

GEN. 91 - 95 A

COD. 087645029

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES



EFFECTO DE LA APLICACIÓN DEL ÁCIDO GIBERÉLICO (AG_3)
EN EL CRECIMIENTO PRIMARIO DE RAMAS DE PITAYO
STENOCEREUS QUERETAROENSIS (WEBER) BUXBAUM
(CACTACEAE)

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLÓGÍA

P R E S E N T A

GERARDO HERNÁNDEZ VERA

LAS AGUJAS ZAPOPAN, JAL. JUNIO DE 1997



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS
DIVISION DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES

C. GERARDO HERNANDEZ VERA
P R E S E N T E.

0435/96

Manifestamos a Usted que con esta fecha ha sido aprobado el tema de Tesis " EFECTO DE LA APLICACION DE ACIDO GIBERELICO (AG3 EN EL CRECIMIENTO PRIMARIO DE RAMAS DE PITAYO (Stenocereus queretaroensis Webber Buxbaum)" para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director de dicha tesis al DR. EULOGIO PIMIENTA BARRIOS

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

Las Agujas, Zapopan, Jal., Mayo 16 de 1996
EL DIRECTOR

M.C. ALFONSO E. ISLAS RODRIGUEZ

C.U.C.B.A.



EL SECRETARIO

OCEAN. SALVADOR VELAZQUEZ MAGAÑA

DIV. DE CS.
BIOLÓGICAS Y
AMBIENTALES

c.c.p. DR. EULOGIO PIMIENTA BARRIOS. Director de Tesis.- pte.
c.c.p. El expediente del alumno.

AEIR/SVM/achm

M. en C. ALFONSO ISLAS RODRIGUEZ
DIRECTOR DE LA DIVISION 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 Gerardo Hernández Vera, código número 087645029, con el título: "Efecto de la aplicación del ácido giberélico (AG,) en el crecimiento primario de ramas de pitayo (*Stenocereus &queretaroensis* Web. Buxbaum)", 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.

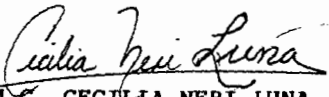
A T E N T A M E N T E

Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jal., 25 de Mayo de 1997

EL DIRECTOR DE TESIS

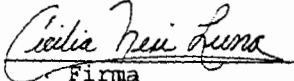

× DR. EULOGIO PIMIENTA BARRIOS
NOMBRE Y FIRMA

EL ASESOR

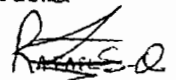

M.C. CECILIA NERI LUNA
NOMBRE Y FIRMA

SINODALES

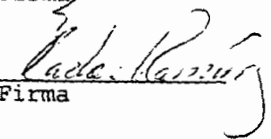
1. M.C. CECILIA NERI LUNA
Nombre completo


Firma

2. M.C. RAFAEL SOLTERO QUINTANA
Nombre completo


Firma

3. M.C. GILLES RAMÍREZ SERRANO
Nombre completo


Firma

i

EFFECTO DE LA APLICACIÓN DEL ÁCIDO GIBERELICO (AG₃) EN EL
CRECIMIENTO PRIMARIO DE RAMAS DE PITAYO *Stenocereus*
queretaroensis (Weber) Buxbaum (Cactaceae)

El presente trabajo se llevó a cabo en el laboratorio de Ecofisiología Vegetal del Departamento de Ecología perteneciente al Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara, bajo la dirección del Dr. Eulogio Pimienta Barrios, como parte del proyecto "Relación entre la actividad fotosintética, la variación estacional de carbohidratos y el esfuerzo reproductivo en poblaciones silvestres de pitayo *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum" auspiciado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (clave 0568P-B9506).

AGRADECIMIENTOS

- Al Dr. Eulogio Pimienta Barrios, por ser un profesor y una persona ejemplar; por haberme dado la oportunidad de trabajar y aprender en su laboratorio, y hacer posible el presente estudio.
- A la M. en C. Cecilia Neri Luna, por sus valiosos consejos y ayuda en el trabajo experimental, así como en la revisión y edición del documento final.
- Al Biol. Alejandro Domínguez de la Torre, por su valiosa ayuda, asesoría y colaboración durante todo el trabajo de campo, sin la cual no hubiera sido posible este trabajo, asimismo por facilitarme material bibliográfico.
- A la Bióloga Susana Zuloaga, por su valiosa ayuda y asesoría en la preparación y observación de los tejidos de pitayo.
- Al Biol. Francisco Cuevas Preciado, por su valiosa ayuda durante la realización del bioensayo, por facilitarme material bibliográfico y en general por su amistad y disposición de cooperación.
- Al M. en C. Alejandro Muñoz Arias, por sus comentarios y sugerencias, por su ayuda en los métodos estadísticos y conocimiento de algunos programas de cómputo, y en general por su disposición de ayuda en todo momento.
- Al M. en C. Martín Huerta por sus comentarios y sugerencias, por la explicación de las cartas topográficas, por facilitarme las coordenadas geográficas del cerro de Zacoalco de Torres Jal. y en general por su disposición de ayuda en todo momento.
- A la Bióloga Celia Robles Murgía, por sus consejos y asesoría para la medición del crecimiento de las ramas de pitayo.
- A los Biólogos, Ernesto Gutiérrez Valencia, Esther Arceta González, Erick de la Barrera Montpellier y Alexander de Luna Fors por facilitarme material bibliográfico y en general por su amistad y siempre disposición de ayuda.
- A mis sinodales Cecilia Neri Luna, Rafael Soltero Quintana y Carlos Ramírez Serrano por su colaboración en la revisión del presente trabajo.
- A mi familia, mis padres y hermanos por haber depositado su confianza y apoyo en mí, para lograr todos mis objetivos.
- A todo y a todas las personas que de alguna u otra forma contribuyeron a materializar esta idea.
- Al Ser que Es, que fue y que será, por regalarme la conciencia y así poder indagar y conocer sobre el Universo y las leyes que lo rigen, a través de la ciencia.

Dedico el presente trabajo
a mis padres Juan Manuel H.
y Ma. del Refugio V.

CONTENIDO

	Página
Índice de Cuadros y Figuras.....	vii
RESUMEN.....	viii
I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA.....	3
II.1 Descripción de las Zonas Áridas y Semiáridas.....	3
II.2 Descripción del Género <i>Stenocereus</i>	4
II.2.1 Distribución geográfica.....	5
II.2.2 Clasificación taxonómica de <i>S. queretaroensis</i>	6
II.3 Descripción de <i>S. queretaroensis</i> (Weber) Buxbaum.....	6
II.3.1 Adaptaciones anatómicas a la aridez.....	7
II.3.2 Adaptaciones fisiológicas.....	8
II.4 Crecimiento y Desarrollo.....	9
II.4.1 Dinámica del crecimiento.....	11
II.4.2 Crecimiento vegetativo.....	12
II.4.3 Fenología y patrón de crecimiento de <i>S. queretaroensis</i>	14
II.5 Factores Climáticos que Afectan el Desarrollo de las Plantas.....	16
II.5.1 Interacción de factores climáticos y crecimiento primario en <i>S. queretaroensis</i>	17
II.6 Fitohormonas y Reguladores del Crecimiento Vegetal.....	19
II.6.1 Acciones generales de las hormonas.....	19
II.6.2 Formas libres y ligadas.....	20
II.6.3 Regulación hormonal del crecimiento de las plantas.....	21
II.6.4 Concepto de sensibilidad diferencial a hormonas.....	22
II.7 Las Giberelinas.....	24
II.7.1 Aspectos históricos.....	24

II.7.2	Naturaleza química.....	26
II.7.3	Efectos biológicos.....	28
II.7.4	Mecanismos de acción.....	29
III.	HIPÓTESIS.....	33
IV.	OBJETIVO GENERAL.....	34
V.	OBJETIVOS PARTICULARES.....	34
VI.	MATERIALES Y MÉTODOS.....	35
VI.1	Evaluación del Efecto del AG ₃ en Ramas de Pitayo <i>in vivo</i>	35
VI.1.1	Localización y descripción de la zona de estudio.....	35
VI.1.2	Selección del material biológico.....	35
VI.1.3	Establecimiento de los tratamientos.....	36
VI.1.4	Medición de crecimiento primario.....	36
VI.2	Evaluación del efecto del AG ₃ en el Crecimiento <i>in vitro</i> de Cilindros de Tejido de Parénquima.....	36
VI.3	Evaluación del Efecto del AG ₃ en el Crecimiento celular de Tejido de Parénquima.....	39
VI.4	Análisis Estadístico.....	39
VII.	RESULTADOS.....	40
VII.1	Evaluación del efecto del AG ₃ en ramas de pitayo <i>in vivo</i>	40
VII.2	Evaluación del efecto del AG ₃ en el crecimiento <i>in vitro</i> de cilindros de tejido de parénquima.....	42
VII.3	Evaluación del efecto del AG ₃ en el crecimiento celular de tejido de parénquima.....	44
VIII.	DISCUSIÓN.....	45
IX.	CONCLUSIONES.....	51
X.	LITERATURA CITADA.....	52
	APÉNDICE.....	63

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

	Pag.
Cuadro 1. Análisis de varianza de las longitudes promedio de cilindros de tejido de parénquima expuestos a diferentes concentraciones de AG ₃	63
Cuadro 2. Longitud promedio (μm) de las células de la región subapical de ramas de pitayo tratadas con AG ₃	44
Cuadro 3. Análisis de varianza de las longitudes promedio de células de la hipodermis de ramas expuestas a diferentes concentraciones de AG ₃	63
Cuadro 3a. Análisis de varianza de las longitudes promedio de células de la corteza, de ramas expuestas a diferentes concentraciones de AG ₃	64
Cuadro 3b. Análisis de varianza de las longitudes promedio de células de la médula, de ramas expuestas a diferentes concentraciones de AG ₃	64
Figura 1. Estructura química del AG ₃	27
Figura 2. Mecanismo de acción general de las hormonas.....	32
Figura 3. Diagrama de flujo de la metodología empleada en la evaluación del AG ₃ <i>in vitro</i>	38
Figura 4. Crecimiento primario de ramas de pitayo tratadas con AG ₃	41
Figura 5. Curva dosis-respuesta de tejido de parénquima de ramas de pitayo.....	43

REPORTE DE ANOMALIAS

CUCBA

A LA TESIS:

LCUCBA00585

Autor:

Hernandez Vera Gerardo

Tipo de Anomalia:

Errores de Origen: Tesis Manchada; humedad
Errores de Origen: Indice indica 63 paginas, solo llega a 58

RESUMEN

La aplicación de ácido giberélico (AG_3) a diferentes concentraciones estimuló el crecimiento primario en ramas de plantas maduras de pitayo silvestre (*S. queretaroensis* (Weber) Buxbaum), durante el periodo de crecimiento y posteriormente en el de letargo, alterando así su patrón de crecimiento.

Con la aplicación de AG_3 en cilindros de tejido de parénquima se obtuvo una curva dosis-respuesta con una distribución normal, en donde la respuesta en crecimiento fue menor a las concentraciones mínimas y máximas evaluadas, mostrando la variabilidad en la sensibilidad del parénquima a las diferentes concentraciones de AG_3 . La máxima respuesta se observó a una concentración de $10^{-7}M$.

En ambas condiciones (in vivo e in vitro), se obtuvo una respuesta significativa. Además, en el primer caso se modificó el tamaño y número de las espinas, lo cual se puede considerar como una reversión al estadio juvenil, siendo también indicativo de la sensibilidad de la planta hacia el ácido giberélico y de que esta fitohormona puede jugar un papel importante en su crecimiento y desarrollo. Es factible que esta planta presente niveles bajos de AG_3 o probablemente ausencia de síntesis de la misma, y que esto sea una de las causas de la baja tasa de crecimiento del pitayo como una respuesta fisiológica adaptativa de la planta a los factores ambientales adversos en que se desarrolla.

I. INTRODUCCIÓN

El desarrollo vegetal comprende dos procesos fundamentales: crecimiento y diferenciación celular, los cuales ocurren en forma sincronizada durante la vida de la planta. El primero de ellos, resulta de la división y elongación celular o una combinación de ambos, acompañado de una especialización de funciones (Salisbury y Ross, 1994).

Por otro lado, las plantas debido a su carácter sésil han desarrollado una serie de estrategias para adaptarse al ambiente en el cual crecen, en este sentido, las hormonas vegetales juegan un papel fundamental, ya que actúan como transductores de respuestas fisiológicas a condiciones ambientales; de esta manera, están involucradas en la mayoría de los procesos del desarrollo, tales como: floración, embriogénesis, maduración de frutos, crecimiento, etc. (Bradford y Trewavas, 1994). Actualmente se conocen cinco grupos principales de fitohormonas, entre los cuales destaca el de las giberelinas por su capacidad de estimular el crecimiento. Hasta la fecha, se conocen 84 giberelinas aisladas de hongos y plantas (Salisbury y Ross, *op. cit.*), sin embargo la más conocida es el ácido giberélico (AG₃) ya que se ha demostrado que actúa directamente en la división celular (Lona, 1956; Vasil, 1957; Greulach y Haesloop, 1958), así como en la elongación (Lang, 1956; MacLeod y Millar, 1962; Adams et al., 1975). A pesar de que el AG₃ ha sido ampliamente utilizado con fines prácticos en cultivos de interés comercial (Wittwer y Bukovac, 1958; Stuart y Cathey, 1961; Martin, 1983),

poco se conoce sobre el efecto de esta fitohormona en especies silvestres, particularmente en cactáceas.

El presente trabajo pretende clarificar el papel que juegan las hormonas, en particular el ácido giberélico en el desarrollo del pitayo, especie nativa de las zonas semiáridas subtropicales de México de importancia económica para algunas poblaciones rurales que habitan estas zonas (Pimienta y Nobel, 1994).

Uno de los factores que han frenado la domesticación de esta especie frutal, es su baja tasa de crecimiento, por lo que los productores tienen que esperar aproximadamente 10 años, para que se inicie la producción comercial que retribuya la inversión económica y de tiempo (Pimienta y Nobel, *op. cit.*). Observaciones recientes han revelado que estas bajas tasas de crecimiento están asociadas con niveles bajos de nitrógeno, micronutrientos (Fe y Mn) y bajas tasas fotosintéticas (Nobel y Pimienta, 1995); sin embargo, es factible que algunas fitohormonas se encuentren asociadas a dicho fenómeno.

Por lo anterior, uno de los objetivos primordiales de este trabajo, es contribuir al conocimiento de las causas primarias que regulan el crecimiento del pitayo.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

II.1 Descripción de las Zonas Áridas y Semiáridas

Las zonas áridas son aquellas en donde llueve muy poco o nada y por consecuencia carecen de agua. Ocupan una quinta parte de la superficie terrestre y sostienen a casi mil millones de personas, o sea el 20 % de la población mundial (UCAR, 1991). En México, una de las características más notables de las regiones áridas y semiáridas es su gran diversidad que se refleja a niveles geológico, geomorfológico, climático, edáfico, ecológico, de aprovechamiento, etcétera.

En las regiones áridas, las características topográficas de la roca madre y sobre todo del suelo, opacan la influencia del clima. Por lo general, las texturas arenosas son más favorables que las arcillosas, igualmente los suelos someros y pedregosos de cerros, sostienen por lo común mucho más biomasa y biodiversidad que los suelos profundos y finos de los terrenos aluviales de las grandes llanuras (Rzedowski, 1983).

En la vegetación xerófitas, las formas arbustivas son las que prevalecen comúnmente, en ocasiones dominan los árboles y en otras las especies herbáceas, sobre todo las gramíneas (Rzedowski, *op cit.*). La variedad de formas biológicas vegetales es un rasgo común a muchas regiones áridas del mundo y pueden interpretarse como resultado de diferentes vías adaptativas que las plantas han desarrollado para optimizar el aprovechamiento

del agua; este interesante fenómeno de divergencia evolutiva se sobrepone al de convergencia, que es más notable, ya que a menudo plantas de linajes muy apartados llegan a adquirir caracteres morfológicos vegetativos tan similares, que es difícil identificarlos en ausencia de los órganos reproductores (Rzedowski, *op cit.*).

II.2 Descripción del Género *Stenocereus* (Berger) Riccobono

Plantas columnares perennes que crecen tanto en condiciones silvestres como cultivadas; arborescentes con tronco bien definido, candelabriformes, ó a veces sin tronco definido y ramificados desde la base. Las ramas presentan de 5 a 20 costillas; sus flores se desarrollan en las aréolas cercanas al ápice de las ramas o en las aréolas laterales; aparecen una o rara vez dos o más en cada aréola, de forma tubular-infundibuliforme o campanular-infundibuliforme; el pericarpelo presenta generalmente podarios numerosos provistos de escamas pequeñas, que llevan en las axilas algo de lana y después de la antesis, espinas; tubo receptacular grueso con podarios decurrentes que se alargan hasta el pericarpelo, llevan escamas acrescentes hacia el perianto, las axilas son desnudas hasta algo lanosas y a veces con algunas espinas; el pistilo no sobresale del perianto; lóbulos del estigma papilosos. Fruto carnoso con pericarpo provisto de aréolas lanosas casi siempre espinosas, generalmente caducas. Semillas grandes, con testa lisa hasta verrucosa; plántulas con hipocótilo breve, cotiledones grandes

y triangulares (Bravo, 1978).

II.2.1 Distribución geográfica de *Stenocereus*

Se encuentra ampliamente distribuido en México y tiene representantes en las Antillas y el norte de América del Sur (Bravo, *op. cit.*). En México, las especies silvestres de este género que producen frutos comestibles, se localizan comúnmente en el interior de montañas costeras subtropicales y en las llanuras costeras de regiones semiáridas de la costa oeste (desde Sonora hasta Chiapas) y en la costa este (desde Tamaulipas hasta Veracruz). Las poblaciones silvestres se ubican en manchones, con densidades que varían de 50 a 200 plantas por ha, formando parte integral de los ecosistemas naturales de los bosques tropicales y subtropicales deciduos (Cruz, 1984).

Las especies cultivadas de mayor importancia son: *S. queretaroensis*, *S. griseus*, *S. pruinosus* y *S. stellatus*. De ellas, *S. queretaroensis* es cultivada en los estados de Jalisco, Colima, Guanajuato y Querétaro. Cabe señalar que en Jalisco se encuentra ampliamente distribuida en la parte sur, tanto en forma silvestre como en poblaciones cultivadas (Arreola, 1990), donde se han registrado alrededor de 1000 ha de cultivo en la Cuenca de Sayula (Tomas, citado por Domínguez, 1995). Las especies *S. griseus*, *S. pruinosus* y *S. stellatus* se localizan principalmente en Oaxaca y las plantaciones comerciales más importantes se encuentran en Tamazulapan, Cuicatlán y Oaxacapan (Piña, 1977; Tapia, 1984); mientras que *S. stellatus* es una especie común en Puebla, donde las plantaciones comerciales se encuentran en Miahuatlán, Tehuacán y Toltepe (Cruz, *op. cit.*). Los frutos producidos en estas regiones son comercializados en los mercados

locales o en las ciudades cercanas como Querétaro, Ciudad de México, Puebla y Guadalajara. De los frutos producidos por especies nativas de las zonas semiáridas de México, la pitaya es considerada como el segundo fruto de importancia económica después de la tuna (*Opuntia* spp.) (Pimienta y Nobel, *op. cit.*).

II.2.2 Clasificación taxonómica de *Stenocereus queretaroensis*

Stenocereus queretaroensis pertenece al orden de las Cactales, Familia Cactaceae, Subfamilia Cactoideae, Tribu Pachycereeae, Subtribu Stenocereinae, Género *Stenocereus*, Especie *queretaroensis*. Se le conoce con el nombre vulgar de "pitayo de Querétaro" (Bravo, *op. cit.*; Sánchez, citado por Domínguez, *op. cit.*).

II.3 Descripción de *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum

Planta arborescente de más de 8 m de alto, con tronco bien definido y numerosas ramas verticales, los tallos cilíndricos, presentan generalmente cerca de 8 costillas prominentes de 13 a 18 cm de diámetro; cuando maduran son de color verde, a veces con tinte rojizo. El conjunto de las ramas forma una copa muy amplia, que a veces llega a los 4 m de diámetro (Bravo, *op. cit.*; Pimienta y Nobel, *op. cit.*). La distancia entre las areólas que presenta es de aproximadamente 1 cm, con fieltro café oscuro casi negro, glandulosas de las que emergen de 6 a 9 espinas radiales; las inferiores son gruesas, aciculares y desiguales, de alrededor de 3 cm de largo. Las centrales pueden ser de 2 a 4, gruesas y de

aproximadamente 4 cm de largo. Las flores, que se desarrollan en la mitad superior del brazo, son de 10 a 14 cm de largo, rojas y con el interior blanco. El fruto muestra una gran variabilidad, puede ser de globoso hasta ovoide, de 6 a 8 cm de largo. Madura desde finales de abril a junio, con colores que van del blanco al morado (Pimienta y Nobel, *op. cit.*); presenta aréolas con lana amarillenta y espinas del mismo color, largas y numerosas. Cuando el fruto madura, las aréolas se desprenden quedando el pericarpelo desnudo. Presenta una gran cantidad de semillas pequeñas, negras y frágiles (Bravo, *op. cit.*; Salcedo y Arreola, 1991; Pimienta y Tomas, 1993).

II.3.1 Adaptaciones anatómicas a la aridez

La epidermis se caracteriza por presentar una cutícula de 14 μm de grosor, la cual se considera gruesa comparada con la que tienen las plantas mesófitas, representando una importante adaptación a las regiones áridas y semiáridas, al incrementar la capacidad de soportar largos períodos de sequía (Nobel, 1994). Sin embargo, se considera que es menor a la reportada en especies del subgénero *Opuntia* (Pimienta et al., 1995). Al igual que otras cactáceas, los tallos de pitayo presentan una densidad baja de estomas que varía de 10 a 40 por mm^2 y son superficiales, a diferencia de los estomas de *Opuntia* que se encuentran hundidos (Pimienta et al., 1993). La longitud de los estomas es de alrededor de 40 μm y las células oclusivas están rodeadas por cuatro células subsidiarias en posición radial (Jiménez-López et al., 1995; Pimienta y Nobel, *op. cit.*). El colénquima es de tipo

lagunar debido a que presenta una gran cantidad de espacios aéreos, que también son abundantes en el clorénquima. Esto es algo inusual en especies que crecen en ambientes áridos, ya que esta característica es común en vegetales que se desarrollan en ambientes acuáticos (Pimienta et al. *op. cit.*).

En relación con la morfología del xilema, se observa que éste ha alcanzado niveles altos de especialización, ya que presenta una serie de características, tales como vasos cortos, anchos y con placas de perforación simple que corresponden a un mayor grado evolutivo (Jiménez-López et al., *op. cit.*).

II.3.2 Adaptaciones fisiológicas

Las cactáceas han desarrollado para subsistir a las condiciones desérticas, una de las adaptaciones fisiológicas y bioquímicas más importantes en relación con su proceso fotosintético, el cual se denomina metabolismo ácido de las crasuláceas (MAC). Este se caracteriza por presentar los estomas cerrados durante el día y abiertos por la noche, cuando la temperatura y la presión de vapor son ordinariamente bajos, lo que representa una de las principales ventajas de esta ruta metabólica, ya que abate la pérdida de agua por transpiración (Kluge y Ting, 1978; Whitting et al. citado por Domínguez, *op. cit.*). De este modo, en el pitayo la asimilación neta de CO₂ ocurre durante la noche, lo que significa que su actividad fotosintética se ve afectada por la temperatura nocturna y la duración del período de sequía. Esta afirmación se basa en experimentos recientes efectuados por Nobel y Pimienta (*op. cit.*)

que han revelado que cuando la temperatura diurna es de 35°C y la nocturna de 18°C, la tasa fotosintética es de 230 mmol m² d⁻¹, sin embargo ésta se reduce en un 20% cuando se mantiene la misma temperatura diurna y la nocturna se reduce a 8°C, (177 mmól m² d⁻¹). Se ha observado también que la tasa fotosintética se reduce hasta en un 90% cuando el período de sequía es superior a 50 días, sin embargo dicha tasa no se afecta por períodos inferiores a 15 días.

El índice de asimilación de CO₂ en *S. queretaroensis* durante un período de 24 horas, es de 190 mmol m² d⁻¹ bajo condiciones de temperatura diurna y nocturna similares a las que se registran en su hábitat natural. Es importante señalar que dicho índice, es bajo en comparación con otras especies cultivadas con metabolismo ácido crasuláceo consideradas como las más productivas, en las cuales oscila de 760 a 1170 mmol m² d⁻¹ (Nobel, 1991). Así, aunque *S. queretaroensis* se encuentre bajo condiciones de cultivo, su actividad fotosintética es más parecida a la de especies MAC silvestres, lo cual sugiere que su domesticación es reciente (Pimienta et al., op. cit.).

II.4 Crecimiento y Desarrollo

El desarrollo vegetal es un proceso que ocurre de manera gradual y progresiva en función del tiempo, registrándose cambios en el número, tamaño, estructura y función de las células que conforman la planta. De esta manera, el desarrollo comprende dos tipos de cambios: uno cuantitativo (crecimiento) y otro

cualitativo (diferenciación), los cuales pueden ocurrir en forma simultánea y sincronizada o de manera independiente (Rojas y Ramírez, 1993).

El crecimiento se define como el aumento irreversible del volumen de la célula, tejido, órgano o individuo, acompañándose generalmente de un aumento de masa, que puede darse por división celular, elongación, o una combinación de ambos. La diferenciación ocurre cuando en una célula que quizás ya alcanzó su volumen definitivo, se registran cambios internos fisiológicos, adquiriendo así una especialización de funciones (Salisbury y Ross, *op. cit.*).

El proceso del desarrollo vegetal está determinado tanto por factores internos (genéticos), como por factores externos (ambientales), estos últimos constituyen un estímulo que genera una respuesta fisiológica en la planta. Para obtener dicha respuesta se requiere la presencia de hormonas, las cuales actúan como intermediarios o transductores (Rojas y Ramírez, *op. cit.*).

Aunque en muchos casos no esté bien determinado el conocimiento de este mecanismo de respuesta, permite plantear una posible solución fisiológica a la adecuación planta-ambiente por la adición de fitorreguladores. De hecho, ésta es la base natural de la fitorregulación vegetal, cuyo fin es hacer que la planta se adapte y se conduzca en forma correcta y normal aunque las condiciones ambientales sean adversas; empleando para tal propósito sustancias sintetizadas por ella misma (fitohormonas) (Rojas y Ramírez, *op. cit.*).

II.4.1 Dinámica del crecimiento

El organismo vegetal, así como cada uno de sus órganos por separado, no crecen a la misma velocidad cada día, sino que lo hacen con una tasa de crecimiento que en la mayoría de los casos generan una curva sigmoidea al graficar sus valores, la cual comprende tres fases: logarítmica, lineal y de senescencia (Rojas y Ramírez, *op. cit.*). En la primera de ellas, el tamaño aumenta en forma exponencial con el tiempo; la segunda es lineal, ya que el aumento de tamaño continua a una velocidad constante y usualmente máxima por algún tiempo, y la tercera se caracteriza por una disminución en la velocidad de crecimiento a medida que la planta alcanza su madurez, hasta que éste se hace nulo y el organismo comienza a envejecer (Salisbury y Ross, *op. cit.*).

Cabe señalar, que existen curvas de crecimiento que no presentan la forma sigmoidal clásica, y pueden variar de una especie a otra de acuerdo a la duración de cada fase; por ejemplo, en algunas plantas la primera puede ser muy prolongada y la segunda relativamente corta o visceversa, además existen especies que muestran curvas doble sigmoidales de crecimiento, en las que una primera fase de "senescencia", que es la parte plana de la curva, continua en otra fase logarítmica que conduce a una segunda parte sigmoidal (Salisbury y Ross, *op. cit.*; Rojas y Ramírez, *op. cit.*).

Debido a que las plantas crecen a través de meristemas que producen células nuevas con la capacidad de crecer y diferenciarse, dejan un registro de su crecimiento y dan un indicio del potencial crecimiento futuro, ya que entre las

células de un tallo o raíz en crecimiento siempre está ocurriendo alguna de las fases del desarrollo, como división, elongación y diferenciación celular. La historia de una célula diferenciada puede inferirse a partir de las células más jóvenes que están cercanas a la punta, y visceversa; el futuro de una célula joven puede predecirse examinando las células maduras que están más apartadas del ápice (Salisbury y Ross, *op. cit.*).

Estas propiedades de los tallos, revelan que el crecimiento indeterminado (primario) de una planta es un proceso de flujo, ya que la parte superior de un tallo de una planta cualquiera, aparece constante día a día, pero las células individuales que forman la punta y las hojas más jóvenes están cambiando continuamente, como si estuvieran fluyendo de la región meristemática de división celular hacia las partes más maduras del tallo. De esta manera llegamos a la comprensión de que el crecimiento vegetal es análogo a la dinámica de fluidos, lo que ha permitido a los investigadores implementar herramientas matemáticas para su análisis (Silk, 1984; Salisbury y Ross, *op. cit.*).

II.4.2 Crecimiento vegetativo

Algunas estructuras vegetales se definen como determinadas y otras como indeterminadas. Las determinadas son aquellas que crecen hasta su madurez, posteriormente sufren envejecimiento y mueren; tal es el caso de hojas, flores y frutos. Por otro lado, el tallo y la raíz, son estructuras indeterminadas, ya que crecen por meristemas que continuamente se renuevan a sí mismos,

permaneciendo jóvenes indefinidamente. Cuando un meristema indeterminado o vegetativo se transforma en reproductivo (cuando comienza a formar una flor), se vuelve determinado (Salisbury y Ross, *op. cit.*). De este modo el crecimiento vegetal es dependiente de la generación de nuevas células en el meristema y su expansión subsecuente en la zona de elongación.

El meristema apical crece como una estructura organizada, la división y expansión de las células individuales están relacionadas con la distribución interna del crecimiento y de la forma externa del ápice, algunas células se dividen por medio de paredes que forman ángulos rectos con la superficie del meristema y causan un aumento del área superficial. El ápice de un tallo está formado por pequeñas hojas inmaduras que cubren el domo o cúpula del meristema (Sivori et al., 1980).

Los meristemas apicales se encuentran en los extremos de vástagos y raíces, constituyendo el origen de los 3 tejidos meristemáticos primarios: protodermis, meristema fundamental y procambium, los cuales se diferencian en los 3 tejidos primarios: epidermis, tejido fundamental (regiones de la médula y corteza) y tejido vascular (xilema y floema) (Rost, 1985).

Cerca del ápice, hay un anillo de células meristemáticas residuales, que conservan las características celulares del meristema apical. Éste se transforma en un cilindro de filamentos separados de procambium y más tarde se diferencia en el xilema y floema primario. A partir del meristema residual se forman estos haces vasculares como una respuesta al desarrollo de la hoja. Aún no se comprende bien este mecanismo, pero es posible que incluya la producción de algunas fitohormonas a través de los

primordios foliares (hojas inmaduras del ápice del vástago), así como el transporte de éstas hasta llegar al anillo meristemático residual; cuando dichas sustancias alcanzan una determinada concentración crítica, evidentemente inducen a que las células meristemáticas residuales formen haces de procambium y por ende xilema y floema (Rost, *op. cit.*).

Durante el crecimiento primario, los tallos aumentan su longitud. En el caso de los tallos perennes y algunos anuales como el tomate (*Lycopersicon esculentum*), girasol (*Helianthus annuus*) y alfalfa (*Medicago sativa*), también aumentan de diámetro (crecimiento secundario). Este engrosamiento lateral implica la activación de un meristema secundario denominado cambium vascular, que se compone de 2 partes: el cambium fascicular que se forma a partir del interior de los haces vasculares y el cambium interfascicular, que se origina de las células parenquimatosas de estos haces (Rost, *op. cit.*).

II.4.3 Fenología y patrón de crecimiento de *S. queretaroensis*

Esta especie presenta una tasa de crecimiento baja al igual que otras cactáceas columnares que producen frutos comestibles (Nerd et al., 1993). Se ha observado que especies silvestres longevas que crecen en suelos poco fértiles, muestran patrones de crecimiento lento, así como bajas tasas fotosintéticas y de absorción de nutrimentos, lo que les permite mantener su crecimiento aún en los períodos excepcionalmente secos (Grime, 1979; Chapin, 1980). Los tallos de *S. thurberi* en su hábitat natural tienen una extensión anual promedio de 0.70 cm·año⁻¹ en plantas jóvenes (<1 m) y de 58 cm·año⁻¹ en plantas adultas (>2 m)

(Parker, citado por Domínguez, *op. cit.*; Domínguez, *op. cit.*) mientras que la extensión anual del tallo para *S. queretaroensis* en condición cultivada es mayor, ya que presenta una tasa de crecimiento de 22 cm·año⁻¹ en plantas jóvenes y de 10 cm·año⁻¹ en las adultas (Nobel y Pimienta, *op. cit.*). Esta diferencia se debe a que en *S. thurberi* hay una correlación positiva directa entre la edad de la planta y su tasa de crecimiento, mientras que en el pitayo la correlación es negativa, debido a que el crecimiento vegetativo es mayor en plantas jóvenes que en adultas (Domínguez, *op. cit.*). A pesar de que las poblaciones silvestres de pitayo crecen en suelos rocosos de baja fertilidad, el crecimiento en plantas adultas es superior al que se observa en poblaciones cultivadas (Pimienta y Nobel, 1995). Estos mismos autores, han demostrado que las bajas tasas de crecimiento y fotosíntesis de poblaciones cultivadas de *Stenocereus* están asociadas con niveles bajos de nitrógeno y de algunos micronutrientes (Fe, Mn), a pesar de que las poblaciones cultivadas prosperan en suelos aluviales profundos. Es importante mencionar que las tasas de crecimiento y la época en que éstas ocurren no se modifican por la aplicación suplementaria de agua durante la primavera, aún cuando la mayoría de los factores ambientales son favorables, lo cual indica que dichas variables se encuentran bajo un fuerte control genético (Domínguez, *op. cit.*).

El inicio del crecimiento vegetativo es precedido por una disminución del contenido de azúcares totales y un incremento de los azúcares reductores. Este comienza al final del verano (principios de septiembre), alcanzando su tasa máxima durante el otoño (octubre-noviembre) y principios del invierno, coincidiendo

con el inicio de la estación seca. El crecimiento de la raíz es el único evento que ocurre completamente durante el verano, que es la estación lluviosa.

Al final del invierno empieza el crecimiento reproductivo (desarrollo de yemas florales y frutos), prolongándose hasta la primavera. Este comportamiento fenológico se considera poco común debido a que tanto el crecimiento vegetativo como el reproductivo, ocurren durante la estación seca del año y en diferentes fechas; de este modo, se reduce la competencia por azúcares solubles entre ambos tipos de crecimiento. Esto representa un mecanismo de adaptación de la especie a los ambientes áridos en que se desarrolla (Pimienta et al., op. cit.).

II.5 Factores Climáticos que Afectan el Desarrollo de las Plantas

Las fases del desarrollo vegetal dependen de la constitución genética del individuo y de los factores ambientales. De estos últimos, dos de ellos son críticos en la secuencia de las fases (no en la supervivencia): las horas de luz del día (fotoperíodo) y las horas de frío (termoperíodo). Cuando las condiciones del medio no cubren las exigencias genéticas en alguna fase del desarrollo, los cambios fisiológicos no ocurren y la secuencia de las fases se detiene. Así, si una planta exige para florecer 14 h de luz al día y solamente recibe 10 h, automáticamente queda

en estado vegetativo indefinidamente, lo mismo sucede en relación con las horas de frío. Cuando hay una concordancia entre las exigencias genéticas y el medio, el desarrollo es normal y los cambios de crecimiento y diferenciación se sincronizan (Rojas y Ramírez, *op. cit.*).

La luz es un factor ambiental que produce una gran variedad de efectos independientes de la fotosíntesis, que controlan la apariencia de la planta, esto es, su desarrollo estructural o morfogénesis (Salisbury y Ross, *op. cit.*). La temperatura favorece el crecimiento y la maduración, así como la pérdida de agua, que puede provocar estrés; también influye en la velocidad de las reacciones químicas y en la humedad disponible en el ambiente, que favorece el crecimiento. Existen otros factores como el viento, que favorece la polinización y aumenta la pérdida de agua, así como la lluvia que es esencial para el crecimiento de la plantas y que además es determinante en su distribución sobre la tierra (Rost *op. cit.*).

II.5.1. Interacción de factores climáticos y crecimiento primario en S. queretaroensis

En los climas tropicales, la variabilidad estacional en la disponibilidad del agua determina el tiempo de ocurrencia de las fenofases, mientras que en climas templados son los cambios estacionales en la temperatura. Sin embargo, aún cuando *Stenocereus* crece en climas subtropicales, la disponibilidad del agua así como las temperaturas del aire, pueden no estar implicados como factores climáticos que regulen el desarrollo,

ya que el crecimiento vegetativo comienza al final del verano, cuando la humedad del suelo y la temperatura son reducidas (Pimienta et al., en prensa). Esta aseveración está apoyada por el hecho de que la aplicación suplementaria de agua durante un año, incluso cuando las temperaturas fueron favorables para la fotosíntesis y el crecimiento, no afectó ni el desarrollo reproductivo ni la extensión del tallo a pesar de que otras condiciones ambientales también fueron propicias para el crecimiento (Pimienta y Nobel, *op. cit.*). Además, investigaciones recientes (Pimienta et al., en prensa) sobre las relaciones entre crecimiento, precipitación y humedad del suelo, apoyan esta suposición, ya que las tasas más grandes de extensión del tallo fueron registradas en el otoño de 1995, a comparación de las observadas en 1994, aún cuando en este año la disponibilidad del agua fue mayor justo antes del inicio de la extensión del tallo. En este trabajo se sugiere que uno de los factores limitantes para la extensión del tallo durante el verano, es la radiación solar y no el agua, ya que en esta época la cantidad de luz disminuye significativamente debido a la sombra generada por la vegetación natural asociada, que es abundante durante este período y al incremento en la nubosidad, característico de la estación. De esta manera, parece comprensible que *Stenocereus* no crezca sino hasta el final del verano, que es cuando la vegetación natural asociada ha desprendido sus hojas, y la radiación es menos limitante para su desarrollo, creando condiciones más favorables para la actividad fotosintética y al mismo tiempo, la humedad está aún disponible tanto en el suelo como en el tejido de almacenamiento de la planta (Pimienta et

al., en prensa).

II.6 Fitohormonas y Reguladores del Crecimiento Vegetal

Los reguladores de las plantas se definen como compuestos orgánicos diferentes de los nutrimentos, que en pequeñas cantidades fomentan, inhiben o modifican de alguna u otra forma cualquier proceso fisiológico vegetal. Las hormonas vegetales (o fitohormonas) son sustancias producidas por las mismas plantas que en bajas concentraciones, regulan los procesos fisiológicos de éstas. Por lo común, las hormonas se desplazan en el interior de las plantas a través de un proceso denominado translocación, de un lugar de producción a un sitio de acción (Weaver, 1990).

El término "hormona" empleado correctamente, se aplica en exclusiva a los productos naturales de las plantas; sin embargo, el término "regulador de crecimiento" no se limita a los compuestos sintéticos, sino que puede incluir también hormonas (Weaver, *op. cit.*). En la actualidad, se reconocen generalmente cinco grupos de hormonas vegetales: auxinas, giberelinas, citocininas, ácido abscísico y etileno (Salisbury y Ross, *op. cit.*).

II.6.1 Acciones generales de las hormonas

Los procesos del desarrollo vegetal se basan en fenómenos celulares, que es donde actúan en diverso modo e intensidad las hormonas vegetales; en cierta forma, todos los procesos del desarrollo están influenciados, por todas las hormonas de la planta. Este concepto debe tenerse presente cuando se hacen

aplicaciones de fitorreguladores, pues ello implica que van a presentarse otros efectos además del deseado. Sin embargo, los diversos grupos de fitohormonas poseen ciertas acciones características sobre el metabolismo, más aún, dentro de cada grupo hormonal cada una de ellas favorece específicamente alguno o varios procesos.

Así en la práctica, existen productos hormonales propios para estimular el enraizamiento, la floración, etcétera, pero su especificidad no es absoluta. En general, son muchos los fenómenos fisiológicos controlados por las hormonas vegetales. Tizio, citado por Rojas y Ramírez (*op. cit.*), los ha clasificado en: 1) de correlación (propriadamente dichos), como multiplicación y alargamiento celular, dominancia apical, actividad de las yemas, letargo, abscisión de órganos; 2) de sensibilidad o movimiento como los tropismos y nastias; y 3) de reproducción como floración, polinización y desarrollo del fruto.

II.6.2 Formas libres y ligadas

Un fenómeno que dificulta el análisis del contenido y actividad de las hormonas de una planta es que se encuentran en dos formas naturales: libres y ligadas a otras moléculas. El IAA o AIA (ácido indolacético) por ejemplo, se ha encontrado libre a manera de IAA-éster, IAA-amida, IAA-glucosa, IAA-inositol, que es la forma como se transporta en la planta. Las formas conjugadas pueden servir como medio de almacenaje y transporte, o bien para dar un balance entre la forma activa e inactiva que permita la homeostasis o equilibrio orgánico. Bandurski, citado

por Rojas y Ramírez (op. cit.), afirma que el IAA, las giberelinas, las citocininas y el ABA ocurren en forma libre y conjugada y cualquier factor que afecte las cantidades relativas de dichas formas actuará sobre el control del desarrollo.

II.6.3 Regulación hormonal del crecimiento de las plantas

El desarrollo normal de la planta se logra por la adecuada participación de sus hormonas, enzimas, nutrimentos y metabolitos, los cuales se sintetizan en los órganos del vegetal y cuya supresión total o parcial provoca cambios profundos en el desarrollo general del individuo (Rojas y Ramírez, op. cit.).

Cada hormona produce muchas respuestas fisiológicas y frecuentemente esas respuestas se yuxtaponen. Asimismo, las hormonas interactúan unas con otras, provocando en algunos casos un efecto sinérgico, o sea que la respuesta conjunta a dos hormonas, es mayor que la suma de las respuestas a cada una de ellas por separado. A menudo la expresión o respuesta de las plantas se debe a un balance entre los promotores y los inhibidores del crecimiento (Weaver, op. cit.). Los procesos de crecimiento de las plantas pueden controlarse mediante la acción combinada de varias hormonas, es decir, la cantidad de división y expansión celular está sujeta a los niveles variables de hormonas. Por ejemplo, el desarrollo de embrioides o plántulas *in vitro* exige la presencia en el medio de cultivo de diversos reguladores de crecimiento en concentraciones equilibradas, siendo importante además la constitución y el origen de las células cultivadas; es decir, el tipo de células es importante

en la respuesta obtenida, ya que se requiere de un tejido "blanco" o sensitivo a dicho factor (Rojas y Ramírez, *op. cit.*).

Las plantas pueden sufrir disfunciones hormonales al igual que los animales, pero en ellas, debido a su carácter sésil la causa principal es a menudo la alteración de los factores climáticos. Existen condiciones ambientales como la radiación solar y la temperatura, que modifican el crecimiento al cambiar la proporción de las diferentes hormonas presentes en los tejidos ya que afectan su síntesis, transporte e inactivación (Weaver, *op cit.*). La dominancia apical de los brotes en crecimiento se mantiene gracias al desplazamiento descendente de la auxina producida en las yemas apicales, lo que impide el crecimiento de yemas laterales; en algunas especies, la giberelina puede contribuir también a la dominancia apical. La producción de etileno en las yemas laterales puede bloquear la iniciación de su crecimiento (Burg, 1968); sin embargo, éste se estimula mediante la aplicación de cinetina (Wickson y Thimann, 1958). A menudo la giberelina y la auxina actúan de forma sinérgica en acelerar el crecimiento de las plantas, influyendo además en el desarrollo del sistema vascular secundario (Galston y Davies, 1969).

II.6.4 Concepto de sensibilidad diferencial a hormonas

A principios de la década de los 80's, Anthony J. Trewavas sugirió que la sensibilidad diferencial de un tejido, es mucho más importante para determinar los efectos de una hormona que su

concentración en el interior de las células vegetales. Este autor define la sensibilidad como la capacidad de un organismo o sistema físico de responder a un estímulo. En este sentido, la sensibilidad se mide y expresa de manera cuantitativa variando el estímulo y observando la respuesta con el fin de obtener una curva dosis-respuesta (Salisbury y Ross, *op. cit.*).

Dentro de la curva dosis-respuesta, el valor umbral es el nivel mínimo que se requiere para obtener una respuesta, la cual se denomina basal. El modelo asume que cada célula en una población sensitiva tiene un nivel de respuesta basal o umbral para un factor X dado, el cual determina su sensibilidad. De este modo, los valores umbrales (basales) pueden variar entre células individuales (Bradford y Trewavas, *op. cit.*).

Este modelo resuelve el conflicto entre concentración y sensibilidad como factores críticos en la regulación hormonal (Trewavas y Cleland, 1983), puesto que está controlado por la diferencia entre una concentración dada y la sensibilidad del tejido a un umbral, más que por el valor absoluto de cualquiera de ellos. Una variación en cualquiera de estos parámetros tiene efectos equivalentes sobre el ritmo de desarrollo, es decir, una implicación intrigante de este modelo es que el tiempo biológico (biot tiempo), puede expandirse o acortarse dependiendo de la cantidad a la cual la concentración de un factor regulador difiere de su nivel umbral o basal. Por ejemplo, para una semilla individual el tiempo de desarrollo progresa rápida o lentamente, dependiendo de la cantidad en que un factor regulador dado difiera del nivel umbral (basal) de dicha semilla (Bradford y Trewavas, *op. cit.*).

En la actualidad, tanto la sensibilidad como la concentración hormonal reciben atención en muchos estudios. Para que las hormonas vegetales presentes en concentraciones micromolares o submicromolares sean activas y específicas, deben estar también presentes tres factores importantes en el sistema de respuesta. En primer lugar, la hormona debe encontrarse en cantidad suficiente en las células adecuadas. En segundo lugar, la hormona debe ser reconocida y capturada con fuerza por cada uno de los grupos de células que responden a ella (células blanco o sensitivas); en base a lo que se sabe acerca de la acción hormonal en animales, se están identificando las proteínas de membrana plasmática de células vegetales que capturan a la hormona; tales proteínas se conocen como proteínas receptoras. En tercer lugar, la proteína receptora (cuya configuración puede cambiar durante la captura de la hormona) debe causar algún otro cambio metabólico que conduzca a la amplificación de la señal o mensajero hormonal. De hecho pueden presentarse varios procesos de amplificación en secuencia, antes de que finalmente se dé la respuesta fisiológica a la hormona (Salisbury y Ross, op. cit.).

II.7 Las Giberelinas

II.7.1 Aspectos históricos

El descubrimiento de las giberelinas en 1926, se atribuye a Kurosawa, un fitopatólogo que estudió la enfermedad del arroz llamada "bakanae" (plántula loca), provocada por un hongo

ascomiceto cuya forma asexual se denomina *Gibberella fujikuroi*. Las plantas afectadas tenían con frecuencia una altura que superaba en un 50% o más la de las plantas sanas. En la década de los 30's, Yabuta y Hayashi lograron aislar un compuesto activo del hongo al que denominaron giberelina (Weaver, *op. cit.*). En los Estados Unidos, el primer trabajo sobre giberelinas fue realizado por Mitchel y Angel (1950), que obtuvieron la hormona a partir de cultivos de *Fusarium moniliforme* y poco después Stodola y sus colaboradores iniciaron un aislamiento a gran escala (Weaver, *op. cit.*).

Se observó que la aplicación de giberelinas incrementaba notablemente la longitud del tallo de las plantas. Brian y Hemming (1955) demostraron que los chícharos enanos alcanzan un nivel normal de crecimiento cuando se les aplica AG₃; poco después a ese descubrimiento, Phinney (1956) demostró que ciertos mutantes enanos de maíz de gene simple, crecían hasta alcanzar una altura normal después de aplicarles giberelinas. Lang (1956) demostró que el AG₃ fomenta la floración de *Hyoscyamus*, una planta que requiere noches largas para florecer, aún cuando se la cultive durante un fotoperíodo no inductivo (Weaver, *op. cit.*). Después de los trabajos realizados por japoneses, norteamericanos y británicos, se descubrió que había giberelinas en las plantas superiores y que eran uno de los tipos importantes de sustancias reguladoras del crecimiento de los vegetales. Por lo común las semillas inmaduras representan la mejor fuente de giberelinas naturales (Mitchell et al., 1951; Skene, 1970a).

Se han efectuado estudios sobre la biosíntesis e identificación de varias giberelinas; reportándose cuando menos

84 tipos diferentes en varios hongos y plantas superiores. De éstas, 74 se presentan en plantas superiores, 25 en hongos del género *Gibberella* y 14 en ambos, siendo el AG₃ la primera giberelina identificada (Salisbury y Ross, *op. cit.*). Existen además, otros compuestos similares a las giberelinas, de naturaleza química desconocida pero que se comportan como éstas (Weaver, *op. cit.*).

II.7.2 Naturaleza química

Todas las giberelinas son derivados del esqueleto de *ent-giberelano*, que tiene la ventaja de utilizar un sistema de numeración que corresponde al de otros diterpenos cíclicos, categoría a la que pertenecen todas las giberelinas (Weaver, *op. cit.*). En su totalidad son ácidas y se abrevian GA (por Gibberellic Acid) o AG (en español, Ácido Giberélico), con un número subíndice para distinguirlas. Todas tienen 19 o 20 átomos de carbono, agrupados en sistemas de cuatro o cinco anillos. Presentan un grupo carboxilo unido al carbono 7, y algunas poseen un carboxilo adicional unido al carbono 4, por lo que todas podrían denominarse ácidos giberélicos, sin embargo el AG₃, que fue la primer giberelina comercial muy activa, se conoce históricamente como ácido giberélico (Figura 1) (Salisbury y Ross, *op. cit.*).

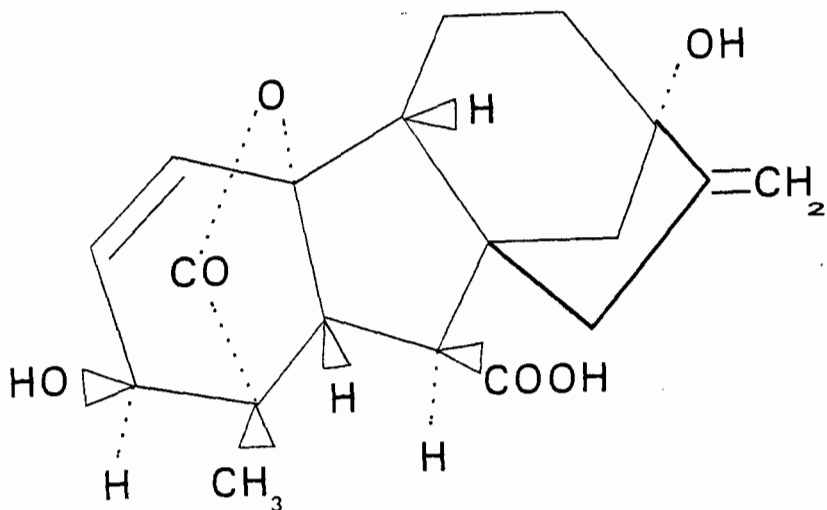


Figura 1. Estructura química del AG₃. Las cuñas y las líneas gruesas indican enlaces que se encuentran encima del plano del anillo; las líneas punteadas indican enlaces situados bajo ese plano (Lang, 1970; tomado de Weaver, *op. cit.*).

II.7.3 Efectos biológicos

Entre las hormonas vegetales reconocidas, las giberelinas son las únicas que tienen la capacidad de estimular el crecimiento generalizado de plantas intactas de muchas especies. Con algunas excepciones, generalmente estimulan la elongación de tallos intactos mucho más que el de secciones escindidas de tallo (Salisbury y Ross, *op. cit.*). Los tallos de las plantas asperjadas se vuelven generalmente mucho más largos de lo normal (Stowe y Yamaki, 1959). Se estimula el crecimiento en los entrenudos más jóvenes y frecuentemente se incrementa la longitud de los entrenudos individuales. La mayoría de las dicotiledóneas y algunas monocotiledóneas, responden creciendo más rápido cuando se tratan con giberelinas, pero varias especies de la familia Pinaceae presentan poca o ninguna elongación en respuesta a GA₃ (Pharis y Kuo, 1977). Las giberelinas pueden provocar la floración en muchas especies que requieren temperaturas frías, como son la zanahoria, la col y el nabo. La aplicación de giberelinas a los tallos produce un incremento pronunciado de la división celular en el meristema subapical (Sachs et al., 1960). Las giberelinas estimulan la movilización de reservas alimenticias en semillas de cereales como la cebada, el trigo y la avena silvestre, a través de la síntesis de α -amilasa y otras enzimas hidrolíticas (Salisbury y Ross, *op. cit.*; Akazawa et al., 1988).

Mutantes genéticos enanos de arroz, maíz y chícharo exhiben

fenotípicamente las características de variedades normales cuando son tratados con GA₃ (Reid, 1987; Reid, 1990). Las giberelinas provocan el desarrollo de frutos partenocárpicos en algunas especies, lo que sugiere su participación normal en el crecimiento del fruto (Muriel y Crane, 1962). Otro efecto importante de éstas fitohormonas, es la detención del envejecimiento o senescencia en hojas y frutos de cítricos y sus efectos sobre la forma de las hojas (Gray, 1957; Mauseth, 1977).

Las giberelinas pueden terminar con la latencia de las semillas y yemas de muchas especies. En muchas plantas, la dominancia apical se realza mediante el tratamiento con giberelinas. Se han utilizado además, en aplicaciones comerciales para incrementar el tamaño de muchos frutos jóvenes, como las uvas e higos (Martin, *op. cit.*; Carlson y Croveti, 1990).

Algunas plantas pueden detener su crecimiento como resultado de enfermedades virales; en algunos de estos casos puede superarse el efecto de los virus mediante la aplicación de giberelinas (Weaver, *op. cit.*).

II.7.4 Mecanismos de acción

En la actualidad se comprenden muchos procesos bioquímicos y fisiológicos controlados por hormonas, aunque los efectos hormonales que inician estos procesos aún no se han esclarecido. Los efectos de las giberelinas sugieren que tienen más de un sitio de acción primario. Un efecto individual, tal como la elongación facilitada del tallo en plantas completas, es resultado de al menos tres acontecimientos coadyuvantes:

En primer lugar, la división celular es estimulada en el

ápice del tallo, en las células meristemáticas basales, a partir de las cuales se desarrollan las largas filas de células corticales y de la médula (Sachs, 1965). Un trabajo efectuado por Liu y Loy (1976), demostró que las giberelinas promueven la división celular porque estimulan células que se encuentran en la fase G1 (periodo de crecimiento celular) a entrar en la fase S (en la cual el ADN se replica), y debido a que también acortan la duración de la fase S, acelerando así el ciclo celular. El incremento en el número de células y su crecimiento, da lugar a una elongación más rápida del tallo.

En segundo lugar, las giberelinas en ocasiones promueven el crecimiento celular debido a que incrementan la hidrólisis de almidón, fructanos y sacarosa, con lo que se originan moléculas de fructosa y glucosa. Estas hexosas proporcionan energía vía respiración, contribuyen a la formación de la pared celular y reducen momentáneamente el potencial hídrico de la célula. Como resultado de la disminución del potencial hídrico, el agua penetra entonces con mayor rapidez, provocando expansión celular y diluyendo los azúcares. En tercer lugar, con frecuencia las giberelinas incrementan la plasticidad de la pared celular. La elongación provocada por la GA₃ en entrenudos de avena es 15 veces mayor que en secciones no tratadas siempre que estén presentes sacarosa y sales minerales para proporcionar energía y para impedir una dilución excesiva del contenido celular. En los entrenudos de avena existe un retraso de alrededor de 1 h antes de que se pueda detectar la promoción de la elongación; esta demora debe permitir un tiempo suficiente para que las giberelinas incrementen la activación de genes y promuevan la

formación de enzimas específicas que provocan cambios fisiológicos. La activación de genes representa un gran proceso de amplificación de la señal hormonal, ya que la transcripción repetida de ADN a ARNm, seguida por su traducción a enzimas con notable actividad catalítica a bajas concentraciones, puede dar como resultado muchas copias de un producto celular importante; después, estos productos determinan de qué se compone un organismo y por consiguiente su fenotipo (Salisbury y Ross, *op. cit.*).

Esto concuerda con la teoría más aceptada en la actualidad sobre la acción fundamental de las fitohormonas, la cual reconoce dos hechos básicos: 1) Las fitohormonas no actúan directamente a nivel del organismo sino de la célula; por ejemplo sobre la mitosis, el alargamiento celular, etc., de modo que sus efectos se hacen sentir en todos los procesos fisiológicos que se basen en los fenómenos citológicos afectados; y 2) la acción básica de las hormonas ocurre sobre los ácidos nucleicos a nivel de la transcripción del mensaje (ADN-ARN) o de su traducción (ARN-aminoácido), aunque hay más evidencias de que es sobre la transcripción; se ha demostrado que el AG₃ y otras fitohormonas estimulan la síntesis de ARN (Evans y Varner, 1971; Russell y MacMillan, 1984). Así al variar el ARN mensajero, posibilitan o reprimen la síntesis de determinadas fracciones, determinando un cambio en las proteínas y enzimas de la célula (Figura 2). Esta teoría sostiene que las fitohormonas no cambian el código genético, es decir, la estructura del ADN, pues no aparecen mutaciones en los organismos tratados (Rojas y Ramírez, *op.*

cit.).

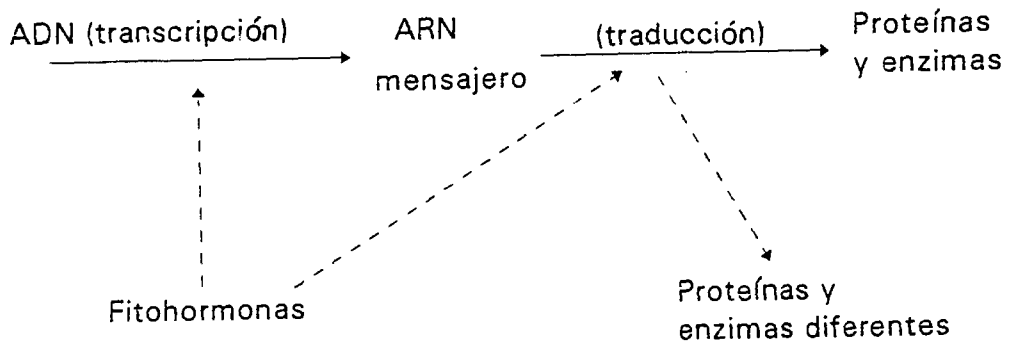


Figura 2. Acción fundamental de las hormonas. Las fitohormonas actúan sobre el mensaje genético y determinan la formación de otros tipos de proteínas o enzimas (Tomado de Rojas y Ramírez, 1993).

III. HIPÓTESIS

El pitayo (*Stenocereus queretaroensis* Weber Buxbaum) es una planta que presenta crecimiento lento, lo cual se ha asociado con niveles bajos de N, Fe, Mn, así como con bajas tasas de actividad fotosintética; sin embargo, existe también la posibilidad de que algunas fitohormonas se encuentren asociadas a dicho fenómeno. De este modo se espera que la aplicación de ácido giberélico (AG₃) en ramas de pitayo estimule el crecimiento primario, a través de su efecto en la elongación celular.

IV. OBJETIVO GENERAL

Evaluar el efecto de la aplicación de ácido giberélico (AG₃) en el crecimiento primario de ramas de pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum).

V. OBJETIVOS PARTICULARES

- 1) Evaluar el efecto del ácido giberélico (AG₃) en el crecimiento primario de ramas de pitayo *in vivo*.
- 2) Evaluar el efecto del ácido giberélico en el crecimiento *in vitro* de segmentos de tejido de parénquima.
- 3) Evaluar el efecto del AG₃ en el crecimiento celular en tejidos de parénquima de ramas de pitayo.

VI. MATERIALES Y MÉTODOS

VI.1 Evaluación del Efecto del AG₃ en Ramas de Pitayo *in vivo*

VI.1.1 Localización y descripción de la zona de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en una zona geográfica de la localidad de Zacoalco de Torres, Jalisco, ubicada a 20° 13' 30'' latitud Norte y 103° 35' longitud Oeste, con una altitud de 1380 m snm, a 60 Km de la ciudad de Guadalajara. Esta zona presenta un clima semiseco con una temperatura media anual de 20.6 °C y una precipitación promedio anual que oscila de 650 a 800 mm, la cual ocurre durante el verano. El tipo de suelo varía de somero a poco profundo (0 a 40 cm) con distintas clases texturales que van del arcilloso, arcillo arenoso, al arcillo limoso, de fertilidad moderada (Huerta, 1995).

VI.1.2 Selección del material biológico

Se seleccionaron aleatoriamente ramas de pitayo silvestre libres de daños visibles, con una edad promedio de siete años en plantas maduras de aproximadamente 100 años de edad, lo cual fue determinado contando el número de "anillos" o marcas de crecimiento que se producen anualmente sobre las superficies de tallos y ramas.

VI.1.3 Establecimiento de los tratamientos

Se utilizó un diseño completamente al azar con cuatro tratamientos incluyendo el testigo (agua destilada) y seis repeticiones. Las concentraciones de AG₃ (Sigma Chemical Co., grado III) empleadas fueron: 10⁻³, 10⁻⁴ y 10⁻⁵M (Salisbury y Ross, *op. cit.*; Ross, 1974). Para llevar a cabo esta investigación se hicieron dos aplicaciones, la primera de ellas el 22 de octubre de 1994 y la segunda el 17 de abril de 1995, es decir, durante y después del período de crecimiento primario de las ramas (Nobel y Pimienta, *op. cit.*; Pimienta et al. *op. cit.*). La forma de aplicación fue inyectando 1 mL de la solución directamente en el tejido de parénquima, en la región subapical de las ramas seleccionadas.

VI.1.4 Medición de crecimiento primario

Se hicieron mediciones de cada una de las ramas tratadas con ayuda de un flexómetro. Dicha evaluación se realizó del ápice de la rama a la parte basal de la "corona" o marca de crecimiento del último año; y se efectuó cada 15 días, del 22 de octubre de 1994 al 8 de julio de 1995.

VI.2 Evaluación del Efecto del AG₃ en el Crecimiento *in vitro* de Cilindros de Tejido de Parénquima

Uno de los experimentos fundamentales en la fisiología hormonal de las plantas es la curva dosis-respuesta (Bradford y Trewavas, *op. cit.*). En el presente trabajo, se obtuvo adaptando

la metodología descrita por Ross (*op. cit.*), y para ello se probó el AG_3 en la extensión de cilindros de tejido de parénquima *in vitro*. Estos se obtuvieron con un sacabocado de 3 mm de diámetro de la región apical de ramas de pitayo de 7 años de edad, a las cuales previamente se les quitaron las espinas y se lavaron con agua y jabón. Los cilindros obtenidos fueron cortados en secciones de 7 mm y colocados en cajas de Petri, en las que se aplicaron las diferentes concentraciones de AG_3 (10^{-11} , 10^{-10} , 10^{-9} , 10^{-8} , 10^{-7} , 10^{-6} , 10^{-5} , 10^{-4} y $10^{-3}M$), y el tratamiento control (agua destilada). Se empleó además, una solución amortiguadora de fosfato de potasio (0.01 M, pH 6.5) con 3% de sacarosa. En las cajas se colocaron 4 mL de cada una de las concentraciones de AG_3 y 4 mL de la solución amortiguadora. Los cilindros fueron expuestos a dichos tratamientos por espacio de 72 h; transcurrido este tiempo, se registró la longitud de cada uno de ellos con la ayuda de un vernier (Figura 3). La solución amortiguadora y la sacarosa se adicionaron para impedir una dilución excesiva del contenido celular (lo cual elevaría el potencial osmótico), además de proporcionar energía suficiente para favorecer el crecimiento (Ross, *op. cit.*; Salisbury y Ross *op. cit.*). El bioensayo se llevó a cabo bajo un flujo fotosintético de fotones promedio de $43 \mu\text{moles m}^2 \text{s}^{-1}$ (registrado con un sensor cuántico LI-COR modelo LI-189) y una temperatura promedio de 28°C . Se hicieron 20 repeticiones por tratamiento.

El presente bioensayo se llevó a cabo en dos etapas. Las concentraciones altas (10^{-6} hasta $10^{-3}M$) se probaron el 21 de febrero de 1995, mientras que las concentraciones bajas (10^{-7} a $10^{-11}M$) y el testigo, se probaron el 17 de mayo del mismo año.

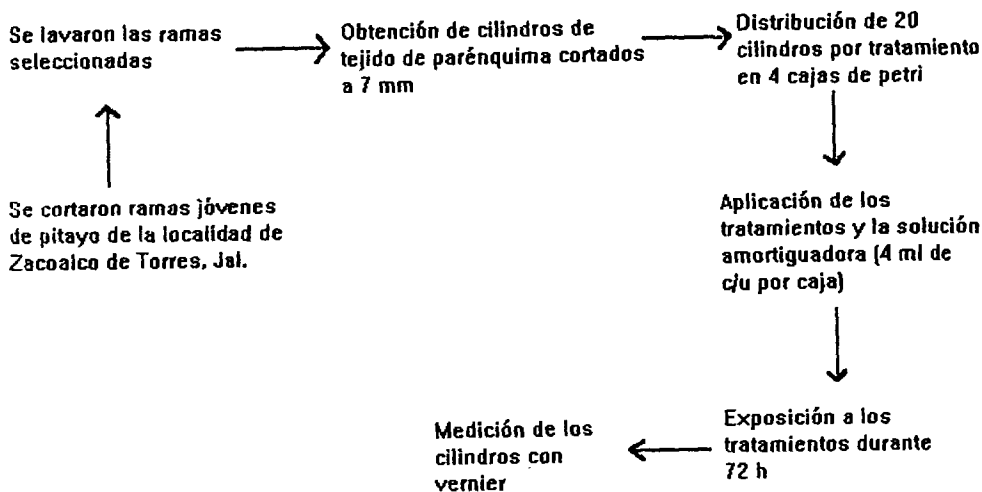


Figura 3. Diagrama de flujo de la metodología empleada para la evaluación del efecto del AG₃ en la extensión *in vitro* de cilindros de tejido de parénquima de pitayo.

VI.3 Evaluación del efecto del AG₃ en el crecimiento celular de tejido de parénquima

Se obtuvieron muestras de tejido subapical de las ramas de pitayo tratadas, las cuales se fijaron en F.A.A. (formaldehído alcohol etílico, ácido acético glacial) y deshidratadas en alcoholes graduados para posteriormente ser infiltradas en xileno e incluidas en parafina. Se hicieron cortes transversales a 10 μm con la ayuda de un microtomo de rotación (American Optical Co.), los cuales fueron colocados en portaobjetos para ser teñidos posteriormente con safranina y verde rápido (Jensen, 1962). Finalmente se montaron en resina sintética (Sigma), para su observación a 40x en un microscopio óptico (Carl Zeiss) con micrómetro ocular y cuantificar así el tamaño celular.

VI.4 Analisis Estadístico

En la metodología de campo y laboratorio se empleó un diseño completamente al azar. Se obtuvieron medias aritméticas con sus respectivos errores estándar, sometiéndolos posteriormente al análisis de varianza.

VII. RESULTADOS

VII.1 Evaluación del Efecto del AG_3 en Ramas de Pitayo *in vivo*

Se observó que la aplicación de AG_3 estimuló claramente el crecimiento primario en ramas de plantas maduras que ya habían cesado su crecimiento vegetativo. La primera aplicación (octubre 22, 1994), coincidió con el período de crecimiento primario de la planta y se observó que con la concentración $10^{-3}M$ de AG_3 , las ramas de pitayo alcanzaron un crecimiento de 12.9 cm, de finales de noviembre hasta mediados de febrero; asimismo, la concentración $10^{-4}M$ estimuló el crecimiento en un 58% (los porcentajes son con respecto a la concentración $10^{-3}M$), mientras que el tratamiento testigo no mostró crecimiento. La segunda aplicación (abril 17, 1995), que coincidió con el final del período de crecimiento de la planta, estimuló un crecimiento de 10.6 cm con la concentración de AG_3 $10^{-3}M$, hasta principios de Julio, mientras que la concentración $10^{-4}M$ estimuló el crecimiento en un 28%. Además, una tercera concentración (AG_3 $10^{-5}M$), que se aplicó también en esta fecha, produjo una menor respuesta ya que sólo estimuló el crecimiento en un 8% (Figura 4). De esta manera, los datos de crecimiento total obtenidos fueron los siguientes: con AG_3 $10^{-3}M$ se obtuvo un crecimiento de 23.48 cm después de dos aplicaciones, la concentración $10^{-4}M$ estimuló un crecimiento total de 10.55 cm (que representa un 44.9%) y finalmente con una sola aplicación la concentración de AG_3 $10^{-5}M$ estimuló un crecimiento de 1.49 cm (representando un 3.8%)

(Figura 4).

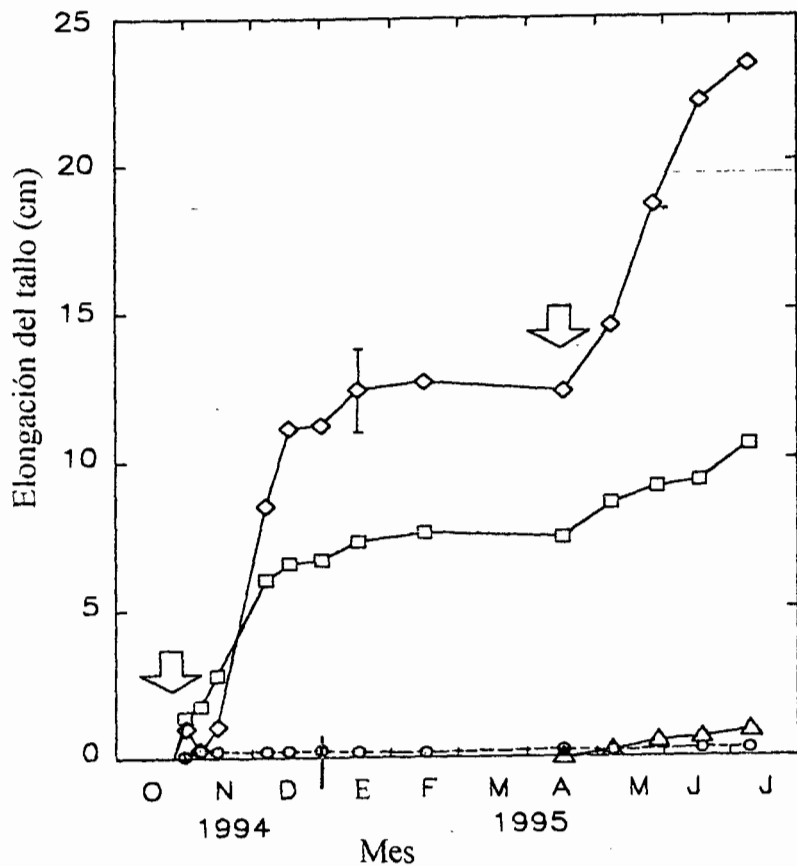


Figura 4. Crecimiento primario de ramas de pitayo de una población silvestre tratadas con diferentes concentraciones de ácido giberélico (AG₃). Testigo (○), 10⁻⁵M (△), 10⁻⁴M (□) y 10⁻³M (◇). Las flechas indican las fechas de aplicación.

VII.2 Evaluación del AG₃ en el Crecimiento *in vitro* de Cilindros de Tejido de Parénquima

La evaluación de la curva dosis-respuesta dió como resultado una curva de distribución normal, que mostró la variabilidad de la sensibilidad del tejido a diferentes dosis de esta hormona. La longitud de los cilindros se incrementó progresivamente a mayor concentración de AG₃, alcanzando la máxima respuesta en crecimiento a una concentración de 10⁻⁷M, para posteriormente decrecer (Figura 5). El tratamiento control estimuló un crecimiento del 19% por encima del tamaño inicial de los cilindros (7 mm), sin embargo las diferentes dosis de AG₃ probadas incrementaron dicha longitud en más de un 20% y en el caso de la concentración de 10⁻⁷M se estimuló un crecimiento del 40%. De esta manera, el análisis de varianza mostró que hubo diferencias altamente significativas entre tratamientos (Cuadro 1 en el apéndice). En este bioensayo los cilindros de tejido mostraron una menor respuesta a las concentraciones mínimas y máximas utilizadas, como ocurrió con 10⁻¹¹M, 10⁻¹⁰M, 10⁻⁴M y 10⁻³M, cuyos valores fueron similares a los que se registraron para el tratamiento control (Figura 5).

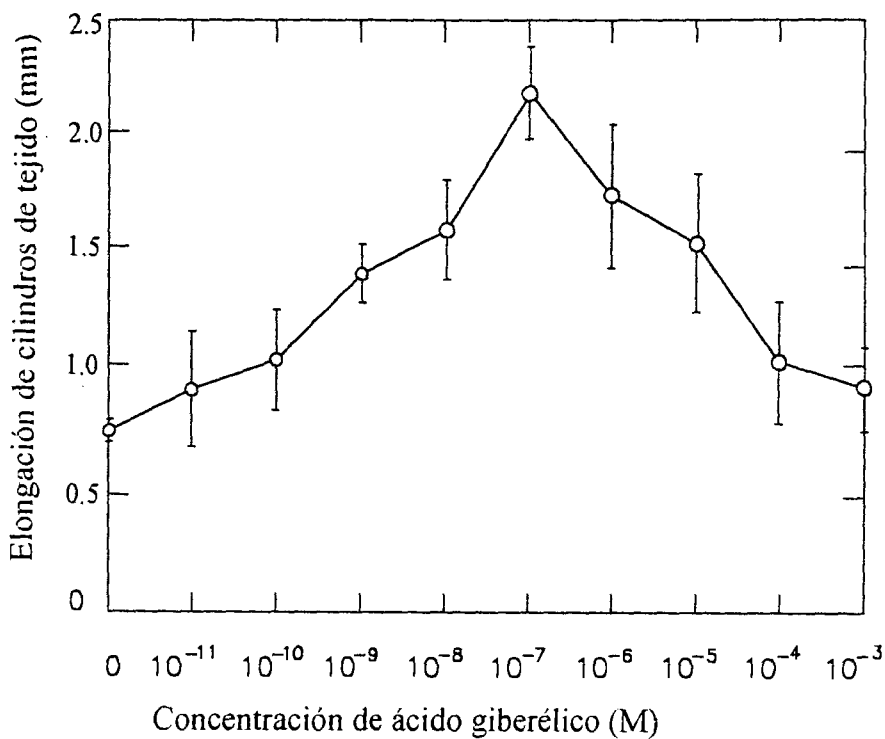


Figura 5. Incremento en longitud de cilindros de tejido de parénquima en respuesta a diferentes concentraciones de ácido giberélico (AG₃).

VII.3 Evaluación del Efecto del AG_3 en el Crecimiento Celular
de Tejido de Parénquima

Las longitudes promedio de las células observadas y sus respectivos errores estándar se muestran en el cuadro 2.

Cuadro 2. Longitudes promedio (μm) de células de la región subapical de ramas de pitayo tratadas con diferentes concentraciones de AG_3 .

Regiones Celulares	Testigo	Concentración AG_3		
		$10^{-3}M$	$10^{-4}M$	$10^{-5}M$
Médula	140.3 \pm 9.7	97.4 \pm 11.3	115.0 \pm 8.1	126.0 \pm 6.9
Corteza	115.9 \pm 4.7	116.9 \pm 7.1	115.9 \pm 5.6	98.4 \pm 8.5
Hipodermis	97.6 \pm 5.6	87.6 \pm 4.6	90.5 \pm 5.9	94.5 \pm 3.8

Excepto para las células de la médula, no se observó una diferencia significativa en el tamaño celular entre tratamientos para cada una de las regiones celulares (ver Cuadros 3, 3a, y 3b en el apéndice).

VIII. DISCUSIÓN

De acuerdo con los resultados mostrados, se encontró que existe sensibilidad del pitayo a la aplicación exógena de AG_3 , mostrando diferencias en la respuesta entre las concentraciones evaluadas.

La concentración de $10^{-3}M$ fue la mejor para estimular el crecimiento de las ramas en plantas intactas ubicadas en Zacoalco de Torres, Jal., seguida por la concentración de $10^{-4}M$, mientras que con la aplicación de AG_3 $10^{-5}M$ se obtuvo una menor respuesta. Estas diferencias observadas son indicativo de que la concentración de la fitohormona es importante en la magnitud de la respuesta (correlación positiva), sin embargo, se debe tener presente que ésta también depende de las variaciones en la sensibilidad a dicho factor entre individuos (la cual podría estar determinada por el número de proteínas receptoras de AG_3), así como del estado de desarrollo de la planta y de la interacción del AG_3 aplicado con las hormonas endógenas, ya que las diferentes fases durante el desarrollo de un individuo se acompañan de cambios tanto en la concentración hormonal, como en la frecuencia o disponibilidad de las proteínas receptoras, así como en su capacidad de amplificar la señal hormonal (Salisbury y Ross, *op. cit.*).

La primera aplicación se realizó durante el período de crecimiento vegetativo de la planta, incrementando notablemente la tasa de crecimiento durante la fase logarítmica, asimismo la

segunda aplicación, que coincidió con la fase de "letargo", también logró estimular el crecimiento de las ramas. Es importante hacer notar que este rompimiento del "letargo" no se logró con la aplicación de agua suplementaria durante la estación seca del año, aún cuando existen condiciones favorables para el crecimiento (Domínguez, *op. cit.*), de este modo, los resultados obtenidos son relevantes, ya que además de lograr incrementar el crecimiento en una planta de lento desarrollo (Pimienta y Nobel, *op. cit.*), también se estimuló el crecimiento durante el período de "letargo". La extensión anual del tallo para *S. queretaroensis* es de $10 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$ para plantas maduras cultivadas (Nobel y Pimienta, *op. cit.*), mientras que en el presente estudio, con la aplicación de AG_3 , 10^{-3}M se logró estimular una extensión de 23.4 cm en plantas maduras silvestres, en un período de 258 días, y en el cual el testigo sólo creció 0.6 cm, es decir, la concentración de AG_3 , 10^{-3}M estimuló el crecimiento 39 veces más que el tratamiento testigo.

Por otro lado, se observó que el tamaño y número de las espinas se modificó como respuesta a la aplicación del AG_3 . Se incrementaron tanto el número de espinas como el grosor y longitud de las mismas; esta modificación morfológica se puede considerar como una reversión a la fase juvenil, como se ha reportado que ocurre en plantas maduras de *Hedera helix* (Rogler y Hackett, citados por Pimienta, 1985).

Las condiciones ambientales pueden influir de manera favorable o desfavorable; entre estas últimas, algunas pueden incluso impedir el desarrollo normal de la planta, llamadas factores limitantes. La ley de los factores limitantes expresa

que el desarrollo de la planta (y por tanto el rendimiento) está siempre limitado por el factor más deficiente (Rojas y Ramírez, op.cit.). De esto podemos deducir que para obtener una respuesta a la aplicación de reguladores de crecimiento es preciso que un limitante del desarrollo sea precisamente la deficiencia o desbalance hormonal, como parece ser el caso de *S. queretaroensis*, pues si la planta presenta carencia de nutrimentos o agua, tendrá que cubrir primero estas limitantes.

Por lo general, el AG₃ estimula la elongación de tallos intactos mucho más que el de secciones escindidas de tallo (Salisbury y Ross, op. cit.), sin embargo, acorde con el ANOVA, en el presente estudio se observó una respuesta altamente significativa al AG₃ en segmentos de tejido de parénquima. Este bioensayo se realizó hacia el final del invierno e inicio de la primavera, cuando el crecimiento vegetativo del pitayo cesa. De acuerdo con los resultados obtenidos, el AG₃ estimula mejor el crecimiento *in vitro* a tres concentraciones: 10⁻⁶M, 10⁻⁷M y 10⁻⁸M, que son dosis menores a las que se encontró respuesta en plantas intactas. Probablemente debido a que al aplicar la hormona directamente en las ramas, se diluyó y difundió por el tallo, y una menor concentración interactuó con los receptores hormonales de ácido giberélico.

La concentración óptima en este bioensayo fue 10⁻⁷M, a la cual se produjo la máxima respuesta en crecimiento. Conforme se incrementó la concentración de AG₃, la respuesta fue disminuyendo gradualmente. Este comportamiento podemos interpretarlo de acuerdo con el modelo de sensibilidad diferencial hormonal. Dado que la sensibilidad puede ser definida como la respuesta inducida

por una concentración (Bradford y Trewavas, *op. cit.*), la curva dosis-respuesta que se obtuvo puede representar la distribución de diferentes sensibilidades al AG₃ de grupos de células dentro de cada uno de los cilindros de tejido. A una concentración baja de AG₃ hubo poco crecimiento, debido probablemente a que sólo respondieron unas cuantas células cuyos valores umbrales bajos se excedieron con dicha concentración, mientras que células con umbrales más altos no alcanzaron a ser estimuladas, y por consiguiente hubo poco crecimiento; de éste modo a la concentración de $10^{-7}M$ se excedieron los valores umbrales de todas las células, obteniendo así la máxima respuesta. De esto, se desprende que mientras más bajo sea un valor umbral para un factor dado, mayor será la sensibilidad hacia él. Si asumimos que la sensibilidad hormonal está determinada por las proteínas receptoras, entonces la variación en la sensibilidad puede ser gobernada simplemente por diferencias en el número de tales receptores por célula (Rodbard, 1973).

En la segunda mitad de la curva, el sistema se "satura" y el crecimiento cesa, tal vez al llegar a la disponibilidad máxima los sitios de reacción o proteínas receptoras, o simplemente porque el AG₃ deja de ser el factor limitante, ya que según la ley de incrementos decrecientes, conforme se incluye un factor esencial para el desarrollo, el rendimiento va aumentando pero la respuesta a cada aplicación del factor va disminuyendo hasta llegar a cero (Rojas y Ramírez, *op. cit.*). Este hecho no indica necesariamente que el factor ya llegó a su óptimo sino que hay ya otro factor limitante.

Sin embargo, el AG₃ de alguna manera se vuelve inhibitorio

o tóxico a concentraciones más altas, ya que se observa que la respuesta no permanece estable sino que empieza a decrecer gradualmente conforme sigue aumentando la concentración. Se han descrito diversos mecanismos reguladores del desarrollo, no obstante en todos ellos juega un papel central el concepto de retroalimentación o retroacción (feed-back), en el cual el organismo debe reaccionar por sí solo para que, en el momento en que la producción de tal o cual sustancia sea indeseable, pueda poner en juego mecanismos que lo lleven a suspender su producción, o incluso a sintetizar moléculas que la destruyan o bloqueen. En el caso de las fitohormonas, las formas conjugadas o ligadas constituyen un mecanismo de control al inactivar la molécula y permitir así la homeostasis o equilibrio orgánico.

Por otra parte, las observaciones al microscopio de los tejidos de las ramas tratadas indican que la promoción del crecimiento por AG₃ en éste experimento, se debió más a la división celular que a la elongación. A nivel macroscópico esto fue bastante evidente dado que el crecimiento de algunas de las ramas tratadas con AG₃ fue hasta 30 veces más que el del testigo, lo que difícilmente podría ocurrir tan solo por la elongación celular, esto se refuerza por el hecho de que las células de la médula, mostraron tamaños celulares promedio decrecientes conforme aumentó la concentración de AG₃; con la concentración 10⁻⁶ M (con la cual se obtuvo la mayor extensión en las ramas) se registró el promedio más bajo dentro de ésta región celular lo que podría indicar que hubo mayor actividad reproductiva en las células. Por otro lado, cabe señalar que esta región celular fue la única que mostró diferencias significativas entre

tratamientos, lo cual sugiere que es la región más sensible al AG₃; sin embargo, cabe señalar que estos resultados pueden ser sólo la base de una investigación posterior más amplia sobre éste tema en específico. De cualquier forma, no hay que descartar la posibilidad de que exista una combinación de ambos procesos, ya que la elongación ocurre, pero en una zona más alejada del ápice (Salisbury y Ross, *op. cit.*).

En algunos estudios se observa que los efectos del AG₃ pueden ser mejor explicados con base en la elongación celular, mientras que en otros la división celular parece ser el principal efecto, esto varía con cada especie vegetal, y nos confirma la idea de que el AG₃ y en general todas las fitohormonas no muestran una especificidad absoluta y por lo tanto tienen más de un sitio de acción primario (Rojas y Ramírez, *op. cit.* Salisbury y Ross, *op. cit.*).

IX. CONCLUSIONES

1. El ácido giberélico logró estimular significativamente el crecimiento primario de ramas en plantas maduras de pitayo silvestre que ya habían dejado de crecer, durante y después de su período de crecimiento vegetativo.

2. Los resultados del bioensayo mostraron que *in vitro*, el AG₃ actúa a concentraciones menores a las que se encontró respuesta en plantas intactas, en las cuales probablemente la hormona se difundió y diluyó al aplicarla directamente en las ramas y por tanto requirieron de una mayor concentración.

3. La observación al microscopio de los tejidos tratados sugiere que el incremento en la división celular más que la elongación celular, es el principal factor involucrado en la promoción de crecimiento del AG₃ en ésta especie, sin embargo, no hay que descartar la posibilidad de que se dé una combinación de ambos procesos.

4. Para obtener respuesta a la aplicación de fitorreguladores es necesario que un limitante del desarrollo sea precisamente la deficiencia o desbalance hormonal, por lo tanto, parece ser que la baja tasa de crecimiento de *S. queretaroensis* se debe en parte, a la poca presencia de AG₃ en sus tejidos, lo que sería una solución fisiológica (respuesta adaptativa) de la planta, al problema de la adecuación al ambiente árido e infértil en que se desarrolla.

X. LITERATURA CITADA

- Adams, P. A., M. J. Montague, M. Tepfer, D. L. Rayle, H. Ikuma, and P. B. Kaufman. 1975. Effect of gibberellic acid on the plasticity and elasticity of avena stems segments. *Plant Physiol.* 56: 757-760
- Akazawa, T., T. Mitsui, and M. Hawashi. 1988. Recent progress in alpha-amylase biosynthesis. in: J. Preiss (ed.). *The Biochemistry of Plants*, Vol. 14, Carbohydrates. Academic Press, San Diego. pp. 465-492.
- Arreola, N.H. 1990. Inventario de las cactáceas de Jalisco y su distribución. *Revista de la Sociedad Mexicana de Cactología* 25: 3-13.
- Bradford, K. J. and A. J. Trewavas. 1994. Sensitivity thresholds and variable time scales in plant hormone action. *Plant Physiol.* 105: 1029-1036.
- Bravo, H. H. 1978. *Las Cactáceas de México*. 2da. Ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Brian, P. W., and H. G. Hemming. 1955. The effect of gibberellic acid of shoot growth of pea seedlings. *Physiol. Plantarum* 8: 660-681
- Burg, S. P. 1968. Ethylene formation in pea seedlings; its relation to the inhibition of bud growth caused by indole-3-acetic acid. *Plant Physiol.* 43: 1069-1074.
- Carlson, R. D. and A. J. Crovetti. 1990. Commercial uses of gibberellins and cytokinins and new areas of applied research. In: Pharis R. P. and S. W. Rood (eds.) *Plant Growth Substances*. Springer-Verlag, Heidelberg. pp. 604-610.
- Chapin, S. F. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.
- Cruz, H.P. 1984. Algunas características del cultivo de la pitaya *Stenocereus* spp. en el estado de Puebla. In: *Memoria del Simposium Sobre Aprovechamiento del Pitayo*. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. pp. 46-62
- Domínguez, T. A. 1995. Efecto del suministro de agua en el desarrollo y el esfuerzo reproductivo de pitayo *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara.
- Evans, W. H. and J. E. Varner. 1971. Hormone-controlled synthesis of endoplasmic reticulum in barley aleurone cells. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 68: 1631-1633.
- Galston, A. W. and P. J. Davies. 1969. Hormonal regulation in higher plants. *Science* 163: 1288-1297.

- Gray, A. R. 1957. Alteration of leaf size and shape and other changes caused by gibberellins in plants. *Amer. Jour. Bot.* 44: 674-682.
- Greulach, V. A. and J. G. Haesloop. 1958. The influence of gibberellic acid on cell division and cell elongation in *Phaseolus vulgaris*. *Amer. Jour. Bot.* 45: 566-570.
- Grime, P. J. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons. New York, N. Y.
- Huerta, M. F. M. 1995. Aspectos ecológicos del pitayo y cardón en la Cuenca de Sayula, Jalisco, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Posgraduados. Montecillos, Edo. de México.
- Jensen, W. A. 1962. *Botanical Histochemistry*. W. H. Freeman and Company. San Francisco. 408 p.
- Jiménez, L.G.M., E. Pimenta B. y A. Muñoz U. 1995. Estudio anatómico del tallo de pitayo (*Stenocereus queretaroensis* Web. Buxbaum). *Revista Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 40: 51-57.
- Kluge, M. and I.P. Ting. 1978. *Crassulacean acid metabolism, analysis of an ecological adaptation*. Berlin. Springer Verlag.
- Lang, A. 1956. Induction of flower formation in biennial *Hyoscyamus* by treatment with gibberellin. *Naturwiss* 43: 284-285.
- Liu, P. B. W. and J. B. Loy. 1976. Action of gibberellic acid on cell proliferation in the subapical shoot meristem of watermelon seedlings. *Amer. Jour. Bot.* 63: 700-704.
- Lona, F. 1956. L'azione dell'ácido gibberellico sull'acrescimento caulinare di talune piante erbacee in condizioni esterne controllate. *Nuovo Gior. Bot. Italiano*. 63(1): 61-67.
- MacLeod, A. M. and A. S. Millar. 1962. Effects of gibberellic acid on barley endosperm. *Jour. Inst. Brewing*. 68: 322-332.
- Martin, G. C. 1983. Commercial uses of gibberellins. In: A. Crozier (ed.). *The Biochemistry and Physiology of Gibberellins*. Praeger, New York. pp. 395-444.
- Mauseth, J. D. 1977. Cytokinin-and gibberellic acid-induced effects on the determination and morphogenesis of leaf primordia in *Opuntia polyacantha* (Cactacea). *Amer. Jour. Bot.* 64(3): 337-346.
- Mitchel, J. E. y C. R. Angel. 1950. Plant-growth-regulating substances obtained from cultures of *Fusarium moniliforme*.

- Mitchell, J. W. D. P. Skags, and W. P. Anderson. 1951. Plant growth-stimulating hormones in immature bean seeds. *Science* 114: 159-161
- Muriel, V. B. and J. C. Crane. 1962. Cell division and enlargement in mesocarp parenchyma of gibberellin-induced parthenocarpic peaches. *Botanical Gazette* 123(4): 243-246.
- Nerd, A., E. Raveh and Y. Mizrahi. 1993. Adaptation of five columnar species to various conditions in the Negev Desert of Israel. *Econ. Bot.* 47: 304-311.
- Nobel, P.S. 1991. Achievable productivities of certain CAM plant: 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.
- Nobel, P.S. and E. Pimienta-Barrios. 1995. Monthly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis*: relationships to environmental conditions, net CO₂ uptake and seasonal variations in sugar content. *Environ. Expt. Bot.* 35: 17-24.
- Pharis, R. P. and C. C. Kuo. 1977. Physiology of gibberellins in conifers. *Canadian Journal of Forest Research* 7: 299-325.
- Phinney, B. O. 1956. Growth response of single gene dwarf mutants in maize to gibberellic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.* 42: 185-189.
- Pimienta, B. E. 1985. Diferenciación floral en especies frutales perenes. *Revista de la Sociedad Mexicana de Fitogenética* 7: 154-179.
- Pimienta, B. E., M. N. Loera-Quezada y L. O. López-Amezcuca. 1993. Estudio anatómico comparativo en colectas del subgénero *Opuntia*. *Agrociencia* 4: 1-18.
- Pimienta, B. E. y M. L. Tomas V. 1993. Caracterización de la variación en el peso y la composición química del fruto en variedades de pitayo (*Stenocereus queretaroensis*). *Revista de la Sociedad Mexicana de Cactología* 38: 82-88.
- Pimienta, B. E. and P. S. Nobel. 1994. Pitaya (*Stenocereus* spp., Cactaceae): an ancient and modern fruit crop of Mexico. *Econ. Bot.* 48(1): 76-83
- Pimienta, B.E., C.Robles M., P.S.Nobel, F.M.Huerta M. y A. Domínguez. 1995. Ecofisiología y productividad de *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum. In: Pimienta-Barrios E., C. Neri-Luna, A. Muñoz-Urias y F. M. Huerta-

- Martínez (comps.). Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Memorias del 6to. Congreso Nacional y 4to. Congreso Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal. México. 176-185 pp.
- Pimienta, B. E. and P. S. Nobel, 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 120(6):1082-1086.
- Pimienta, B. E., G. Hernández V., A. Domínguez T., and P. S. Nobel, (en revisión). Growth and development of the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum in a subtropical semiarid environment. Tree Physiology.
- Piña, L. I. 1977. Pitayas y otras cactáceas afines del estado de Oaxaca. Cactáceas y Suculentas Mexicanas XXII: 3-14.
- Reid, J. B. 1987. The genetic control of growth via hormones. in: P. J. Davies (ed.). Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development. Martinus Nijhoff Publishers, Boston. pp. 318-340.
- Reid, J. B. 1990. Phytohormone mutants in plant research. Journal of Plant Growth Regulation 9: 97-111.
- Rodbard, D. 1973. Theory of hormone-receptor interaction. III. The endocrine target cell as a quantal response unit: a general control mechanism. Adv. Exp. Med. Biol. 36: 342-364.
- Rojas, G. M. y H. Ramírez. 1993. Control Hormonal del Desarrollo de las Plantas. 2da. edición. Ed. Limusa. México.
- Ross, W. C. 1974. Plant Physiology Laboratory Manual. Wadsworth Publishing Company, Inc. Belmont, California.
- Rost, L. T. 1985. Botánica: Introducción a la Biología Vegetal. Ed. Limusa. México.
- Russell, L. J. and J. MacMillan. 1984. Gibberellins. in: Advanced Plant Physiology. Wilkins B. M. (ed.). Longman Scientific & Technical. Longman Group, United Kingdom. pp: 21-47.
- Rzedowski, J. 1983. Vegetación de las zonas áridas y semiáridas de Mexico. In: Recursos naturales de zonas áridas de México. Molina, G. (ed.). Colegio de Posgraduados. Chapingo, Edo. de México. pp 48-55.
- Sachs, R. M., A. Lang; C. F. Bretz; J. Roach. 1960. Shoot histogenesis: subapical meristematic activity in a caulescent plant and the action of gibberellic acid and AMO-1618. Amer. Jour. Bot. 47: 260-266.
- Sachs, R. M. 1965. Stem elongation. Annu. Rev. of Plant

Physiol. 16: 73-96.

- Salcedo, P.E. y H. Arreola N. 1991. El cultivo del pitayo en Techaluta, Jalisco. Revista de la Sociedad Mexicana de Cactología 18:87-95.
- Salisbury, F. B. and C. W. Ross. 1994. Fisiología Vegetal. Cuarta Edición. Ed. Iberoamericana. México.
- Silk, W. K. 1984. Quantitative descriptions of development. Ann. Rev. Plant Physiol. 35: 479-518.
- Sivori, M. E., R. E. Montaldi y H. O. Caso. 1980. Fisiología Vegetal. Editorial Hemisferio Sur S.A. Buenos Aires, Argentina.
- Skene, K. G. M. 1970a. The gibberellins of developing bean seeds. Jour. Exptl. Bot. 21: 236-246.
- Stowe, B. B. and T. Yamaki. 1959. Gibberellins; stimulants of plant growth. Science 129: 807-816.
- Stuart, N. W. and H. M. Cathey. 1961. The applied aspects of gibberellins. Ann. Rev. Plant Physiol. 12: 369-394.
- Tapia, S. A. 1984. Consideraciones prácticas sobre el cultivo de la pitaya. In: Memoria del Simposium Sobre Aprovechamiento del Pitayo. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca.
- Trewavas, A. J. and R. E. Cleland. 1983. Is plant development regulated by changes in the concentration of growth substances or by changes in the sensitivity to growth substances?. Trends Biochem. Sci. 8: 354-357.
- UCAR. 1991. Arid Ecosystem Interaction Workshop on Recommendations of Dryland Research in the Global Changes Research Program. October 25-27, 1989. Boulder, Colorado.
- Vasil, I. K. 1957. Effect of kinetin and gibberellic acid on excised anthers of *Allium cepa*. Science 126: 1294-1295.
- Weaver, J. R. 1990. Reguladores del Crecimiento de las Plantas en la Agricultura. Ed. Trillas. México.
- Wickson, M. y K. V. Thimann. 1958. The antagonism and kinetin in apical dominance. Physiol. Plantarum 11: 62-74.
- Wittwer, S. H. and M. J. Bukovac. 1958. The effects of gibberellin on economic crops. Econ. Bot. 12: 213-255.

APÉNDICE

Cuadro 1. Análisis de varianza de las longitudes promedio de cilindros de tejido de parénquima expuestos a diferentes concentraciones de ácido giberélico.

FUENTE DE VARIACIÓN	GL	SC	CM	F OBSERVADO	F REQUERIDO	
					5%	1%
Tratamientos	9	41.620	4.624	5.374**	1.88	2.41
Error	190	163.475	0.860			
Total	199	205.095				

Coefficiente de Variación C.V=10.36%

Cuadro 3. Análisis de Varianza de las longitudes promedio (μm) de células de la hipodermis de ramas expuestas a diferentes concentraciones de AG₃.

FUENTE DE VARIACIÓN	GL	SC	CM	F OBSERVADO	F REQUERIDO	
					5%	1%
Tratamientos	3	585.9062	195.3020	0.754 n.s	2.84	4.31
Error	36	9318.6250	258.8507			
Total	39	9904.5312				

Coefficiente de Variación C.V=17.38%

Cuadro 3a. Análisis de Varianza de las longitudes promedio (μm) de células de la corteza, de ramas expuestas a diferentes concentraciones de AG_3 .

FUENTE DE VARIACIÓN	GL	SC	CM	F OBSERVADO	F REQUERIDO	
					5%	1%
Tratamientos	3	2405.0312	801.6770	1.784 n.s	2.84	4.31
Error	36	16174.1562	449.2821			
Total	39	18579.1875				

Coefficiente de Variación C.V.=18.95%

Cuadro 3b. Análisis de Varianza de las longitudes promedio (μm) de células de la médula, de ramas expuestas a diferentes concentraciones de AG_3 .

FUENTE DE VARIACIÓN	GL	SC	CM	F OBSERVADO	F REQUERIDO	
					5%	1%
Tratamientos	3	9810.8125	3270.270	3.873*	2.84	4.31
Error	36	30391.875	844.2187			
Total	39	40202.6875				

Coefficiente de Variación C.V.=24.27%