunas crecen en latitudes Norte o en altas elevaciones en donde las temperaturas bajo cero son comunes en invierno (Loik y Nobel, 1993). Al igual que para altas temperaturas, las cactáceas presentan aclimatación a las heladas; en *Opuntia fragilis* sometida previamente a ritmos de temperatura de 5°C/-5°C se observó una aclimatación al frío de 17°C en promedio y una tolerancia a la congelación media de -29°C. Goldstein y Nobel (1994) propusieron que la acumulación observada de azúcares y manitol en células de *Opuntia humifusa* puede ayudar a prevenir la deshidratación intracelular por congelación y la formación de hielo así como también provee protección nocoligativa a sus membranas.

4. HIPÓTESIS

La mayoría de las características anatómicas de la epidermis y corteza de los cladodios del nopal (*Opuntia* spp.) presentan un amplio grado de plasticidad en respuesta al ambiente, por lo que se espera cambios anatómicos en la epidermis y la corteza de los cladodios cuando plantas de la misma especie se desarrollan en condiciones ambientales que difieren en el grado de aridez.

5. OBJETIVO

Evaluar la plasticidad anatómica de la epidermis y corteza en cladodios de nopal (*Opuntia spp.*) en respuesta a dos ambientes que difieren en el grado de aridez.

6. DESCRIPCIÓN DEL AREA DE ESTUDIO

El presente trabajo se llevó a cabo en dos localidades que presentan diferencias contrastantes en cuanto al grado de aridez. Una de ellas se ubica en el Municipio de Guadalajara, Jalisco; la otra se encuentra en el Municipio de Ojuelos, Jalisco, una típica zona semiárida en que se desarrollan satisfactoriamente poblaciones silvestres y cultivadas de nopal.

El municipio de Guadalajara, se localiza a los 20°40'32" N y 103°23'09" W a una altitud de 1583 msnm (Instituto de Astronomía y Meteorología, s/f) (Figura 1). Según la carta estatal de climas (escala 1:50,000) elaborada con base en la clasificación de climas de Köppen modificado por García, su clima pertenece al grupo de los templados (A) del subgrupo semicálido subhúmedo [(A)C(w₁)(w)]. Este ambiente es intermedio en cuanto a humedad y se localiza principalmente en el centro del estado extendiéndose a la zona Sur de la entidad. La precipitación pluvial media varía entre 800 y 1000 mm; la temperatura media anual fluctúa de 18°C a 22°C. La mayor precipitación se observa durante el mes de Julio registrándose una cifra de 250 a 260 mm y Febrero es el mes con menor lluvia (menos de 5 mm). El mes mas cálido es Mayo y el mas frío Enero. Bajo la influencia de los climas del grupo templados que ocupa aproximadamente un 42% de la superficie del estado de Jalisco, se desarrollan comunidades vegetales como matorral subtropical, pastizales, selva baja y bosques de tascate (*Juniperus* spp.) (SPP, 1981).

El Municipio de Ojuelos, se localiza los 21° 52' N y 101° 37' W con una altitud de 2100 msnm (Instituto de Astronomía y Meteorología, s/f) (Figura 1). Según la carta estatal de climas (escala 1:50,000) basada en la clasificación de Köppen modificada por García, su clima se clasifica como semiseco templado

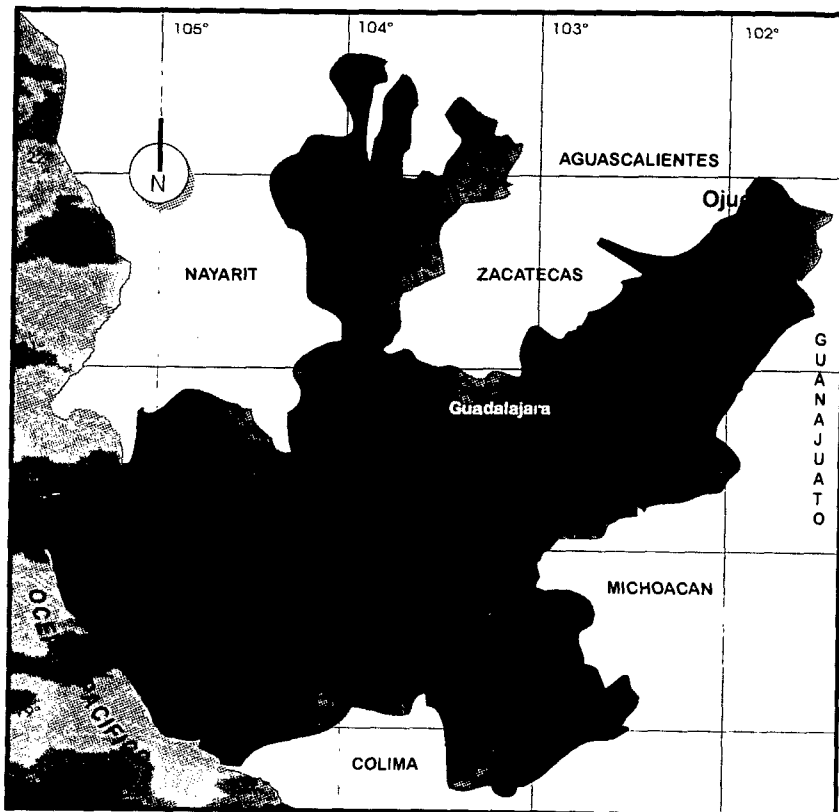
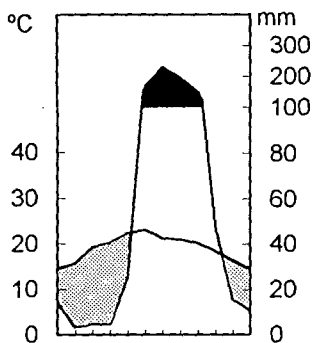


FIG.1 LOCALIDADES INCLUIDAS EN EL ESTUDIO

(BS₁kw) del grupo de climas secos, subgrupo de los climas semisecos o esteparios(BS). En el clima semiseco o estepario se presentan entre 5 y 10 mm de lluvia invernal; se hubica fundamentalmente al Noroeste del estado. La precipitación media anual varía entre 500 y 600 mm y la temperatura media anual entre 12 y 18°C. El mes con mayor incidencia de lluvias es Julio, con un rango de 90 a 100 mm. Marzo es el mes más seco con una precipitación menor a 10 mm. El mes más cálido es Mayo y el mas frío Enero. Los tipos de vegetación que se desarrollan en los climas semisecos son comúnmente vegetación xerófila y pastizal. Ocupa aproximadamente 15% de la superficie del estado de Jalisco. La principal característica de este tipo de clima es que la evaporación excede a la precipitación (SPP, 1981).

La figura 2 muestra los diagramas ombrotérmicos de las dos localidades incluidas en los que se puede apreciar la distribución de la época seca. De acuerdo con este método gráfico (Bagnouls y Gausson 1957, citado por Rzedowski, 1986) se califica a un mes como húmedo cuando la precipitación recibida en mm es superior al doble de la temperatura media expresada en °C y la región punteada representa los meses secos.

Guadalajara, Jal. 18.85°C
 1583 msnm 866.9 mm
 20°40'N 103°23'W



Ojuelos, Jal. 17.2°C
 2100 msnm 473.5 mm
 21°52'N 101°37'W

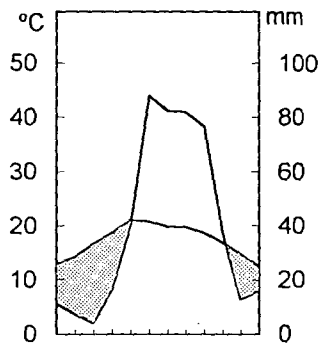


Figura 2. Diagramas ombrotérmicos de las localidades incluidas en el estudio.

7. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1. Determinación de índices de aridez

Para determinar los índices de aridez en cada una de las dos localidades incluidas en este estudio, se empleó la metodología propuesta por Stretta y Mosiño (Mosiño, 1983).

El índice de aridez se estimó empleando la fórmula que se escribe en seguida:

$$I_A = \frac{(m + 45) (M + m) (M - m)}{P}$$

Donde:

- I_A = Índice de aridez Stretta-Mosiño
- P = Precipitación media anual
- M = Temperatura media máxima del mes más cálido
- m = Temperatura media mínima del mes más frío
- $M-m$ = Evaporación estimada

Los datos climatológicos empleados para determinar el índice de aridez de cada localidad fueron obtenidos del Instituto de Astronomía y Meteorología de la Universidad de Guadalajara (s/f), los cuales se presentan en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Datos climatológicos empleados en el cálculo del índice de aridez en Ojuelos y Guadalajara, Jalisco.

Variable climática	OJUELOS	GUADALAJARA
Temperatura media máxima del mes más cálido (M)	29.8°C	34.1°C
Temperatura media mínima del mes más frío (m)	3.7°C	2.4°C
Precipitación pluvial anual (P)	473.5 mm	923.7 mm

7.2. Estudio anatómico

Este estudio se realizó en ocho morfoespecies de nopal (*Opuntia* spp.). Dos cladodios adultos de cada morfoespecie fueron colectados en Ojuelos, Jalisco. Los cladodios colectados en la localidad anteriormente citada se plantaron en recipientes de plástico de 15 litros de capacidad en los jardines de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de Guadalajara. En cada recipiente se aplicó como fertilizante sulfato de Amonio (0.86 g) y gallinaza (39.63g). El establecimiento y fertilización se realizó tres años antes de coleccionar las muestras y se les permitió un crecimiento natural en la ciudad de Guadalajara. Así en el mismo recipiente se obtuvieron cladodios que maduraron bajo las condiciones climáticas de cada una de las dos localidades. El primer piso de estas plantas representaron a los cladodios colectados en Ojuelos, Jalisco, establecidos hace tres años y el segundo piso los nuevos cladodios

diferenciados y desarrollados en la ciudad de Guadalajara, Jalisco. La edad de estos últimos osciló entre los dos y uno y medio años. Las morfoespecies que se utilizaron en el presente estudio se presentan en el cuadro 2.

Cuadro 2. Lista de morfoespecies de nopal utilizadas en este estudio.

MORFOESPECIE EVALUADA	NOMBRE CIENTÍFICO
Chapeada	<i>Opuntia</i> sp.
Amarilla huesona	<i>O. megacantha</i>
Pelón San Elías	<i>O. ficus-indica</i>
Pepino	<i>Opuntia</i> sp.
Naranajona	<i>Opuntia</i> sp.
Zaeta	<i>Opuntia</i> sp.
Papantón	<i>Opuntia</i> sp.
Blanca Rincón de Romos	<i>Opuntia</i> sp.

Se empleó un cladodio del primer estrato y dos cladodios del segundo estrato de cada una de las dos plantas de cada morfoespecie, en estos se realizaron las siguientes observaciones:

a) Anatomía de la Epidermis y Corteza

De cada uno de los cladodios en cada estrato de las ocho morfoespecies se tomaron dos muestras de la parte central, para ello se empleó un sacabocado de 7.8 mm de diámetro. En estas muestras se hicieron cortes transversales de aproximadamente 80 μ m con navajas para rasurar, los cuales fueron teñidos con sudán negro en alcohol al 80% o azul de toluidina por un tiempo de 5 a 10 minutos. En cada corte se obtuvo información en 4 campos oculares.

A partir de los cortes teñidos con sudán negro se registraron las siguientes variables con ayuda de un microscopio Carl Zeiss modelo C-130 con ocular micrométrico: a) grosor de cutícula (μm) con el objetivo 40X; b) profundidad de la cavidad o cripta estomática (μm) con el objetivo 40X. A su vez de los cortes teñidos con azul de toluidina se registraron las siguientes variables: a) grosor (μm) y número de capas de células de la epidermis (objetivo 40X); b) grosor (μm) y número de capas de células de colénquima (objetivo 10X).

b) Frecuencia y Longitud de Estomas y Frecuencia de Cristales de Oxalato de Calcio.

Para la determinación del tamaño y frecuencia de estomas y de la frecuencia de cristales de oxalato de calcio, se disectaron tiras epidurales de aproximadamente 1 cm de longitud de la parte central de los cladodios en estudio, se tiñeron con azul de toluidina por un tiempo que varió de 5 a 10 minutos. Para medir la longitud de estomas (μm) se utilizaron dos tiras epidurales por cladodio; cada una de estas se dividió en cinco campos oculares y en cada uno de ellos se registró la longitud de los estomas (objetivo 40X). La Frecuencia de estomas (objetivo 10X) y de cristales de oxalato de calcio (objetivo 40X) se determinaron en forma simultánea a la longitud de estomas y se expresaron en estomas- mm^2 y cristales de oxalato de calcio- mm^2 , respectivamente.

6.3. Análisis estadístico

Se realizó análisis de varianza (ANDEVA) según la metodología propuesta por Daniel (1989) para cada una de las siguientes variables: grosor de la cutícula, profundidad de la cavidad o cripta estomática, grosor y número de capas de células de la epidermis, grosor y número de capas de células de colénquima, frecuencia y longitud de estomas, frecuencia de cristales de oxalato de calcio.

Debido a que el análisis de varianza factorial que se empleó en este trabajo permitió demostrar simultáneamente si hay o no efecto de dos factores (morfoespecie y grado de aridez) sobre las variables anatómicas, los resultados se reportaron en dos tipos de comparaciones para facilitar su manejo:

a) **Comparaciones entre morfoespecies**, que se realizaron cuando el resultado del ANDEVA estableció diferencias estadísticamente significativas atribuidas al control (genético) que ejerció la morfoespecie, e indicó para cada una de estas la variación de cada carácter anatómico sin tomar en cuenta los grados de aridez; por lo tanto, los resultados reportados en este apartado correspondieron únicamente a la influencia que ejerció el factor genético sobre el control de cada variable anatómica. Permitted establecer las diferencias o semejanzas de cada variable anatómica entre las diferentes morfoespecies..

Para cada variable se reportaron los resultados de la comparación de medias de Tukey entre morfoespecies (Daniel *op. cit.*).

b) **Comparaciones entre localidades con diferente grado de aridez**, se realizaron cuando en el ANDEVA de cada variable anatómica resultaron diferencias estadísticamente significativas atribuidas al grado de aridez en que se desarrolló cada grupo de plantas sin tomar en cuenta el factor genético

(morfoespecie); por lo tanto, los resultados que se reportaron en este apartado reflejaron únicamente el efecto que ejerce el ambiente sobre el control de cada variable, permitió además, demostrar la existencia o ausencia de plasticidad de cada variable anatómica en respuesta a una diferencia en el grado de aridez en que se desarrollaron las plantas de nopal.

Para cada morfoespecie en ambos grados de aridez se reportaron los resultados de la prueba de t de diferencia de las medias resultantes según la metodología propuesta por Daniel (1989).

8. RESULTADOS Y DISCUSION

8.1. Grado de aridez de las localidades en estudio

La aplicación de la fórmula de Stretta y Mosiño (Mosiño, 1983) derivada de la fórmula de Emberguer (1932) para estimar los índices de aridez reveló, como se puede observar en el Cuadro 3, que para Ojuelos el índice de aridez fue de 90 que según la carta de las zonas áridas de la República Mexicana realizada con el índice de aridez propuesto por Stretta y Mosiño ubicó a la localidad de Ojuelos en la categoría más alta de los climas semiáridos (Mosiño, 1983). Para Guadalajara el índice de aridez fue menor (59.5) y de acuerdo a la carta de las zonas áridas de la República Mexicana basada en el índice de aridez propuesto por Stretta y Mosiño ubicó a la localidad de Guadalajara en la categoría más baja de los climas semiáridos (Mosiño, 1983).

Según la Carta Estatal de Climas realizada por la Secretaría de Programación y Presupuesto (1981) que está basada en el sistema de clasificación del clima de Köppen modificado por García; Ojuelos, Jalisco, se ubica en una zona con clima semiseco templado (BS_1K_w) (grupo de climas secos) con lluvias en verano, porcentaje de lluvias invernales entre 5 y 10.2; verano extremo y con 20 a 40 días de helada al año. Guadalajara se localiza en un área con clima semicálido subhúmedo $[(A)C(w_1)(w)]$ (grupo de climas templados) con lluvias en verano, porcentaje de lluvia invernal menor de 5 mm; verano extremo y con 0 a 20 días de heladas al año.

Ambas clasificaciones del clima no coincidieron. La causa más probable fue que la clasificación realizada por Stretta y Mosiño (Mosiño, 1983) no incluyó estudios de la vegetación de cada región (como los incluyó la clasificación climatológica de Köpen) y solo se basó en parámetros físicos como el grado de sequía determinado por la proporción entre precipitación pluvial y evaporación

(estimada), a pesar de esta limitación sí ofreció resultados útiles para lograr los objetivos que se persiguieron en este estudio, ya que establecieron diferencias cuantitativas que permitieron ubicar ambas localidades en niveles diferentes de aridez y con toda seguridad servirá en la realización de trabajos futuros que requieran el establecimiento de este tipo de gradientes.

Los datos climatológicos que se muestran en el Cuadro 3, fueron reportados por el Instituto de Astronomía y Meteorología de la Universidad de Guadalajara (s/f) basados en estadísticas de 1956 a 1976; indicaron que la temperatura media máxima del mes más cálido en Guadalajara, Jal. fue superior a la de Ojuelos, Jal., esto provocó que después del empleo de la fórmula de Stretta y Mosiño las dos localidades se agruparan dentro de la categoría de semiáridas a pesar de que la precipitación media anual en Guadalajara, es el doble de la precipitación en Ojuelos, Jalisco.

Cuadro 3. Datos climatológicos de las localidades incluidas en el estudio y su clasificación de clima según su índice de aridez.

	Ojuelos	Guadalajara
Temperatura media máxima		
del mes mas cálido	29.8 °C	34.1 °C
Temperatura media mínima		
del mes más frío	3.7 °C	2.4 °C
Precipitación media anual	473.5 mm	923.7 mm
Índice de aridez I_a	90	59.5
Clasificación del clima		
según índice de aridez	Semiárido (A_3)	Semiárido (B_3)

8.2. Estudio Anatómico

8.2.1. Grosor de la cutícula.

La capacidad en la reducción de la transpiración se considera una función de la cutícula que está relacionada con su grosor y con la composición en ceras cuticulares (Jenks *et al.* 1994), es por esa razón que en la flora xerófila se presenta cutícula gruesa (Esau, 1977) que reduce la pérdida de agua en ambientes donde escasea (Pimienta, 1990). El mayor grosor de la cutícula en *Opuntia* spp. se pone de manifiesto cuando se le compara con el de otras especies que no están sometidas a estreses pronunciados como arroz (37.7 nm) (Hoffman, 1994) o sorgo (90 nm) (Jenks *et al.* 1994). Parsons (1987), mencionó que las especies de sorgo con cutícula gruesa reducen la pérdida de agua; esto se debe en parte a la mayor refracción de la energía solar y por una reducción de la permeabilidad cuticular.

La evaluación estadística del grosor de la cutícula en dos poblaciones, correspondientes a cada una de las localidades que difieren en el nivel de aridez mostró diferencias estadísticamente significativas atribuibles tanto a la morfoespecie como al grado de aridez. Indicaron que la variabilidad de este atributo anatómico fue controlado tanto por el genotipo de cada una de las morfoespecies como por su respuesta a cada uno de los ambientes.

La comparación entre morfoespecies mostró que el grosor cuticular varió de 32.8 ± 6.7 hasta 22.4 ± 4.2 μm , con una media de 27.99 ± 6.33 μm (C.V.=18.3%).

Han sido varios los trabajos que tratan sobre las características anatómicas de *Opuntia* spp. en los que incluyen el estudio de la cutícula; entre ellos esta el realizado por López (1991), quien estudió el grosor cuticular en morfoespecies procedentes de tres tipos de nopaleras (cultivadas, de solar y silvestres). Este autor encontró que en morfoespecies cultivadas el grosor cuticular promedio fue de 23.1 μm valor que coincidió con el reportado en el presente trabajo ya que de las ocho morfoespecies que se estudiaron, siete fueron cultivadas. Otros estudios reportaron valores de grosor cuticular promedio de 16.4 μm para morfoespecies cultivadas de *Opuntia* spp. (Loera, 1990) y uno más que varió de 7 a 9 μm con una amplitud de 1 a 12 μm en *O. lindheimeri* y *O. phaeacantha* respectivamente (Conde, 1975). Ambos autores observaron valores más bajos que el obtenido en este estudio de 27.9 μm . La causa probable de estas diferencias se puede atribuir a las diferencias en el manejo de las muestras ya que las muestras colectadas en los dos últimos estudios citados fueron preservadas en fijador histológico, y las ceras cuticulares son susceptibles de ser removidas por solventes orgánicos causando una alteración del grosor cuticular (Kolattukudy, 1981; Perkins *et al.* 1991).

La variación del grosor cuticular en morfoespecies del subgénero *Opuntia* fue observada con anterioridad (López, 1991; Loera, 1990; Pimienta *et al.* 1993) y los resultados también coincidieron en que esta característica muestra diferencias controladas genéticamente.

La comparación de medias (Cuadro 4) agrupó a «amarilla huesona» junto con «pelón San Elías» para conformar el grupo con cutículas más delgadas; las restantes 6 morfoespecies estudiadas formaron otro grupo con cutículas más gruesas.

Cuadro 4. Grosor cuticular promedio (μm) en morfoespecies de nopal.

Nombre Común	Grosor Cuticular (μm)	
Pelón San Elías	32.8	a*
Zaeta	32.3	a b
Pepino	30.3	a b c
Chapeada	28.4	a b c d
Naranja	27.7	a b c d e
Papantón	27.1	a b c d e f
Amarilla huesona	22.9	d e f g
Blanca Rincón de Romos	22.4	d e f g h

(*) Medias seguidas de la misma letra no son estadísticamente diferentes entre sí (Tukey $P=0.05$).

La comparación estadística entre localidades con diferente grado de aridez mostró que el grosor de la cutícula fue mayor en la localidad más árida (media= $30.8 \pm 6.6 \mu\text{m}$) con un valor máximo de $38.1 \pm 3.5 \mu\text{m}$ («pelón San Elías») y mínimo de $22.3 \pm 5.3 \mu\text{m}$ («blanca Rincón de Romos»). En la localidad menos árida la media fue de $25.14 \pm 4.6 \mu\text{m}$ con valores máximos y mínimos correspondientes a las morfoespecies «pelón San Elías» ($27.5 \pm 4.7 \mu\text{m}$) y «amarilla huesona» ($19.9 \pm 3.3 \mu\text{m}$) respectivamente (Cuadro 5).

Al aplicar la prueba de comparación de medias para las diferentes morfoespecies en los dos ambientes ($P=0.01$) se encontró diferencia estadística significativa causada por el efecto del ambiente sobre las morfoespecies «amarilla huesona» y «naranja» que a pesar de ser morfoespecies con grosor cuticular comparativamente no muy alto (22.89 y $27.67 \mu\text{m}$) sí presentaron mayor plasticidad en respuesta al medio.

Cuadro 5. Datos anatómicos de ocho morfoespecies de nopal *Opuntia spp.* en dos localidades con diferente grado de aridez.

	Chapeada	Pelón San Elias	Pepino	Naranjona	Zaeta	Blanca R. de Romos	Papantón	Amarilla Huesona	Promedios	
Grosor de la Cutícula (μm)										
	Guadalajara	28.9	27.5	27.1	24.8	27.5	22.4	23.2	19.9	25.1
	Ojuelos	28.0	38.1	33.6	30.6	37.1	22.3	31.1	25.9	30.8
Profundidad de la Cripta Estomatal (μm)										
	Guadalajara	41.1	41.8	42.7	39.4	45.1	32.1	38.0	32.6	39.1
	Ojuelos	38.0	48.5	48.8	45.1	59.9	26.8	39.9	46.2	44.2
Grosor de la Epidermis (μm)										
	Guadalajara	25.7	17.2	21.5	31.6	19.6	18.1	28.1	22.9	23.1
	Ojuelos	26.7	17.6	24.9	27.9	22.1	18.7	25.4	24.3	23.5
Número de Capas de Células que Forman la Epidermis										
	Guadalajara	1.1	1.1	1.0	2.0	1.1	1.0	1.8	1.0	1.3
	Ojuelos	1.0	1.0	1.0	1.9	1.0	1.0	1.9	1.0	1.2
Grosor del Colénquima (μm)										
	Guadalajara	128.7	115.1	157.2	145.4	118.4	104.7	97.8	96.5	120.5
	Ojuelos	123.9	126.9	132.8	114.5	124.3	96.5	111.3	111.9	117.8
Número de Capas de Células que Forman el Colénquima										
	Guadalajara	6.0	5.5	6.1	5.8	5.7	5.1	5.1	5.0	5.5
	Ojuelos	6.0	5.7	5.9	6.0	6.6	5.0	5.3	6.3	5.9
Frecuencia de Estomas (Estomas-mm^{-2})										
	Guadalajara	31.9	26.0	24.6	29.9	28.6	24.1	29.0	36.1	28.8
	Ojuelos	28.9	22.6	22.3	21.9	26.3	25.8	21.9	24.3	24.3
Longitud de Estomas (μm)										
	Guadalajara	56.9	53.7	56.3	54.6	73.1	57.1	59.9	56.7	58.5
	Ojuelos	59.8	63.0	54.4	58.1	72.3	56.7	60.5	60.9	60.7
Frecuencia de Cristales (Cristales-mm^{-2})										
	Guadalajara	434.3	250.3	256.3	437.8	303.9	386.2	337.5	373.1	347.5
	Ojuelos	192.1	186.1	184.1	177.5	270.8	328.0	261.3	217.7	227.2

Baker citado por Parsons (1987) demostró que la baja humedad y la alta energía radiante son condiciones que favorecen la producción de cera en la epidermis. Otros estudios como el de Orozco (1987) y Conde (1975) demostraron variación en esta característica causado por factores ambientales, Loera (1990) y López (1991) en su clasificación en nopaleras cultivadas y de solar (que no están sometidas a déficits hídricos pronunciados) y silvestres (sometidas a grados de aridez extrema), establecieron gradientes de aridez que se reflejaron en variación en el grosor de la cutícula, siendo estos menores en poblaciones cultivadas y de solar y mayores en poblaciones silvestres.

La influencia de factores ambientales sobre el desarrollo de la cutícula es importante para las especies productivas de zonas áridas, ya que la cutícula es la resistencia más importante para reducir la pérdida de agua (Figura 3).

8.2.2. Profundidad de la cavidad o cripta estomática.

La presencia de estomas hundidos en criptas estomáticas es una característica frecuente en plantas xeromorfas (Fahn, 1964; Essaú, 1977) y representa una resistencia al movimiento del agua de la planta hacia la atmósfera, reduciendo de esta manera la transpiración (Nobel, 1994).

El ANDEVA de la profundidad de la cavidad o cripta estomática reveló diferencias estadísticas significativas que indicaron que la profundidad de la cripta estomática es una característica con variabilidad originada tanto por control genético (morfoespecie) como por control del grado de aridez.

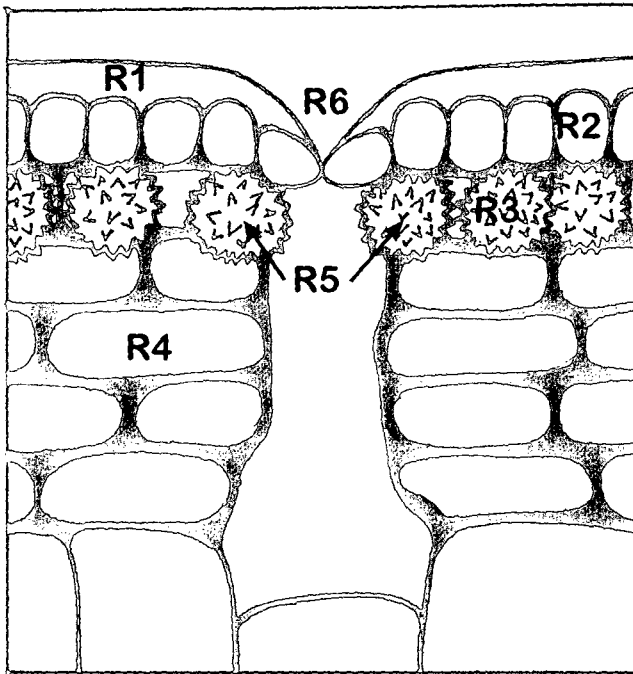


FIGURA 3. Características anatómicas esquematizadas como un sistema de resistencias (R). (R1) Cutícula gruesa ; (R2) Epidermis ; (R3) Tapete de cristales de oxalato de calcio ; (R4) colénquima multiseriado ; (R5) Cristales de oxalato de calcio obstruyendo parcialmente el canal subestomal ; (R6) Cripta o cavidad estomal.

La profundidad de la cripta estomática en la **comparación entre morfoespecies** varió alrededor de $41.8 \pm 9.8 \mu\text{m}$ con un valor máximo de 52.5 ± 10.9 hasta $29.3 \pm 4.4 \mu\text{m}$ como mínimo (C.V.=17.2%). La profundidad media reportada en un estudio previo fue de $20.7 \mu\text{m}$ (Loera, 1990), que equivale a la mitad del valor que se encontró en el presente estudio. La explicación probable puede ser aritmética, ya que en el estudio citado un 16% de las morfoespecies estudiadas no presentaron cripta estomática ($0 \mu\text{m}$) y algunas otras mostraron valores muy bajos, que en el momento de calcular la media provocó en conjunto una reducción de su valor. En el presente trabajo no se incluyeron morfoespecies que carecieran de cripta estomática, por lo que el valor de la media fue mayor que el de la reportada en el estudio citado.

La prueba de comparación de medias (Cuadro 6) resultó en la agrupación de las morfoespecies en tres grupos estadísticamente diferentes: uno formado por «zaeta», «pepino», «pelón San Elías» y «naranjona» con los promedios de la profundidad de la cripta estomática más altos, y el otro por «papantón», «chapeada», y «amarilla huesona», el promedio más bajo lo presentó «blanca Rincón de Romos» que fue estadísticamente diferente a todas los demás. La conformación de estos tres grupos tuvo mayor sentido cuando se relacionó con los sitios de distribución que presenta cada morfoespecie en México. Las morfoespecies del grupo con mayor profundidad de la cripta estomática se desarrollan en una de las zonas más áridas de San Luis Potosí con precipitación pluvial menor de 300 mm. Las del grupo intermedio crecen en Zacatecas con una precipitación pluvial que varía de 400 a 500 mm y por último «blanca Rincón de Romos» (con la menor profundidad) crece tanto en Zacatecas como en Aguascalientes con mayor precipitación pluvial que las anteriores (500 a 650 mm) (Pimienta, comunicación personal).

Cuadro 6. Profundidad promedio de la cavidad o cripta estomática (μm) en morfoespecies de nopal

Nombre Común	Profundidad cripta (μm)	
Zaeta	52.5	a*
Pepino	45.8	a b
Pelón San Elías	45.2	a b c
Naranja	42.2	a b c d
Papantón	39.7	b c d e
Chapeada	39.5	b c d e f
Amarilla huesona	39.4	b c d e f g
Blanca Rincón de Romos	29.5	e f g h

(*) Medias seguidas de la misma letra no son estadísticamente diferentes entre sí (Tukey $P=0.05$).

La comparación estadística entre localidades con diferentes grados de aridez indicó que la profundidad estomática fue mayor en la localidad más árida con una media de $44.2 \pm 11.1 \mu\text{m}$. El valor máximo en la localidad más árida correspondió a la morfoespecie «zaeta» ($59.9 \pm 9.4 \mu\text{m}$) y el mínimo a «blanca Rincón de Romos» ($26.8 \pm 3 \mu\text{m}$). En la localidad con menor grado de aridez la media fue de $39.1 \pm 7.5 \mu\text{m}$; el valor máximo fue de $45.1 \pm 6.6 \mu\text{m}$ (morfoespecie «zaeta») y el mínimo de $32.1 \pm 3.9 \mu\text{m}$ (morfoespecie «blanca Rincón de Romos»). Estos resultados mostraron claramente la influencia que ejerció la aridez sobre la profundidad de la cripta estomática ya que en todas las morfoespecies evaluadas el valor observado en condiciones más áridas fue mas alto que en el ambiente con menor grado de aridez (Cuadro 5).

La prueba de comparación de medias de cada morfoespecie en cada grado de aridez demostró que «zaeta» y «amarilla huesona» variaron de manera significativa este caracter de acuerdo a los grados de aridez ($P= 0.01$).

Lo encontrado en este trabajo coincidió con lo reportado por Loera (1990) y Pimienta *et al.* (1993) quienes encontraron que la profundidad de la cripta estomática depende del ambiente, reportaron para *Opuntia* spp. la presencia de criptas estomáticas en el 84% de las morfoespecies de una colección formada por 43, estas colectas fueron realizadas en ambientes semiáridos con precipitaciones pluviales de 400 a 450 mm, las colectas carentes de criptas estomáticas se realizaron en regiones con precipitaciones pluviales de 800 mm lo que pone de manifiesto la influencia ambiental sobre la magnitud de esta característica.

El presente trabajo corroboró que la profundidad de la cavidad o cripta estomática está sujeta a la presencia de factores estresantes por lo que no se debe descartar su participación como resistencia a la pérdida de agua ya que anatómicamente es la última etapa en la ruta que sigue el vapor de agua desde el clorénquima hasta la atmósfera (Figura 3). Es necesario realizar estudios que demuestren lo anterior y que además describan la influencia que ejerce la ausencia o presencia de la cripta estomática sobre la economía hídrica de las plantas y sobre las relaciones energéticas de estas con su ambiente.

8.2.3. Grosor de la epidermis y numero de capas de células que la forman.

La epidermis forma una superficie continua (interrumpida únicamente por los estomas); debido a que es relativamente impermeable a los gases ayuda a retardar la pérdida de vapor de agua desde el interior de la planta (Figura 3); (Tallman, 1992).

El ANDEVA del grosor y número de capas de células que forman la epidermis indicó que las diferencias estadísticas obtenidas fueron efecto únicamente de las diferencias entre las ocho morfoespecies, por lo que se afirma que la variabilidad en el grosor de la epidermis y el número de capas de células que la forman fue controlada por factores genéticos, presentando esta variable una mayor estabilidad ante los dos grados de aridez evaluados.

Aunque López (1991), encontró que en algunas morfoespecies de *Opuntia* la epidermis puede ser pluriestratificada con una amplitud de variación de dos a siete capas celulares (López, 1991); los resultados de la **comparación entre morfoespecies** en el presente trabajo establecieron que el número más común fue de una capa celular en seis morfoespecies y dos capas celulares en «naranjona» y «papantón».

El grosor promedio de la epidermis en la **comparación entre morfoespecies** fue de $23.3 \pm 5.4 \mu\text{m}$ con un grosor máximo y mínimo de 29.8 ± 4.1 y $17.4 \pm 2.7 \mu\text{m}$ respectivamente. En esta variable el coeficiente de variación fue de los más altos (26.2%); esta variación también fue observada por López (*op. cit.*) quien reportó valores que fluctuaron entre $14.2 \mu\text{m}$ y $253.9 \mu\text{m}$ que fueron derivados de la presencia de un número mayor de capas de células en la epidermis.

Pimienta *et al.* (1994), presentaron dudas con respecto a la existencia de una epidermis pluriestratificada en *Opuntia* debido a que no se tienen evidencias ontogénicas acerca del origen de esta capa de células que revelen que los estratos de epidermis observados sean derivados de iniciales de la protodermis.

Hay pocos antecedentes que demuestren el efecto de factores ambientales sobre el grosor de la epidermis, uno de ellos es el estudio que

realizaron Sims y Pearcy (1992) en *Alocasia macrorrhiza*. Estos autores encontraron que el incremento del 13% en el grosor epidermal en plantas transferidas de baja a alta luminosidad ocurrió únicamente cuando las hojas de estas plantas se encontraron en estadios tempranos de su desarrollo. Este grosor no lo atribuyeron a un incremento del número de células, sino a un incremento en la talla de éstas.

La comparación de medias agrupó a «naranja», «papantón» y «chapeada» dentro del grupo con epidermis más gruesa (Cuadro 7) y «amarilla huesona» y «pepino» les siguieron integrando un grupo estadísticamente diferente, los grosores más bajos correspondieron a «pelón San Elías» y «blanca Rincón de Romos». Con respecto al número de capas de células que forman la epidermis (Cuadro 8) las ocho morfoespecies se reunieron en dos grupos estadísticamente diferentes según la comparación de medias: «naranja» y «papantón» con epidermis de dos estratos y las restantes seis con epidermis de un solo estrato.

Cuadro 7. Grosor epidermal promedio (μm) en morfoespecies de nopal.

Nombre Común	Grosor epidermal (μm)	
Naranja	29.8	a*
Papantón	26.8	a b
Chapeada	26.2	a b c
Amarilla huesona	23.7	b c d
Pepino	23.4	b c d e
Zaeta	20.8	c d e f
Blanca Rincón de Romos	18.4	d e f g
Pelón San Elías	17.4	f g h

(*) Medias seguidas de la misma letra no son estadísticamente diferentes entre sí (Tukey $P=0.05$).

Cuadro 8. Número promedio de capas de células que forman la epidermis en morfoespecies de nopal.

Nombre Común	Número de capas	
Naranjona	1.9	a*
Papantón	1.9	a b
Zaeta	1.1	c
Pelón San Elías	1.1	c d
Chapeada	1.1	c d e
Pepino	1.0	c d e f
Blanca Rincón de Romos	1.0	c d e f g
Amarilla huesona	1.0	c d e f g h

(*) Medias seguidas de la misma letra no son estadísticamente diferentes entre sí (Tukey $P=0.05$).

8.2.4. Grosor y número de capas de células que forman el colénquima

El ANDEVA del grosor del colénquima, mostró diferencia estadísticamente significativa que se atribuyó únicamente a diferencias entre morfoespecies, descartó, por lo tanto, la influencia de la aridez sobre el control del grosor de la corteza o colénquima.

En el caso del número de capas de células que forman el colénquima, el ANDEVA estableció diferencias estadísticamente significativas atribuidas tanto al efecto de la diferencia entre las ocho morfoespecies como al de los diferentes grados de aridez, por lo que se pudo afirmar que la variabilidad de esta característica es controlada tanto por el factor genético como por el ambiental.

En este trabajo la evaluación de la **comparación estadística entre morfoespecies** del número de capas de células que forman el colénquima reveló una media de 5.7 capas \pm 0.6 también reveló poca variación entre morfoespecies (C.V.= 7.5%), reflejada en la cercanía aritmética entre los valores extremos (6.2 ± 0.7 y 5 ± 0.2 capas celulares). Para el grosor del colénquima, el valor medio fue $119.1 \pm 19.6 \mu\text{m}$ con valores comprendidos entre 144.9 ± 15.1 y $100.6 \pm 8.1 \mu\text{m}$ con un coeficiente de variación bajo (10.5%), el cual fue más bajo que el reportado por Conde (1975) (16 %) en dos especies de *Opuntia*. López (1991) reportó un valor promedio del grosor del colénquima de $136.5 \mu\text{m}$ en 20 morfoespecies de nopal y un coeficiente de variación más bajo (7.5%).

Conde (*op. cit.*) encontró que el grosor de la corteza o colénquima es una característica que varía interespecíficamente y que la variabilidad es mas bien debida a control genético que al ambiental. Esta observación coincidió con la que se obtuvo en este trabajo.

En el número promedio de capas de células que forman el colénquima hubo un grupo de morfoespecies iguales entre sí formado por «zaeta», «chapeada», «pepino», «naranja», «amarilla huesona» y «pelón San Elías»; las dos morfoespecies restantes («papantón» y «blanca Rincón de Romos») tuvieron promedios estadísticamente diferentes y mostraron un colénquima formado por el menor número de capas (Cuadro 9).

La comparación de medias del grosor del colénquima mostró tres grupos estadísticamente diferentes. «Pepino», «naranja» y «chapeada» con el mayor grosor; el menor grosor correspondió al grupo formado por «papantón», «amarilla huesona» y «blanca Rincón de Romos» y el grupo intermedio por «zaeta» y «pelón San Elías» (Cuadro 10).

Cuadro 9. Número promedio de capas de células que forman el colénquima en morfoespecies de nopal

Nombre Común	Número de Capas	
Zaeta	6.2	a*
Chapeada	6.0	a b
Pepino	5.9	a b c
Naranja	5.9	a b c d
Amarilla huesona	5.6	a b c d e
Pelón San Elías	5.6	a b c d e f
Papantón	5.2	e f g
Blanca Rincón de Romos	5.0	f g h

(*) Medias seguidas de la misma letra no son estadísticamente diferentes entre sí (Tukey P=0.05).

Cuadro 10. Grosor promedio del colénquima en morfoespecies de nopal.

Nombre Común	Grosor de colénquima (μm)	
Pepino	144.9	a*
Naranja	129.9	a b
Chapeada	126.3	a b c
Zaeta	121.3	b c d
Pelón San Elías	121.0	b c d e
Papantón	104.5	d e f
Amarilla huesona	104.2	d e f g
Blanca Rincón de Romos	100.6	d e f g h

(*) Medias seguidas de la misma letra no son estadísticamente diferentes entre sí (Tukey P=0.05).

Los resultados expuestos sobre el grosor y número de capas de células que forman el colénquima indicaron que el mayor grado de aridez causó un aumento en el número de capas de células del colénquima sin alterar por esto su grosor.

Los resultados de la **comparación estadística entre localidades** con diferente grado de aridez mostró una media de 5.9 ± 0.6 capas en la localidad más árida, con un valor máximo encontrado en la morfoespecie «zaeta» (6.6 ± 0.5 capas). La media para la localidad menos árida fue de 5.5 ± 0.5 capas con una máxima de 6.1 ± 0.2 capas (morfoespecie «pepino»). Cinco capas fue el valor mas bajo y se encontró en morfoespecies procedentes tanto de la localidad más árida como de la menos árida (Cuadro 5).

La prueba de diferencias de las medias de cada morfoespecie en los dos grados de aridez mostraron valores significativos ($P=0.01$) para «zaeta» y «amarilla huesona».

En la revisión de literatura realizada sobre adaptaciones anatómicas a la aridez no se encontraron comentarios sobre las implicaciones fisiológicas que tienen para una especie la presencia de colénquima y el número de capas que lo constituyen. Tampoco se encontraron indicios de variación en el número de capas causado por incremento en el grado de aridez. Se afirma que junto con la epidermis, el colénquima restringe la pérdida de agua desde el tallo y permite la entrada de bióxido de carbono a los tejidos internos de la planta (Gibson y Nobel, 1986). Esta situación es más importante si se considera que el colénquima es la capa mas próxima al clorénquima y que de no existir, el clorénquima estaría más expuesto al daño de su aparato fotosintético ya sea por una pérdida mayor y más rápida de agua en condiciones de sequía o por una cantidad dañina de radiación solar, (situación frecuente en zonas áridas y semiáridas). Ambos efectos nocivos son reducidos por el colénquima; primero,

por un canal subestomático que penetra a través de la epidermis y el colénquima, que facilita la entrada de bióxido de carbono y reduce al mismo tiempo la pérdida de vapor de agua; y segundo, por un mayor número de capas de células y un tapete de cristales de oxalato de calcio en su capa más externa, que reflejan y filtran el exceso de luz interceptada en la superficie de los cladodios (Figura 3).

8.2.5. Frecuencia de estomas.

La frecuencia de estomas es una variable anatómica que está relacionada con muchos factores propios de la planta como la posición, edad y región muestreada (Sena y Kozlowski 1987) y por factores ambientales como es la alta intensidad lumínica (Cooper y Qualls, 1976).

Es muy importante resaltar que la frecuencia de estomas es un factor de gran valor ecofisiológico ya que regula el balance hídrico y el intercambio de gases y por lo tanto la productividad de la planta. Desde el punto de vista funcional, Loera (1990), mencionó que conforme se incrementa el número de estomas se reduce su tamaño, lo cual contribuye a incrementar el balance con el número de estomas y por ende la resistencia de estos a la transpiración. Así, encontramos que en esta especie que se caracteriza por tener un número bajo de estomas comparado con otras como arroz (647 estomas-mm²), se encuentra asegurada una economía hídrica sin sacrificar la eficiencia fotosintética.

El ANDEVA de la frecuencia de estomas en dos poblaciones que difieren en el grado de aridez mostró diferencias significativas atribuibles solo al grado de aridez lo que demostró que es una característica estable entre los miembros de una especie.

En los trabajos realizados por Loera (1990) y por López (1991) la frecuencia de estomas en especies de *Opuntia* presentó un valor promedio de 23.7 estomas-mm² sin una variación significativa entre los miembros de una misma especie. Por lo que consideraron este caracter como morfológicamente estable cuando las plantas se encuentran sometidas durante toda su vida a un ambiente constante. El valor promedio de la frecuencia de estomas en el presente trabajo fue de 26.6 ± 5.3 estomas-mm² (C.V.=17.4%).

La comparación estadística de la frecuencia de estomas entre morfoespecies de localidades con diferente grado de aridez, mostró en la localidad más árida una media de 24.26 ± 3.57 estomas-mm² con un valor máximo de 28.9 ± 2.8 estomas-mm² (morfoespecie «amarilla huesona») y mínimo de 21.9 ± 2.5 estomas-mm² (morfoespecie «naranjona»). En la localidad menos árida el valor de la media fue de 28.8 ± 5.73 estomas-mm² con un valor máximo de 36.1 ± 3.1 estomas-mm² (morfoespecie «amarilla huesona») y mínimo de 24.1 ± 5 estomas-mm² (morfoespecie «blanca Rincón de Romos») (Cuadro 5).

Lo anterior fue comprensible pues en una localidad con menores déficits hídricos una frecuencia mayor de estomas no perjudica el balance de este líquido porque no hay carencia de él, pero sí se logra una mayor entrada de bióxido de carbono útil durante la fotosíntesis; en una localidad con un grado mayor de aridez el agua es más escasa y en este caso se debe maximizar la actividad fotosintética minimizando la pérdida de agua por transpiración. En un estudio ejecutado por Ruiz y Larqué (1990), en el que se comparó longitud, frecuencia e índice estomático en plantas de *Solanum cardiophyllum* en condiciones de invernadero y maceta de campo se observó que la frecuencia de estomas fue menor en condiciones de invernadero que en condiciones de maceta de campo, aunque estos resultados no coincidieron con los expuestos

en el presente, el trabajo de Ruiz y Larqué (*op. cit.*) ponen de manifiesto que la influencia ambiental sí ejerce efecto perceptible sobre esta característica.

La comparación de la diferencia de las medias de cada morfoespecie en ambos grados de aridez demostró diferencias significativas para «amarilla huesona» y «naranjona» ($P = 0.01$).

8.2.6. Longitud de estomas.

La longitud de estomas se ha utilizado como un indicador del grado de ploidía en especies vegetales, ya que las especies vegetales con mayor número de cromosomas (poliploides) muestran mayor tamaño de estomas, lo que representa una correlación positiva entre longitud de estomas y número de cromosomas (Sax and Sax, 1973; Pryzwara *et al.* 1988)

Sosa (1964) mencionó que hay evidencias de que en nopal se presentan diferentes niveles de ploidía; encontró que en las especies cultivadas y de solar existen los niveles más altos y por lo tanto una longitud de estomas mayor. Sin embargo, Muñoz (1995), en un estudio realizado en seis variedades de nopal del altiplano potosino-zacatecano observó niveles altos de ploidía en nopales silvestres.

Las dos poblaciones evaluadas en Guadalajara y Ojuelos, Jalisco no mostraron diferencias estadísticas significativas con respecto a la longitud de estomas atribuible al grado de aridez. Lo anterior demostró que esta característica fue estable frente a la variación de las condiciones ambientales y que estuvo sometida únicamente a control genético.

La comparación estadística entre morfoespecies mostró en «zaeta» la mayor longitud de estomas ($72.8 \pm 9.3 \mu\text{m}$) y la menor en «pepino» ($55.3 \pm 6.1 \mu\text{m}$). Las morfoespecies restantes presentaron medias alrededor de $59.0 \pm 7.9 \mu\text{m}$.

La prueba de comparación de medias indicó que todas las morfoespecies evaluadas fueron estadísticamente iguales entre sí, únicamente «zaeta» fue diferente con un promedio mayor a todos los demás (Cuadro 11). Es interesante recordar que todas las morfoespecies incluidas en este estudio provienen de nopaleras cultivadas y que únicamente «zaeta» proviene de nopaleras de solar. La diferencia en la longitud de estomas de «zaeta» con las demás morfoespecies pudo ser causada por una diferencia en el nivel de ploidía, lo cual requiere de su confirmación.

Cuadro 11. Longitud de estomas promedio (μm) en morfoespecies de nopal.

Nombre Común	Longitud (μm)	
Zaeta	72.8	a*
Papantón	60.2	b
Amarilla huesona	58.9	b c
Chapeada	58.4	b c d
Pelón San Elías	58.3	b c d e
Blanca Rincón de Romos	56.9	b c d e f
Naranja	56.4	b c d e f g
Pepino	55.3	b c d e f g h

(*) Medias seguidas de la misma letra no son estadísticamente diferentes entre sí (Tukey $P=0.05$).

8.2.7. Frecuencia de cristales de oxalato de calcio.

Los cristales de oxalato de calcio son componentes frecuentes en los cladodios de nopal, encontrándose distribuidos de manera uniforme y abundante en las células dorsales del colénquima, exactamente abajo de la epidermis formando una capa. Conde (1975) mencionó que la presencia de cristales hipodermales parece ser una característica universal en *Opuntia*.

Los datos obtenidos en el ANDEVA de la frecuencia de cristales de oxalato de calcio indicó diferencias significativas estadísticamente resultantes de una variación controlada por el factor morfoespecie y por el grado de aridez.

Al realizar la **comparación estadística entre morfoespecies** la media fue de 287.1 ± 94.8 cristales- mm^2 . Los valores extremos (más alto y más bajo) se encontraron en «blanca Rincón de Romos» (357.1 ± 48.3 cristales- mm^2) y «pelón San Elías» (218.2 ± 43.4 cristales- mm^2) respectivamente. El coeficiente de variación fue de 25.4%.

En la comparación de las medias de la frecuencia de cristales de cada morfoespecie figuraron dos grupos estadísticamente diferentes entre sí (Cuadro 12); uno con frecuencia de cristales de oxalato de calcio menores integrado por «pepino» y «pelón San Elías» y el otro formado por las restantes 6 morfoespecies.

Comparación estadística entre localidades con diferente grado de aridez. La frecuencia de cristales de oxalato de calcio fue superior en plantas sometidas al menor grado de aridez con una media de 347.4 ± 85.4 cristales- mm^2 ; «naranja» presentó el valor máximo (437.8 ± 64.8 cristales- mm^2) y «pelón San Elías» el mínimo (250.3 ± 33.7 cristales- mm^2). En la localidad con mayor grado de aridez se registró un valor medio de 227.2 ± 57.8 cristales- mm^2

con valores máximos y mínimos de 328.0 ± 33 («blanca Rincón de Romos») y 177.5 ± 21.4 («naranjona») cristales- mm^2 respectivamente (Cuadro 5).

Cuadro 12. Frecuencia de cristales de oxalato de calcio promedio (cristales- mm^2) en morfoespecies de nopal.

Nombre Común	Frecuencia (cristales- mm^2)	
Blanca Rincón de Romos	357.1	a*
Chapeada	313.2	a b
Naranjona	307.7	a b c
Papantón	299.4	a b c d
Amarilla huesona	295.4	a b c d e
Zaeta	285.7	a b c d e f
Pepino	220.2	f g
Pelón San Elías	218.2	f g h

(*) Medias seguidas de la misma letra no son estadísticamente diferentes entre sí (Tukey $P=0.05$).

Los cristales afectan el paso de luz a través de la epidermis hacia el clorénquima (Gibson y Nobel, 1986) (Figura 3), sobre todo si consideramos que aproximadamente un 40% de la superficie de un cladodio está cubierta por cristales, la razón es que la luz y otras formas de radiación electromagnética (llámese calor) pueden ser completamente reflejadas por superficies lisas, en este caso los cristales de oxalato de calcio no producen una reflexión especular por no ser lisos, sino difusa por presentar puntas y rugosidad en su superficie (Bueche, 1984). Una consecuencia positiva de la presencia de cristales de oxalato de calcio, es que estas plantas pueden sobrevivir a altas temperaturas y radiaciones de luz, ya que en cierto modo los cristales protegen de los daños que causarían a su aparato fotosintético en caso de que penetraran la planta en

su totalidad. Una consecuencia negativa sería que esta obstrucción al paso de la radiación no es selectiva y obstruye también la entrada de radiación fotosintéticamente activa.

Las morfoespecies que mostraron diferencia entre sus medias en ambos grados de aridez fueron «amarilla huesona» y «naranjona» ($P=0.1$). El hecho de que la morfoespecie «amarilla huesona» haya mostrado diferencia entre sus medias en esta y todas las demás variables anatómicas controladas, al menos en parte, por factores ambientales como la aridez merece atención; ya que esta morfoespecie fue domesticada mucho tiempo antes que las otras morfoespecies incluidas en este estudio, por la misma causa «amarilla huesona» es probablemente la morfoespecie más importante en superficie sembrada en nopaleras cultivadas y de solar en México e incluso puede ser encontrada en muchos cultivos de nopal de Europa y Asia. Lo anterior indicó que probablemente el hombre a través del tiempo favoreció la selección de esta morfoespecie no solo por la calidad de sus frutos sino también por su gran plasticidad y adaptabilidad a diversas condiciones ambientales. Una morfoespecie cercana en cuanto a grado de domesticación es «naranjona» (llamada también «amarilla naranjona») cuyos frutos pueden ser considerados los de mejor calidad en México (Pimienta, 1990) y que en este estudio también presentó gran plasticidad de algunas características anatómicas controladas en parte por el factor ambiental.

9. CONCLUSIONES

1.- El grosor de la cutícula, la profundidad de la cavidad o cripta estomática, el grosor y número de capas de células que forman la epidermis, el grosor y número de capas de células que forman el colénquima, la longitud y frecuencia de estomas y la frecuencia de cristales de oxalato de calcio son características anatómicas cuya variación es controlada por factores genéticos (morfoespecie) y/o por factores ambientales (grado de aridez).

2.- Todas las variables anatómicas a excepción de la frecuencia de estomas presentaron variación controlada total o parcialmente por factores genéticos (morfoespecie)

3.- El grosor y número de capas de células que forman la epidermis, el grosor del colénquima y la longitud de estomas son características con variabilidad controlada únicamente por factores genéticos (morfoespecie) por lo que su magnitud es altamente estable frente a la influencia de cualquier factor ambiental.

4.- El grosor de la cutícula, el número de capas de células que forman el colénquima, la profundidad de la cavidad o cripta estomática y la frecuencia de cristales de oxalato de calcio son características anatómicas que aumentan su magnitud en respuesta a un incremento en el grado de aridez; la frecuencia de estomas disminuye con un aumento de aridez.

5.- El sistema de resistencias anatómicas desarrollado por el nopal *Opuntia* spp. tiene consecuencias negativas sobre la óptima intercepción de radiación fotosintéticamente activa al filtrar o reflejar la luz incidente, pero a la vez protege al aparato fotosintético de daños por una excesiva irradiación directa de luz y calor y a la planta de una pérdida excesiva de agua por transpiración.

6.- El incremento de la magnitud de resistencias anatómicas (grosor de cutícula, número de capas de células que forman el colénquima, frecuencia de cristales de oxalato de calcio y menor frecuencia de estomas) a raíz del incremento del grado de aridez protege más a la planta en las condiciones de alta irradiación solar y poca disponibilidad de agua que predominan en ambientes semiáridos.

7.- La morfoespecie con mayor adaptabilidad de las resistencias anatómicas frente a diferencias en el grado de aridez fue «amarilla huesona», le siguió «naranjona» y «zaeta».

10. RECOMENDACIONES

Es necesario que se realicen investigaciones en el subgénero *Opuntia* empleando técnicas diferentes a las empleadas por la taxonomía tradicional con el objeto de clarificar la posición taxomónica de las diferentes formas del nopal tunero que en este trabajo se designan como «morfoespecies»; ya que este término se refiere a una clasificación empírica que los productores de nopal y tuna acuñaron como una manera de referirse a estos, y aún se desconoce si se tratan de ecotipos, variedades hortícolas o aún de especies distintas.

El avance en el conocimiento científico del subgénero *Opuntia* requiere de la clasificación precisa de sus componentes de manera que el conocimiento generado pueda ser aplicado de manera precisa en todos los renglones de la actividad humana que lo requieran.

11. BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo, E.; Y. Badilla, and P.S. Nobel. 1983. Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiol.* 72: 775-780.
- Andrade, A. 1974. El Desierto Mexicano. Colección Testimonios del Fondo (9). Fondo de Cultura Económica, México, 63p.
- Barbera, G.; F. Carimi and P. Inglese. 1992. Effects of Ga₃ and shading on return bloom of prickly pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller). En Memorias del II Congreso Internacional de Tuna y Cochinilla. Santiago, Chile. p 5.
- Berry, J. and O. Björkman. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:491-543.
- Bravo, H. H. 1978. Las Cactáceas de México. UNAM. 2ª ed. México. 735 p.
- Bueche, F. 1984. Fundamentos de Física. Mc Graw Hill. 2ª ed. en español México. 915 p.
- Cano-Santana, Z.; C. Cordero y E. Ezcurra. 1992. Termorregulación y eficiencia de interceptación de luz en *Opuntia pilifera* Weber (Cactaceae). *Acta Botánica Mexicana.* 19:63-72.
- Castro, G.M.; G. Olivares; S. Ruelas; A. López; R. Espinoza y R. Castro. 1983. Uso actual y potencial de los recursos genéticos de las zonas áridas. En: Memorias del Simposio "Caracterización, Uso Actual y Potencial de los Recursos Agrícolas de las Zonas Áridas y Semiáridas de México, "1979". Colegio de Postgraduados. Chapingo, México, pp. 119-132.
- Colinvaux, P. 1985. Introducción a la Ecología. Limusa. México. 679p.
- Conde, F.L. 1975. Anatomical comparison of five species of *Opuntia* (Cactaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62:425-473.
- Cooper, C. S. and M. Qualls. 1967. Morphology and chlorophyll content of shade and sun leaves of two legumes. *Crop. Sci.* 7:672-673.

- Cronquist, A.** 1986. Introducción a la Botánica. Continental. 2a. Ed. Mexico. 848 p.
- Daniel, W.W.** 1989. Bioestadística, Base para el Análisis de las Ciencias de la Salud. Limusa. 3a. Ed. México. 667p.
- Deidda, P.; G. Nieddu and D. Spano.** 1992. Reproductive behaviour of prickly pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller) in Sardinia. En: Memorias del II Congreso Internacional de Tuna y Cochinilla. Santiago, Chile, p 7.
- Doaigey, R.A.** 1991. Ocurrance, tipe and location of calcium oxalate crystals in leaves and stems of 16 species of poisonous plants. Amer. J. Bot. 78 (12): 1608-1616.
- Esau, K.** 1976. Anatomía Vegetal. Omega. Barcelona, España.
- Esau, K.** 1977. Anatomy of Seed Plants. John Wiley. New York. 550p.
- Fahn, A.** 1964. Some anatomical adaptations of desert plants. Reprinted from Phytomorphology. 14(1):92-102.
- Fischer, R.A. and N.C. Turner.** 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. Ann. Rev. Plant Physiol. 29:277-317.
- Franseschi, V. and H. Horner.** 1980. Calcium oxalate crystals in plants. The Botanical Review 46:361-427.
- Fricke, W.; J. Pritchard. R. Legh and D. Tomos.** 1994. Cells of the upper and lower epidermis of barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves exhibit distinct patterns of vacuolar solutes. Plant Physiol. 104:1201-1208.
- García, E.** 1983. Causa, delimitación y caracterización de las zonas áridas de México. En: Memorias del Simposio "Caracterización, Uso Actual y Potencial de los Recursos Agrícolas de las Zonas Áridas y Semiáridas de México, "1979". Colegio de Postgraduados. Chapingo, México, pp. 39-48.
- García, E.** 1988. Modificaciones al Sistema Climático de Köppen (Para adaptarlo a la República Mexicana). Talleres de Offset Larios, 4ª de. México. 217 pp.

- García, E. 1989. Apuntes de Climatología. UNAM, 6ª ed. México, 155p.
- Gates, D. M.; R. Aldefer y E. Taylor. 1968. Leaf temperatures of desert plants. *Science*, 159:994-995.
- Gibson, A. and P.S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 286p.
- Goldstein, G. and P.S. Nobel. 1994. Water relations and low-temperature acclimation for cactus species varying in freezing tolerance. *Plant Physiol.* 104:675-681.
- Hoffmann-B. S. and H. Kende. 1994. Cuticle biosynthesis in rapidly growing internodes of deepwater rice. *Plant. Physiol.* 104:719-723.
- Inglese, P.; G. Barbera and F. Carimi. 1992. The influence of differentiated cladodes removal on prickly pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller) reflowering. En: *Memorias del II Congreso Internacional de Tuna y Cochinilla*. Santiago, Chile, p 23.
- Instituto de Astronomía y Meteorología. s/f. Datos Climatológicos de Jalisco 2a. parte Desde "El Tarengo" hasta "San Cristobal". U de G, Guadalajara, Jalisco.
- Jacobsen, H. 1960. *A Handbook of Succulent Plants*. London. Blandford Press. 489 p.
- Jenks, A. M.; J. Joly and J. Peters. 1994. Chemically induced cuticle mutation affecting epidermal conductance to water vapor and disease susceptibility in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Plant Physiology*. 105: 1239-1245.
- Jiménez, L. G.; E. Pimienta B. y A. Muñoz U. 1995. Estudio anatómico del tallo de pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). *Cact. Suc. Mex.* 3: 51-58.
- Kolattukudy, P.E. 1980. Biopolyester membranes of plants: cutin and suberin. *Science*, 208:990-1000.
- Kolattukudy, P.E. 1981. Structure, biosynthesis, and biodegradation of cutin and suberin. *Ann Rev. Plant Physiol.* 32:539-67.

- Krebs, J. 1985. Ecología, Estudio de la Distribución y la Abundancia. Harla. 2ª ed. México. 741p.
- Larcher, W. 1977. Ecofisiología Vegetal. Omega. 1a. ed. en Español. Barcelona, España. 305 p.
- León de la Luz, J. L. y L. Fanjul. 1983. Densidad estomática en plantas masculinas y femeninas de jojoba (*Simmondsia chinensis* (Link) Schneider) procedentes de la costa de Sonora. *Biótica* 8 (3): 303-307.
- Loera, Q. M. 1990. Estudio Morfológico-Anatómico de la Epidermis en Morfoespecies Cultivadas y Silvestres de Nopal (*Opuntia spp.*) Tunero. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal. 48p.
- Loik, M. and P.S. Nobel. 1993. Freezing tolerance and water relations of *Opuntia fragilis* from Canada and United States. *Ecology*. 74(6):1722-1732.
- López, A. L. 1991. Estudio Anatómico y Fisiológico Comparativo en Morfoespecies de Nopal (*Opuntia spp.*) Tunero. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal. 44p.
- Maldonado, L. 1983. Caracterización y usos de los recursos naturales de las zonas áridas. En: Memorias del Simposio "Caracterización, uso actual y potencial de los recursos agrícolas de las zonas áridas y semiáridas de México, "1979". Colegio de Postgraduados. Chapingo, México, pp. 91-100.
- Marroquín, S.J., L. Borja., C. Velázquez R. y J. de la Cruz A. 1964. Estudio ecológico y fisiológico de las zonas áridas del norte de México. Publ. esp. Núm 2, INIF, SAG, México, 166 p.
- Martínez, M y L. Maldonado. 1973. Importancia de las Zonas Áridas en el Desarrollo General del País. Folleto de Divulgación y Promoción de Productora Nacional de Semillas. SAG. México, 31p.
- Maruyama, S. and K. Tajima. 1990. leaf conductance in japonica and indica rice varieties. *Japan Journal of Crop Science*. 59 (4):801-808.

- Medina, E.; V. García. y E. Cuevas. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forests of the upper Río Negro region. *Biotropica* 22(1): 51-64 1990.
- Mosiño, A. 1977. El medio natural y los agroecosistemas; La Atmósfera y los Agroecosistemas. En: Agroecosistemas de México contribuciones a la enseñanza, investigación y divulgación agrícola. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México pp. 31-39.
- Mosiño, A. 1983. Climatología de las zonas áridas y semiáridas de México. En: Memorias del Simposio "Caracterización, Uso Actual y Potencial de los Recursos Agrícolas de las Zonas Áridas y Semiáridas de México, "1979". Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. pp. 9-38.
- Muchow R. C. y R. Sinclair. 1989. Epidermal conductance, stomatal density and stomatal e among genotypes of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Plant, Cell and Environment* 12:425-431.
- Mulas, M. 1992. Blossoming and fructification cycle of *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller. in the Mediterranean environment. En: Memorias del II Congreso Internacional de Tuna y Cochinilla. Santiago, Chile, p 24.
- Muñoz, U.A. 1995. Estudio anatómico, morfológico y citológico de seis variedades de nopal tunero del altiplano potosino-zacatecano. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 65p.
- Nobel, P. S. 1974. *Biophysical Plant Physiology*. W.H. Freeman. San Francisco. 488p.
- Nobel, P.S. 1982a. Orientation, PAR interception, and nocturnal acidity increases for terminal cladodes of a widely cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Amer. J. Bot.* 69(9): 1462-1469
- Nobel, P.S. 1982b. Orientation of terminal cladodes of platyopuntias. *Bot. Gaz.*, 143 (2):219-224.
- Nobel, P.S. 1983. Spine influences on PAR interception, stem temperature, and nocturnal acid accumulation by cacti. *Plant, Cell and Environment* 6:153-159.

- Nobel, P.S. and T.L. Hartsock. 1984. Physiological responses of *Opuntia ficus-indica* to growth temperature. *Physiol. Plant.* 60:98-105.
- Nobel, P.S. 1991. Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C₃ and C₄ plants. *New Phytol.* 119:183-205.
- Nobel, P.S. 1994. Remarkable Agaves and Cacti. Oxford University press. New York, 166p.
- Orozco, C. 1987. Estudio anatómico de la epidermis de 7 especies de *Opuntia*, de 20 localidades del Valle de México. *Cact, Suc. Mex.* 32:87-92.
- Parsons, L. 1987. Respuestas de la Planta a la Deficiencia de Agua. En: Mejoramiento de Plantas en Ambientes poco Favorables. Limusa. 1a. ed. en Español. México. (6):211-231.
- Perkins, T; G. Adams, and R. Klein. 1991. Desiccation of freezing? mechanisms of winter injury to red spruce foliage. *American Journal of Botany.* 78(9):1207-1217.
- Pimienta, B. E. 1984. Vegetable cactus (*Opuntia*). In: (Williams, G.) Pulses and Vegetables. Chapman & Hall. London. 176-191p.
- Pimienta, B. E.; E. Engleman y P. Rosas. 1985. Algunos aspectos del ciclo reproductivo del nopal (*Opuntia spp.*) tunero. En: Memorias Del Seminario sobre la Investigación genética Básica en el Conocimiento y Evaluación de los Recursos Genéticos. G. Palomino H. y E. Pimienta Barrios Coordinadores. Jardín Botánico, UNAM. México 96-105p.
- Pimienta, B.E. y E. Engleman. 1985. Desarrollo de la pulpa y proporción en volumen de los componentes del lóculo maduro en tuna (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller). *Agrociencia.* (62):51-56.
- Pimienta, B. E. 1990. El Nopal Tunero. Serie Tiempos de Ciencia. Universidad de Guadalajara. México. 246 p.
- Pimienta, B. E. 1990. Fase progámica en angiospermas. *Ciencia* 41: 319-332.

- Pimienta, B. E. 1993. El nopal (*Opuntia spp.*): una alternativa ecológica productiva para las zonas áridas y semiáridas. *Ciencia*. 44:339-350.
- Pimienta, B. E.; M. Loera Q. y L. López. A. 1993. Estudio anatómico comparativo en colectas del subgénero *Opuntia*. *Agrociencia serie Fitociencia*. 4:21-37.
- Pimienta, B. E. 1994. Prickly pear (*Opuntia spp.*): a valuable fruit crop for the semi-arid lands of México. *Journal of Arid Environments*. 28:1-11.
- Pryzwara, L., K.K. Panday. 1988. Length of stomata as an indicator of ploidy level in *Actinidia deliciosa*, *New Zeland Journal of Botany*. 26: 179-182.
- Ruiz, P. L. Y A. Larqué-Saavedra. 1990. Los estomas de *Solanum cardiophyllum*: longitud, frecuencia e índice estomático. *Agrociencia serie Fitociencia* 1:7-14.
- Rosas, C.M.P. 1984. Polinización y Fase Progámica en *Opuntia spp.* Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Mich. 76p.
- Rosas, C.M.P. y E. Pimienta. B. 1986. Polinización y fase progámica en nopal (*Opuntia ficus-indica* (L) Miller) Tunero. *Fitotecnia*. 8:164-176.
- Roselli, G.; G. Benelli y D. Morelli. 1989. Relationship between stomatal density and winter hardiness in olive (*Olea europaeae* L.). *Journal of Horticultural Science*. 64(2):199-203.
- Ruiz, P.L. y A. Larqué-Saavedra. 1990. Los estomas de *Solanum cardiophyllum* longitud, frecuencia e índice estomático. *Agrociencia serie Fitociencia*. 1(3):7-14.
- Rzedowski, J. 1986. Vegetación de México. Limusa, México 432p.
- Salisbury, F. and C. W. Ross. 1994. Fisiología Vegetal. Grupo editorial iberoamericano. 1ª ed. en Español. 759 p.
- Sax, K. and H. J. Sax. 1937. Stomata size and distribution in diploid and polyploid plants. *Jour. Arnold Arbor*. 18: 164-172.

- Secretaría de Programación y Presupuesto.** 1981. Síntesis Geográfica de Jalisco y Anexo Cartográfico. Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística Geografía e Informática. México, D.F.
- Sena G. A. R. and T.T. Kozlowski.** 1987. Stomatal characteristics, leaf waxes, and transpiration rates of *Teobroma cacao* and *Hevea brasiliensis*. *Annals of Botany*, 61:425-432.
- Sims, A.D. and W. R. Pearcy.** 1992. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (araceae) to a transfer from low to high light. *American Journal of Botany*. 79(4):449-455.
- Smith, S. D.; B. Didden-Zopf and P.S. Nobel.** 1984. High-temperature responses of north american cacti. *Ecology*, 65 (2):643-651.
- Sosa, Ch.R.** 1964. Microesporogénesis, importancia económica y distribución de tres especies del género *Opuntia*. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.
- Strahler, A.M.** 1984. *Geografía Física*. Omega, 7ª ed. España. 767p.
- Stuhlfauth, T.; R. Scheuermann and H. P. Fock.** 1990. Light energy dissipation under water stress conditions. *Plant Physiol.* 92:1053-1061.
- Takhtajan, Armen.** 1987. *Systema Magniophytonum*. Oficina Editoria "NAUKA" Sectio Leninopolitana (Título y texto en ruso). 439 p.
- Tallman, G.** 1992. The chemiosmotic model of stomatal opening revisited. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 11 (1):35-57.

12. APÉNDICE

Cuadro 13. Análisis de varianza para el grosor cuticular en 8 morfoespecies de nopal evaluadas en dos localidades con diferente grado de aridez.

F. V.	S. C.	G.L.	C. M.	R.V.
Localidad	259.3	1	259.3	26.9 *
Morfoespecie	420.2	7	60.0	6.2 *
Morfoesp.-Local.	121.6	7	17.4	1.8
Tratamiento	801.2	15		
Residuo	154.1	16	9.63	
Total	955.3	31		
Media Ojuelos = 30.8		Media Guadalajara = 25.1		
C.V. = 22.6%				
* Valor altamente significativo (99.99% de probabilidad)				

Cuadro 14. Análisis de varianza para la profundidad de la cavidad o cripta estomática en 8 morfoespecies de nopal evaluadas en dos localidades con diferente grado de aridez.

F. V.	S. C.	G.L.	C. M.	R.V.
Localidad	205.8	1	205.8	8.9*
Morfoespecie	1252.2	7	178.9	7.7*
Morfoesp.-Local.	357.3	7	51.0	2.2
Tratamiento	1815.2	15		
Residuo	370.0	16	23.1	
Total	2185.2	31		
Media Ojuelos = 44.2		Media Guadalajara = 39.1		
C.V. = 23.5%				
* Valor altamente significativo (99.99% de probabilidad)				

Cuadro 15. Análisis de varianza para el grosor de la epidermis en 8 morfoespecies de nopal evaluadas en dos localidades con diferente grado de aridez.

F. V.	S. C.	G. L.	C. M.	R. V.
Localidad	1.2	1	1.2	0.19
Morfoespecie	512.2	7	73.2	11.6*
Morfoesp.-Local.	41.1	7	5.9	0.9
Tratamiento	554.5	15		
Residuo	101.2	16	6.3	
Total	655.6	31		
Media = 23.3				
C.V. = 23.1%				
* Valor altamente significativo (99.99% de probabilidad)				

Cuadro 16. Análisis de varianza para el número de capas de células que forman la epidermis en 8 morfoespecies de nopal evaluadas en dos localidades con diferente grado de aridez.

F. V.	S. C.	G. L.	C. M.	R. V.
Localidad	0.0028	1	0.0028	0.5
Morfoespecie	5.0309	7	0.7187	131.4*
Morfoesp.-Local.	0.0584	7	0.0083	1.5
Tratamiento	5.0921	15		
Residuo	0.0875	16	0.0055	
Total	5.1796	31		
Media = 1.3				
C.V. = 34.4%				
* Valor altamente significativo (99.99% de probabilidad)				

Cuadro 17. Análisis de varianza para el número de capas de células que forman el colénquima en 8 morfoespecies de nopal evaluadas en dos localidades con diferente grado de aridez.

F. V.	S. C.	G. L.	C. M.	R. V.
Localidad	0.86	1	0.86	14.09*
Morfoespecie	4.46	7	0.64	10.45*
Morfoesp.-Local.	1.76	7	0.25	4.13
Tratamiento	7.08	15		
Residuo	0.97	16	0.06	
Total	8.06	31		
Media Ojuelos = 5.9		Media Guadalajara = 5.5		
C.V. = 10.5%				
* Valor altamente significativo (99.99% de probabilidad)				

Cuadro 18. Análisis de varianza para el grosor del colénquima en 8 morfoespecies de nopal evaluadas en dos localidades con diferente grado de aridez.

F. V.	S. C.	G. L.	C. M.	R. V.
Localidad	57.0	1	57.0	0.7
Morfoespecie	6501.7	7	928.8	11.1*
Morfoesp.-Local.	2181.7	7	311.7	3.7
Tratamiento	8740.4	15		
Residuo	1336.6	16	83.5	
Total	10077.0	31		
Media = 119.2				
C.V. = 16.4%				
* Valor altamente significativo (99.99% de probabilidad)				

Cuadro 19. Análisis de varianza para la frecuencia de estomas en 8 morfoespecies de nopal evaluadas en dos localidades con diferente grado de aridez.

F. V.	S. C.	G. L.	C. M.	R. V.
Localidad	164.1	1	164.1	12.8*
Morfoespecie	189.9	7	27.1	2.1
Morfoesp.-Local.	123.4	7	17.6	1.4
Tratamiento	477.5	15		
Residuo	205.4	16	12.8	
Total	682.9	31		
Media Ojuelos = 24.3		Media Guadalajara = 28.8		
C.V. = 19.9%				
* Valores altamente significativos (probabilidad 99.99%)				

Cuadro 20. Análisis de varianza para la longitud de estomas en 8 morfoespecies de nopal evaluadas en dos localidades con diferente grado de aridez.

F. V.	S. C.	G. L.	C. M.	R. V.
Localidad	38.13	1	38.13	5.94
Morfoespecie	842.75	7	120.39	18.75*
Morfoesp.-Local.	92.49	7	13.21	2.06
Tratamiento	973.37	15		
Residuo	102.71	16	6.42	
Total	1076.08	31		
		Media = 59.6		
C.V. = 13.4%				
* Valor altamente significativo (99.99% de probabilidad)				

Cuadro 21. Análisis de varianza para la frecuencia de cristales de oxalato de calcio en 8 morfoespecies de nopal evaluadas en dos localidades con diferente grado de aridez.

F. V.	S. C.	G. L.	C. M.	R. V.
Localidad	115667.1	1	115667.1	116.0*
Morfoespecie	61823.2	7	8831.9	8.9*
Morfoesp.-Local.	54569.9	7	7795.7	7.8
Tratamiento	232060.2	15		
Residuo	15949.5	16	996.8	
Total	248009.7	31		
Media Ojuelos = 227.2		Media Guadalajara = 347.4		
C.V. = 33.0%				
* Valor altamente significativo (99.99% de probabilidad)				