

1996 D

092407039

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

División de Ciencias Biológicas y Ambientales

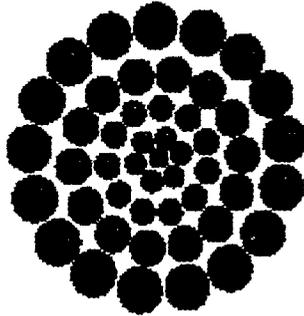


Adaptaciones Reproductivas y Fisiológicas a la Aridez en Cactáceas.

Trabajo Monográfico de Actualización
que para obtener el Título de
Licenciado en Biología

PRESENTA

Erick De la Barrera Montppellier
Zapopan, Jalisco. Mayo de 1997



El presente trabajo se realizó con el apoyo financiero del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología 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* (Webber) Buxbaum)**, Acuerdo 0568P-B9506.



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

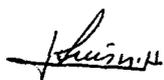
C. ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER
P R E S E N T E.

Manifiestamos a Usted que con esta fecha ha sido aprobado el tema del TRABAJO MONOGRAFICO DE ACTUALIZACION " ADAPTACIONES REPRODUCTIVAS Y FISIOLÓGICAS A LA ARIDEZ EN CACTACEAS " para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director de dicho trabajo al **DR. EULOGIO PIMIENTA BARRIOS.**

A T E N T A M E N T E
" PIENSA Y TRABAJA "
"AÑO HOSPITAL CIVIL DE GUADALAJARA"
Las Agujas, Zapopan, Jal., Abril 29 de 1997


M. EN C. ARTURO OROZCO BAROCIO
PRESIDENTE DEL COMITE DE TITULACION


M. EN C. JOSE LUIS NAVARRETE HEREDIA
SECRETARIO DEL COMITE DE TITULACION

c.c.p. **DR. EULOGIO PIMIENTA BARRIOS.**- Director del Trabajo.
c.c.p El expediente del alumno.

AOB/JLNH/memn*

M.C. Arturo Orozco Barocio
Presidente del Comité de Titulación
de la Lic. en Biología del CUCBA
P R E S E N T E .

Por este conducto, nos permitimos informar a Usted que habiendo revisado el manuscrito del Trabajo de Titulación que realizó el pasante ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER, con código 092407039, y que fue titulado Adaptaciones Reproductivas y Fisiológicas a la Aridez en Cactáceas. Consideramos que el trabajo reúne los requisitos necesarios para ser llevado a impresión, y que pueda realizarse el Examen Profesional respectivo.

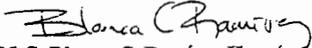
Sin otro particular y agradeciendo su tiempo y atención, comunicamos lo anterior para los fines que haya lugar.

Atentamente

Zapopan, Jal. a 27 de mayo de 1997

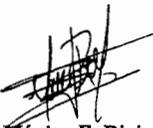


Dr. Eulogio Pimienta Barrios
Director

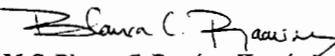


M.C. Blanca C. Ramírez Hernández
Asesora

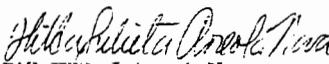
Sinodales



Dra. Mónica E. Riojas López



M.C. Blanca C. Ramírez Hernández



Biól. Hilda J. Arreola Nava

Agradecimientos.

A Briseida, Jorge, Óscar y Andrea.

Al doctor Eulogio Pimienta Barrios porque sus enseñanzas siempre han ido más allá del salón de clases.

A mis sinodales Mónica Riojas, Blanca Ramírez e Hilda Arreola.

A Ceci Neri, Blanca Ramírez, Martín Huerta y Alejandro Muñoz por su *coaching* y compañerismo durante los últimos tres años.

A los profesores que dejaron huellas indelebles en mi córtex, especialmente Mercedes Ibañez, Armando A. Valencia, Chava Santoyo, Sara Luz Urenda, Raúl E. González-Torres, Mónica Riojas, Ángela Saldaña y Eduardo Vázquez-Valls.

Por todos los paros durante la realización de este trabajo (y anteriores) a Sergio, Oscar, Roberto, Enrico, Julia, Paco Cuevas, Alexander, Alejandro Domínguez y a mi *hermanita* Esthér.

A mis compas, los vigentes y los que ya no lo están. La lista resumida: Enrico, Felipe, Carlos (Perú), Vanessa, Rafael, Patrick, Lorena (Churros), Jorge (Schön), Nacho Íguez, Arturo Becerra, Martha, Liz, Pedro, las Anas (especialmente), Natalia, Erica, Mónica y Rocío.

Finalmente, a la nueva Universidad de Guadalajara.

Dedicado a todos los que se topen con este documento en la biblioteca del CUCBA dentro de diez años y lo encuentren útil.

1. Introducción	1
2. Adaptaciones reproductivas	5
2.1. Fenología	5
2.2. Crecimiento reproductivo.	8
2.3. Demografía reproductiva.	12
2.4. Polinización y fecundación.	14
2.5. Conclusiones	15
3. Adaptaciones morfofisiológicas y anatómicas.	19
3.1. Germinación de semillas y establecimiento de plántulas	19
3.2. Adaptaciones morfológicas de los tallos a la aridez.	24
3.3. Adaptaciones anatómicas de los tallos a la aridez.	25
3.4. Eficiencia en el uso del agua.	30
3.5. Adaptaciones morfológicas y anatómicas de la raíz a la aridez.	36
3.6. Asociaciones mutualistas de las cactáceas en los ambientes áridos.	43
3.7. Conclusiones.	45
4. Adaptaciones metabólicas y fotosintéticas.	47
4.1. Metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM).	47
4.2. Metabolismo de carbohidratos.	49
4.3. Conclusiones.	54
5. Conclusiones Generales.	55

1. Introducción.

La familia Cactaceae es una de las más notorias en el paisaje mexicano, ya que, junto con algunos agaves y leguminosas arbóreas, predominan en los ecosistemas áridos y semiáridos, cubriendo una gran parte del territorio nacional.

Este grupo de plantas es originario de América y al parecer su centro de origen y de especiación es la República Mexicana (Bravo-Hollis, 1978). Lo que es innegable es que en nuestro país se encuentra el centro de origen y difusión sobre el aprovechamiento de estas plantas, el cual se ha realizado desde tiempos remotos. Este acervo cultural se ha conservado hasta nuestros días y difundido a regiones tan distantes como Sudáfrica, Israel y Turquía, entre otros países (Pimienta *et al.*, 1995).

El nopal verdura, la tuna, la bisnaga, la pitaya y la pitahaya son ejemplos de especies de cactáceas incluidas en la dieta de muchas poblaciones de nuestro país. Sin embargo, la importancia de las cactáceas trasciende el ámbito de la alimentación permeando la cultura y las costumbres mexicanas a tal grado que algunas especies que se utilizó en los rituales de algunas etnias, como el peyote (*Lophophora williamsii*), aún usado por el pueblo Wirrarika; otro ejemplo es la señal que los peregrinos de Aztlán buscaban para establecer lo que más tarde se convertiría la cultura Azteca, se trataba de una águila posada sobre un nopal devorando a una serpiente, imagen que se conserva en nuestro actual escudo nacional (Figura 1.1).

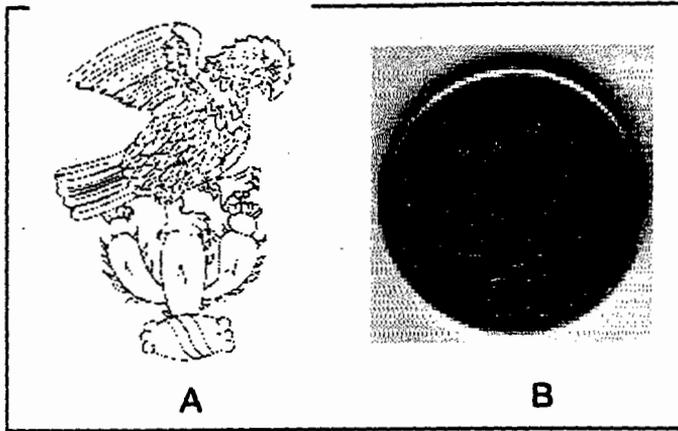


Figura 1.1. A) Escudo de Tenochtitlán; b) Escudo de los Estados Unidos Mexicanos.

El acelerado cambio en el uso del suelo, entre otros factores, está provocando un cambio en el clima del planeta, el cual tiende a ser más árido (Vitousek, 1994). Actualmente las zonas áridas cubren al rededor del 40 % de la superficie de la tierra y son habitadas por una quinta parte de la población mundial (OIES, 1991). Se caracterizan por una extrema variabilidad en la distribución de la precipitación pluvial acompañada por una alta tasa de evaporación. Como consecuencia, las zonas áridas frecuentemente experimentan largos periodos de sequía y no existe agua disponible en el suelo para ser asimilada por la vegetación.

El efecto combinado de la baja precipitación pluvial y las características físicas del suelo, da como resultado potenciales hídricos extremadamente bajos que se prolongan por varios meses (Nobel, 1995). Las sequías prolongadas son una realidad en las regiones áridas del centro-norte y noreste de México, lo cual afecta la economía de los estados que se localizan en estas zonas.

Los ecosistemas semiáridos se caracterizan por una baja productividad de biomasa (50 a 100 g m⁻²) (Fischer y Turner, 1978), fragilidad de los

ecosistemas y lo lento de su recuperación cuando estos son afectados por actividades antropogénicas.

Cuando las sequías son prolongadas y sus efectos son evidentes en la vegetación dominante, sobresalen entre esta vegetación algunas especies perennes suculentas y aún no suculentas que no presentan efectos nocivos de las condiciones que prevalecen durante esta sequía prolongada. Estas especies tienen en común el hecho de poseer tallos suculentos que en la mayoría de los casos presentan actividad fotosintética, en reemplazo de la hoja, que es el órgano fotosintético en la mayoría de la especies vegetales (Nilsen *et al.*, 1990; Nobel, 1995).

En este trabajo se presentan algunas adaptaciones reproductivas, estructurales y fisiológicas que le han permitido a las cactáceas adaptarse a las condiciones limitantes prevalecientes en los ambientes áridos. En estos lugares, el agua es el principal factor ambiental que limita la adaptación y productividad de las especies vegetales. Sin embargo, otros factores ambientales como vientos fuertes y secos cambios bruscos en la temperatura de la noche y el día, deficiencia de nutrimentos minerales en el suelo y la presencia de sales, agudizan el efecto de la falta de agua (Berry *et al.*, 1993). En las plantas superiores han evolucionado diferentes tipos de adaptaciones a la sequía, los cuales pertenecen a cuatro niveles de organización: desarrollo, estructura, fisiológico y metabólico. Al nivel de desarrollo un ejemplo es el comportamiento fenológico (v.g. tiempo de floración), a nivel estructural, se encuentran aspectos morfológicos y anatómicos, en el fisiológico un ejemplo es la eficiencia en el uso del agua y al nivel metabólico, los procesos bioquímicos que contribuyen a la resistencia al estrés de agua, como la biosíntesis de solutos compatibles (glicerol, prolina, etcétera). Los mecanismos más complejos de resistencia a la sequía se encuentran al nivel de desarrollo y requieren de la participación de muchos productos génicos y los más sencillos al nivel bioquímico, ya que

participan un menor número de genes o productos de éstos (Mc Cue y Hanson, 1990).

Esta monografía se centra en los siguientes aspectos: crecimiento reproductivo, fecundación de flores, establecimiento de plántulas, fenología y adaptaciones estructurales y fisiológicas de resistencia a la sequía que se han diferenciado en plantas maduras. Se hace énfasis en algunos géneros de la familia Cactaceae, los cuales representan una pequeña parte del universo constituido por una familia de 122 géneros y cerca de 1,600 especies (Nobel, 1994).

2. Adaptaciones reproductivas.

En este capítulo se discuten algunos aspectos relacionados con la reproducción de las cactáceas como son sus estrategias de polinización y dispersión de semillas.

2.1. Fenología.

El inicio y la duración de fases particulares del desarrollo vegetal varía de año en año, en función del clima. Parte de la sabiduría tradicional de los agricultores se originó en la observación cuidadosa de las relaciones entre los fenómenos climatológicos y el desarrollo de la vegetación; por ejemplo en China ya existía un calendario fenológico hace más de 2000 años (Larcher, 1995). La fenología combina aspectos de botánica aplicada con meteorología. Se basa en el tiempo de inicio y la duración de cambios visibles en el ciclo de vida de las plantas y busca la conexión estadística entre los eventos del clima y las etapas definidas del desarrollo de ciertas especies vegetales.

Los vegetales han desarrollado estrategias adaptativas que les permiten sobreponerse con éxito a los cambios del ambiente, es decir, responden a ellos con cierta plasticidad. En este sentido existen diferencias entre las estrategias de las especies de climas templados (donde el factor de cambio es la temperatura) y las de climas tropicales (donde es necesario responder a una estación seca). Al sincronizar sus funciones de desarrollo con los cambios estacionales del ambiente, las plantas toman ventaja de las condiciones ambientales prevalecientes en un momento dado.

Las plantas se han adaptado para cambios regulares (v.g. día/noche, cambios estacionales) como para cambios inesperados (incendios, derrumbes, inundaciones), con los que han logrado sincronizar sus funciones metabólicas y

reproductivas. De ahí que el estudio de la fenología sea crucial sobre todo en especies que habitan ambientes extremos, con estaciones contrastantes, como son las zonas áridas.

En la Figura 2.1 se comparan las fenofases de especies de diversos ecosistemas. Se puede apreciar cómo las plantas de zonas áridas y de las praderas tienen periodos de crecimiento vegetativos más prolongados. Las de zonas áridas presentan una baja en la actividad durante los periodos de sequía, es decir una especie de ventana metabólica en la que ocurre una latencia por la sequía en ciertas especies (Larcher, 1995).

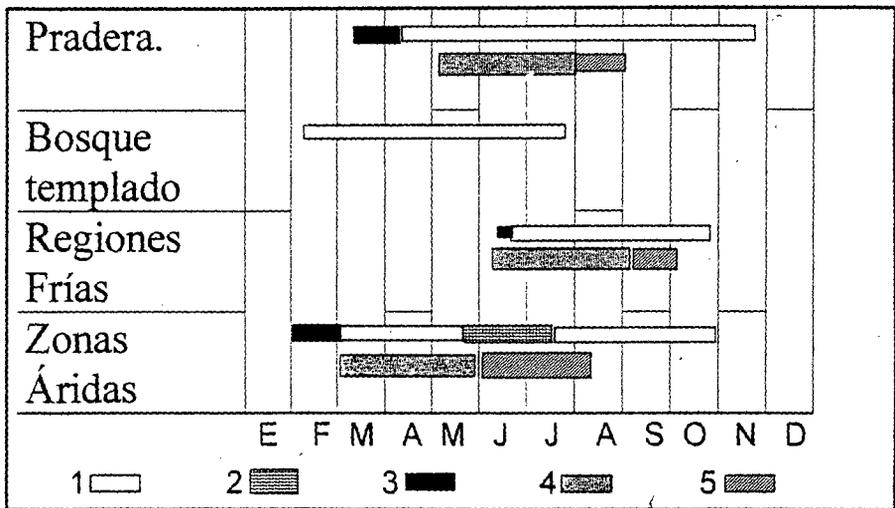


Figura 2.1. Fenogramas de especies provenientes de distintos ecosistemas. Los diagramas se interpretan como sigue: 1 temporada de crecimiento; 2 latencia de sequía; 3 botones florales visibles; 4 floración; 5 maduración de frutos y dispersión de semillas.(Larcher, 1995).

Un comportamiento similar se encuentra en el nopal y pitayo (en este caso se trata de *Opuntia amyclaeae* y *Stenocereus queretaroensis*, respectivamente) como se ilustra en la Figura 2.2. El desarrollo de ambas

especies ocurre en la estación seca del año, sin embargo la sincronización de cada especie con el clima es contrastante. Estas diferencias, que se discuten a continuación, ayudan a explicar la complejidad de las estrategias que estas especies han adoptado para hacer frente a las limitaciones prevalentes en los ecosistemas áridos.

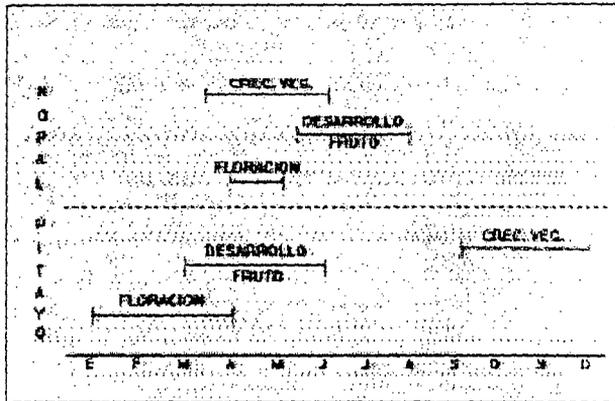


Figura 2.2. Fenogramas de Pitayo y Nopal. Comparación fenológica del crecimiento reproductivo y vegetativo en nopal y pitayo (Pimienta *et al.*, 1995).

Por una parte, *O. amyclaeae* presenta un crecimiento reproductivo traslapado con el crecimiento vegetativo durante la primavera, es decir durante la estación seca del año. En cambio, en el caso de *S. queretaroensis*, las dos fases de desarrollo no se sobrepone ya que el crecimiento reproductivo ocurre desde mediados del invierno hasta finales de la primavera, mientras que el crecimiento vegetativo comienza al final del verano deteniéndose al inicio del invierno.

El desfase del crecimiento en el caso de *Stenocereus* puede considerarse como una estrategia que ayuda a la adaptación a la aridez, ya que se reduce la competencia entre las demandas metabólicas del crecimiento

vegetativo y reproductivo. Esto permite regular la distribución de compuestos fotosintetizados en la planta (Pimienta y Nobel, 1995).

Al posponer su crecimiento hasta el inicio de la primavera, *Stenocereus queretaroensis* evita la competencia por la luz ya que en la temporada de lluvias estas plantas quedan completamente cubiertas por especies herbáceas trepadoras. Por otro lado, la maduración de los frutos se presenta justo antes del inicio de la siguiente temporada de lluvias permite que las semillas alcancen sitios seguros y pronto encuentren suficiente humedad para germinar y establecer las plántulas.

Al disparar su crecimiento durante la estación seca las cactáceas toman ventaja de la baja actividad de otras especies que ocurren en el mismo sitio. De esta manera logran sobreponerse a las desventajas que podría implicar un crecimiento lento.

2.2. Crecimiento Reproductivo.

Algunas cactáceas como *Mammillaria*, *Stenocereus*, *Subpilocereus* y otras cactáceas columnares tienen la capacidad de reproducirse asexualmente generando hijuelos alrededor de la planta madre. Pero sin lugar a dudas la reproducción sexual juega un papel más importante en este grupo de angiospermas debido a dos razones principales. En primer lugar, la recombinación genética aumenta las probabilidades de que la descendencia sea más apta ante un ambiente cambiante. Por otro lado, es más probable que la distribución de la especie aumente al ser dispersadas las semillas por animales como se discute en la Sección 3.1.

Cuando las condiciones de luz (fotoperiodo), temperatura y otros factores como nutrientes del suelo y niveles de fitohormonas, son adecuados comienza el crecimiento vegetativo (Cronquist, 1977). El primer evento es la llamada iniciación floral, la yema floral se desarrolla hasta la antesis (momento en que la flor se abre); si es polinizada se puede desarrollar un fruto.

En la Figura 2.3 se presentan en forma gráfica los principales estadios del desarrollo de la flor y del fruto en *Stenocereus queretaroensis*. El principio de la diferenciación de yemas florales se presenta durante la última semana de enero y la primera semana de marzo. Por su parte, la floración, o apertura de flores, empieza en la primera semana de marzo y termina en la primera semana de mayo. En la primera semana de abril empieza la maduración de frutos y termina al final del mes de mayo, cuando inicia el periodo de lluvias (Lomelí y Pimienta, 1993).

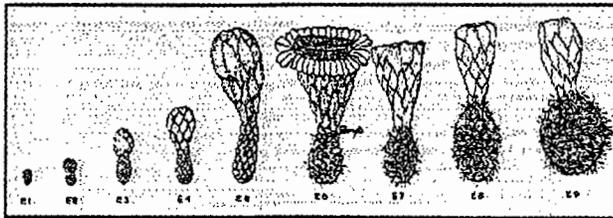


Figura 2.3. Estadios del desarrollo de las flores y frutos de *Stenocereus queretaroensis* desde E1 (botón floral) hasta E9 (fruto maduro) (Lomelí y Pimienta, 1993).

La mayor parte de las yemas florales y frutos del pitayo se presentan en la parte superior de las ramas, llegando hasta un 90 % del total de las flores y frutos que se diferencian en una planta. Más aún, el 67 % de éstos ocurren en los ápices.

En esta especie, el crecimiento reproductivo es asincrónico, ya que en la misma fecha es posible observar diferentes estadios de desarrollo de yemas florales y frutos. Este tipo de crecimiento asincrónico es común en especies silvestres nativas de zonas áridas y se puede considerar como parte de la estrategia reproductiva que responde a un ambiente con restricciones. Esta característica le permite que las plantas evadan con éxito la incidencia de factores adversos, bióticos (plagas, enfermedades) y abióticos (temperaturas bajas, sequía) durante el crecimiento reproductivo. De esta manera, las heladas tardías que comúnmente ocurren durante la diferenciación floral (en la primavera), sólo dañan a las yemas que se encuentran en los estadios iniciales, ya que son las más sensitivas a este estrés ambiental. El resultado es que el pitayo logra asegurar que un mínimo de estructuras lleguen al final del crecimiento reproductivo.

Por otro lado, el lapso comprendido entre la iniciación floral y la antesis es relativamente corto, ya que transcurre en un lapso que varía de 40 a 50 días. Este comportamiento presenta similitud con especies frutales tropicales y subtropicales como naranja, aguacate, mango y nopal (Pimienta, com. pers).

El sombreado y la reducción de la disponibilidad de agua durante la iniciación floral inhibe o reduce este proceso en diversas especies frutales perennes (Rost, 1985). El pitayo carece de follaje y realiza el proceso fotosintético en los tallos, por esta condición el sombreado es menor y no llega a ser un factor limitante para la iniciación floral. De hecho, se ha demostrado que la formación de flores y frutos se presenta con igual intensidad en ramas expuestas y sombreadas de la misma planta (Pimienta com. pers.). Además la iniciación floral se presenta en condiciones extremas de sequía ambiental y edáfica. Esta capacidad de diferenciar flores en un ambiente seco, se puede atribuir en parte a la suculencia de la planta que permite almacenar agua y la habilidad de mantener actividad fotosintética durante periodos secos

manteniéndose así las condiciones fisiológicas adecuadas para el crecimiento reproductivo.

El desarrollo de las flores de *Stenocereus queretaroensis*, desde la iniciación floral hasta la antesis, dura 20 días; durante los primeros tres días se presenta una el crecimiento es logarítmico, después de este periodo las flores se desarrollan con un crecimiento exponencial. El desarrollo de los frutos desde la antesis hasta la maduración varía de 55 a 60 días. Durante los primeros 20 días se observa un crecimiento exponencial de los frutos y durante este tiempo alcanzan el 80 % de su tamaño final; después se reduce la tasa de crecimiento (Figura 2.4). El periodo de crecimiento del fruto del pitayo es de 60 a 70 días, que es corto comparado con el correspondiente a la maduración de la tuna (*Opuntia* spp) (Barbera *et al.*, 1992) y de frutales caducifolios como el durazno cuyo fruto se desarrolla en 120 días (Coombe, 1973) y el aguacate que tarda 180 días en madurar (Lee y Young, 1983).

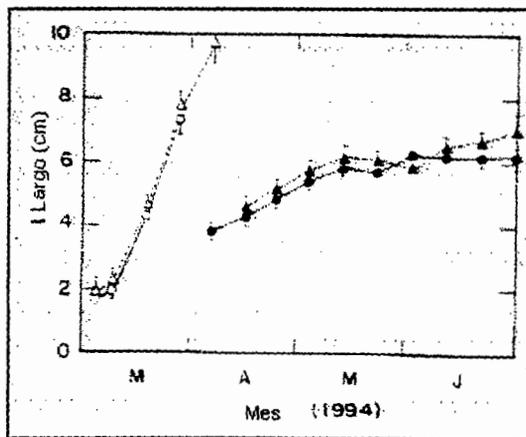


Figura 2.4. Longitud de las yemas florales (receptáculo más perianto: ○,△) y los frutos generados a partir de ellas (●,▲) para *Stenocereus queretaroensis* en condiciones naturales (○,●) y con riego (△,▲). Los datos son la media \pm error estándar (n = 50 flores o frutos).

Los frutos comestibles de algunas cactáceas como *Stenocereus queretaroensis* y *Myrtillocactus geometrizans* maduran al final de la primavera. Mientras que los de otras especies como *Opuntia* sp. y *Stenocereus fricci* concluyen su diferenciación durante el verano. Es de esperar que esta maduración coincida con la época de mayor actividad de los dispersores, en el caso de las especies silvestres.

El fruto maduro de pitayo se descompone fácilmente, por lo que la cosecha se debe llevar a cabo durante las primeras horas de la mañana y la comercialización se debe comenzar inmediatamente, porque su calidad de consumo se mantiene dos días únicamente. Sin embargo, ante esta limitante comercial, la asincronía reproductiva es una valiosa ventaja para el productor, al ser gradual la maduración de los frutos y no simultánea como en otras especies frutales comerciales.

2.3. Demografía Reproductiva.

La demografía de plantas se aboca a la evaluación de la natalidad, mortalidad, migración y comportamiento de las plantas en las distintas etapas de su vida (Blom, 1988). Los objetivos de su estudio son predecir, analizar y describir los cambios en las poblaciones, lo cual les permite alcanzar ciertas tasas de fertilidad (en función de las condiciones ecológicas en que habite el individuo) y cierto patrón de distribución, con esta información es posible establecer el grado de supervivencia de las especies (Sarukhán, 1987 citado por Domínguez, 1995).

Por su parte, el estudio de la demografía reproductiva comprende el destino de las yemas florales; un número de éstas es abortado antes de la antesis, no todas las flores son polinizadas y solamente una parte de las flores polinizadas se desarrollan hasta el estadio de fruto.

En *Stenocereus queretaroensis* la abscisión o caída de flores y frutos es mayor durante el proceso de diferenciación floral (60%) Entre las principales causas de la abscisión de estructuras reproductivas se encuentran los daños por bajas temperaturas ($< 8\text{ }^{\circ}\text{C}$) en las yemas florales que se encuentran en estadios iniciales de la diferenciación, la senescencia de óvulos en flores al momento de la polinización y daños por larvas de escarabajos en el receptáculo de los frutos en desarrollo. Sin embargo, también se registra caída de flores y frutos que no presentan los síntomas de las causas mencionadas, aunque es probable que su abscisión se deba a la competencia por recursos maternos entre flores y frutos, debido a que el crecimiento reproductivo es asincrónico, además que en las plantaciones cultivadas de pitayo no se realizan prácticas de manejo (v.g. fertilización, riego), que incrementen la actividad fotosintética y, por consiguiente, la disponibilidad de recursos maternos para soportar el crecimiento reproductivo (Domínguez, 1995).

En el caso de *Opuntia*, la abscisión de estructuras reproductivas es común en los estadios iniciales del proceso de diferenciación floral y se deben principalmente a la presencia de heladas tardías. Sin embargo, en algunas especies es común un segundo y hasta un tercer rebrote de nuevas yemas florales que reemplazan a las que han sido afectadas por las temperaturas bajas.

Aparentemente el número y tamaño de frutos en una planta son variables inversamente relacionadas. Por ejemplo al cortar frutos maduros de *Stenocereus stellatus* se induce una mayor floración (Castillo, 1984). Esta

característica es aprovechada en el nopal tunero, al cortar algunos frutos de los cladodios de esta especie se consigue un mayor tamaño de los frutos que permanecen en la planta, esta práctica llamada raleo se realiza en países como Estados Unidos, Italia y México (Felker, 1995; Méndez *et al.*, 1995; Inglese, *com. pers.*).

La demografía reproductiva de las cactáceas consideradas en esta sección les permite sobrellevar las fluctuaciones diarias en la temperatura (que pueden ser grandes en zonas áridas) y lograr el establecimiento de frutos a pesar de heladas tardías que puedan ocurrir durante la primavera que es cuando se da la iniciación floral, las estrategias que utilizan son una producción continua de yemas florales o bien la consecución de varios eventos de floración. Además, al abortar yemas florales y flores no polinizadas las plantas probablemente redistribuyan los nutrientes hacia las yemas y flores más exitosas como ocurre al ejecutar la práctica de raleo.

Por su parte, la maduración de frutos que se desarrolla en una época en que la disponibilidad de recursos bióticos es mayor, es decir durante la temporada de lluvia; en estas condiciones es de esperarse una actividad mayor de los dispersores de semillas como podrían ser murciélagos y aves.

2.4. Polinización y Fecundación.

La característica más importante de las flores de cactáceas es el ovario ínfero. El ovario ínfero se considera como distintivo de plantas altamente especializadas. El ovario ínfero o pericarpelo está rodeado por un tejido vegetativo que se conoce como receptáculo, se considera un tallo modificado, ya que su estructura anatómica es similar a la de un cladodio (Pimienta y Engleman, 1985).

Otro aspecto distintivo de los cactos es que las flores son efímeras: se abren y cierran el mismo día, siendo susceptibles de polinizarse durante unas ocho horas; este comportamiento contrasta con el de la mayoría de las plantas cuyas flores permanecen abiertas hasta transformarse en frutos u ocurre la abscisión.

Las flores efímeras son comunes en bosques tropicales secos y, aparentemente, este comportamiento reduce la pérdida de agua. Otra explicación probable se relaciona con el estigma, que es del tipo húmedo; en este tipo de estigmas la receptividad mengua cuando prevalecen temperaturas altas y vientos secos durante la apertura de la flor. Dichas condiciones ambientales son comunes en las regiones áridas, por lo que potencialmente pueden causar la desecación del estigma y por consiguiente restringir la germinación de granos de polen (Rosas y Pimienta, 1986). En algunas especies de *Opuntia* la flor es polinizada poco antes de su apertura, ya que previamente ocurre dehiscencia de las anteras, lo cual puede tratarse de cleistogamia preantesis (Pimienta, 1990).

La antesis nocturna es ilustrada por el comportamiento de algunas especies de cactáceas columnares (*Stenocereus griseus*, *S. queretaroensis* y *Subpilocereus repandus*). El *S. repandus* mantiene sus flores abiertas hasta las 8:30 o 9:00 horas, mientras que las flores del *Stenocereus griseus* se cierran en las primeras horas del día (alrededor de las 6:00 hrs). Esta diferencia en el tiempo de exposición de las estructuras reproductivas de las flores tiene repercusiones directas sobre los polinizadores que visitan cada especie y el establecimiento de los frutos. De esta manera, el 100 % de los frutos que se establecen en *Stenocereus griseus* se deben a polinizadores nocturnos como murciélagos (Quiropteros Filostomidae) y palomillas (Lepidopteros), en cambio hasta el 10 % de los frutos de *Subpilocereus repandus* tiene su origen en la

polinización diurna de abejas y distintas especies de aves (Apodiformes), principalmente colibríes (Gibson y Nobel, 1989; Petit, 1995).

En general, la polinización de cactáceas columnares es más efectiva cuando es realizada por polinizadores nocturnos (principalmente murciélagos nectarívoros), esto se explica en parte por la antesis nocturna de las flores de cactáceas y porque estas flores tienden a ser de colores pálidos como las de los generos *Carnegiea*, *Neobuxbamia*, *Pachycereus*, *Pilosocereus*, *Stenocereus*, *Subpilocereus* y *Weberbauerocereus*; aunque se ha encontrado que los polinizadores nocturnos y diurnos son igualmente efectivos en el caso de *Pachycereus pringlei* y *Stenocereus thurberi*; de manera contrastante la polinización diurna de *Carnegiea gigantea* por palomas de ala blanca es más efectiva (Fleming y Sosa, 1994).

Durante el estadio de yema se pierde una cantidad considerable de agua, así como durante el estadio de fruto (E1 y E9 en Figura 2.3). Alrededor de 44 g de agua son transpirados por cada estructura reproductiva durante los tres meses de duración del desarrollo reproductivo del pitayo; un poco más de la mitad de esta cantidad se pierde durante los siete días de floración, siendo doce veces superior que durante el estadio de yema y 16 veces mayor que en el fruto. La cantidad total de agua que se pierde por transpiración en todas las estructuras reproductivas representa cerca del 4 % del agua absorbida del suelo durante el año. Este requerimiento de agua representa el 6 % del contenido de agua de los tallos al momento de la floración (Nobel, 1988).

Los pétalos de las flores y otras estructuras reproductivas también pierden agua por transpiración. *Ferocactus acanthodes* pierde 8 gramos de agua por cada yema floral. Transcurren aproximadamente 26 días antes de la apertura de la flor. Las flores duran 7 días y tiene una pérdida de agua de 25 g. Los frutos permanecen en la planta 52 días y en total pierden unos 12 g por

fruto. De esta manera, el costo total de agua por estructura floral es de 47 g. Para aproximadamente 12 estructuras florales en el *Ferocactus*, el costo total de agua por la floración es cercano a los 600 g. Esto representa cerca del 4 % de la transpiración anual de las plantas consideradas. Cerca del 6 % del agua que puede ser almacenada en un tallo completamente hidratado es utilizada en estructuras reproductivas. Algunas cactáceas tienen que lograr cierto tamaño antes de ser capaces de cubrir el gasto de agua requerido por la floración (Gibson y Nobel, 1986).

Las flores del saguaro (*Carnegiea gigantea*) son grandes y cada una puede transpirar hasta 11 g de agua en un día de apertura. Sin embargo, la derivación de las fracciones de agua para la reproducción es, de nuevo, relativamente baja comparada con el total que la planta transpira. En contraste, las demandas de agua para la reproducción pueden ser substanciales para algunas cactáceas pequeñas con numerosas y grandes flores (Gibson y Nobel, 1986).

El número de granos de polen que se producen por flores es muy alto. Por ejemplo, *Opuntia robusta* presenta 200,000 en promedio contra 388 óvulos, que contiene un número similar de gametofitos femeninos (Felipe, 1986). La germinación de los granos de polen empieza relativamente rápido y coincide con el cierre de la antera, se desarrollan rápidamente tubos polínicos hacia la base del estilo. La fecundación de los óvulos empieza 48 horas después de la antesis y se prolonga hasta 10 días después de la apertura (Rosas y Pimienta, 1986).

Considerando que la apertura de las flores aumenta la superficie de transpiración de las plantas, la estrategia de antesis nocturna permite que las cactáceas reduzcan la pérdida de agua al abrir las flores cuando la temperatura del aire es menor. Al ser murciélagos nectarívoros los principales polinizadores de los cactus, las plantas invierten relativamente pocos recursos al sintetizar

néctar (rico en carbohidratos) y aumentan las probabilidades de una polinización exitosa ya que los murciélagos pueden visitar un gran número de plantas en una extensión territorial relativamente grande.

2.5. Conclusiones.

Las cactáceas han logrado conjuntar características como su succulencia con la sincronización de su ciclo fenológico para tomar ventaja de los cambios climáticos y la fenología de otras especies vegetales. Por ejemplo, inician su crecimiento vegetativo después de la época de lluvia cuando no tienen que competir por la luz con especies cuyo crecimiento es muy agresivo y cuando la materia orgánica del suelo es máxima debido a la descomposición de las especies anuales.

En pitayo (*S. queretaroensis*) el desarrollo de la flor y del fruto ocurre en un periodo de 60 días siendo más rápido que en otras especies de frutales. Esta adaptación reduce la pérdida de agua por evapotranspiración.

La iniciación floral en cactáceas ocurre durante la primavera, durante este tiempo puede haber heladas tardías o lluvias tempranas que dañen las yemas florales. Al desarrollar estrategias como varios eventos de iniciación floral o una iniciación floral asincrónica, las cactáceas logran sortear con éxito esta impredecibilidad climatológica.

La antesis de un número de cactus es nocturna y sus flores efímeras, lo cual reduce la pérdida de agua por transpiración. La polinización es más efectiva durante la noche y es realizada principalmente por murciélagos nectarívoros (Filostomidae) los cuales pueden visitar un número alto de plantas dispersas durante la misma noche, aumentando así la probabilidad de polinizaciones exitosas.

3. Adaptaciones Morfofisiológicas y Anatómicas.

La principal limitación de las especies nativas de zonas áridas y semiáridas es la escasez de agua. Las estrategias morfofisiológicas que han desarrollado las cactáceas incluyen un rango que va desde la producción de semillas en temporadas óptimas para la germinación y la modificación de sus tallos y raíces, hasta el establecimiento de asociaciones mutualistas con hongos y bacterias.

3.1. Germinación de Semillas y Establecimiento de Plántulas.

La dispersión y germinación de semillas y el establecimiento de plántulas son fases cruciales en el ciclo de vida de las cactáceas y de las plantas en general; sin embargo, han recibido poca atención en estudios de ecofisiología, comparados con estudios análogos en adultos.

En los géneros *Stenocereus* y *Myrtillocactus* el crecimiento reproductivo ocurre cerca del principio del año. Las semillas llegan al suelo antes de empezar el verano. De esta manera, la germinación de las semillas ocurre a los pocos días (Figura 3.1) y el establecimiento de las plántulas ocurre durante el periodo de lluvias y logran almacenar agua durante este periodo. En cambio, en *Opuntia* las semillas llegan al suelo al finalizar la estación húmeda y al inicio de la estación seca. Las semillas no germinan de inmediato y presentan un periodo de letargo que se extiende de siete a ocho meses, disparando su germinación (Pérez, 1993; Pérez y Pimienta, en prensa) al inicio del periodo de lluvias del siguiente año (Figura 3.2). En ambos casos, además de contar con disponibilidad de agua, también la vegetación que se desarrolla asociada genera sitios seguros que protegen a las plantas de las temperaturas altas y a la clorofila de la fotooxidación. Las semillas de *Stenocereus* inician su germinación tres días después de que llegan al suelo y alcanzan el porcentaje de germinación máximo

a los 30 días. Éstas son fotosensibles, lo cual permite que germinen de inmediato; de no hacerlo podrían ser cubiertas por el suelo y aunque germinasen no serían capaces de emerger del suelo debido a su tamaño y al contenido de reservas. En contraste, las semillas de *Opuntia* que inician su germinación siete días después de llegar al suelo y alcanzan el máximo a los 11 meses.

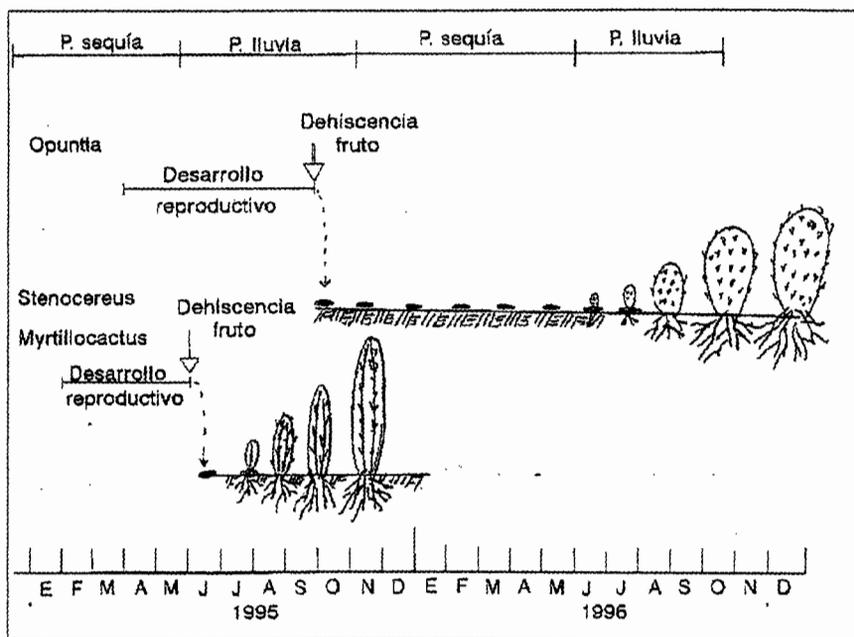


Figura 3.1 Producción de semillas, germinación y desarrollo de *Opuntia*, *Stenocereus* y *Myrtillocactus*. P: periodo. (Pimienta, en revisión).

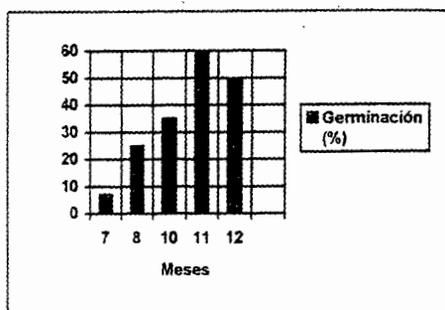


Figura 3.2. Porcentajes de Germinación de *Opuntia ficus-indica*. (Pérez, 1993).

En aquellas especies en que ocurre temprano el crecimiento reproductivo, como el caso del pitayo, las semillas maduran al final de la primavera y llegan al suelo poco antes de empezar el verano. De esta manera, la germinación de las semillas y el establecimiento y desarrollo de las plántulas ocurre en condiciones ambientales favorables. Aparentemente, los factores que regulan la floración y fructificación, en *Stenocereus* contribuyen a que las semillas lleguen al suelo en una época favorable (Primack, 1987).

El tamaño de las semillas de las plantas varía en 10 órdenes de magnitud desde las orquídeas que pesan 0.000002 g hasta las palmas que pueden llegar a pesar 27,000 g (Harper *et al.*, 1970). Las semillas de cactáceas son numerosas y pequeñas y se producen en frutos tipo baya. Su peso es del orden de 10^{-3} g, similar al de especies de praderas inglesas.

Las semillas de *Stenocereus queretaroensis*, tienen atributos que presentan la mayoría de las plantas no domesticadas. Son relativamente pequeñas (2.57×10^{-3} g), ricas en lípidos y su germinación es promovida por la luz e inhibida por la oscuridad (Pimienta y Nobel, 1995). Esta característica de fotosensibilidad permite que las semillas que se encuentran en la superficie tengan mayor probabilidad de germinar, puesto que en caso de ser enterradas no alcanzarían a emerger del suelo antes de que se agoten sus reservas. Por

otra parte, las semillas de especies cultivadas se caracterizan por ser de mayor tamaño que las silvestres, no requieren de luz para germinar y comúnmente almacenan carbohidratos como reservas (Salisbury y Ross, 1992).

En general, las especies que producen semilla pequeñas presentan la tendencia a ocupar hábitats soleados, secos y perturbados (Primack, 1987), estas características ambientales se encuentran al momento en que las semillas de pitayo arriban al suelo en condiciones naturales. El éxito de una semilla depende de que sea dispersada hacia un sitio seguro, que se define como aquella situación que le permite a la semilla germinar y establecer una plántula (Harper, 1977 citado por Leek *et al.*, 1989).

A diferencia de otras especies silvestres, las cactáceas dispersan sus semillas por endozoocoria, es decir, los frutos son devorados por animales (generalmente murciélagos frugívoros y aves) y posteriormente depositados en microhábitats que favorecen su germinación y establecimiento. Existen diversos estudios en los que se advierte un efecto positivo sobre la germinación de las semillas, causado por la digestión de diversos animales (Bodmer, 1991; Bustamante *et al.*, 1992; Chapman *et al.*, 1992; Dinerstein y Wemmer, 1988; Pigozzi, 1992; citados por Fleming y Sosa, 1994).

Al llegar al suelo, una semilla intercambia agua con la atmósfera y para absorber agua suficiente para germinar, la velocidad de absorción vía la interfase suelo-semilla debe ser mayor que la de la semilla-atmósfera. La asimilación/pérdida de agua por las semillas está dada por 1). la resistencia del movimiento del agua a través del sustrato, 2). la resistencia a través de las interfases suelo-semilla o semilla-atmósfera y 3). la resistencia a través de la propia semilla. El segundo factor es afectado por la forma y tamaño de la semilla y la presencia o ausencia de mucílago (polisacárido de reserva). Al hidratarse

las semillas de pitayo y de nopal segregan mucílago lo cual retarda la desecación (Harper *et al*, 1970).

La supervivencia de las plántulas depende de su capacidad para almacenar grandes cantidades de agua durante la primera estación húmeda, para que las plantas puedan sobrevivir la siguiente sequía. Las formas esféricas maximizan el volumen de agua almacenada por unidad de agua transpirada y por lo tanto favorecen la supervivencia del estado de plántula. La tolerancia termal es otro factor importante a considerar en la fase de establecimiento. Ciertos sitios seguros protegen a las plantas del daño causado por las altas y bajas temperaturas. Conforme las plántulas crecen, se extienden hacia el aire que tiene temperatura menos extremas que las adyacentes a la superficie del suelo. De esta manera, la supervivencia de las plántulas, que se desarrollan en ambientes con temperaturas más extremas son menos tolerantes a las altas y bajas temperaturas que las adultas, es mejorado por los microhábitats de protección (Nobel, 1984).

Debido a que las plántulas de las cactáceas son vulnerables a las altas temperaturas cerca de la superficie del suelo, solamente pueden sobrevivir bajo la sombra protectora de otras plantas, referidas como planta nodriza. Se ha observado que las aves son mejores dispersores de semillas hacia este tipo de condiciones que los murciélagos, esto se debe a que las aves utilizan a los árboles como perchas (Fleming y Sosa, 1994). Algunas cactáceas que requieren nodrizas para la supervivencia de plántulas son *Coryphantha pallida*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus histrix*, *Neobuxbaumia tetetzo* y *Opuntia leptocaulis*. Conforme la planta protegida crece más grande compete cada vez más con la planta nodriza que originalmente la protegió. Tal vez el mejor ejemplo de la asociación de una cactácea con una planta nodriza es la asociación entre el saguaro (*Carnegiea gigantea*) y el palo verde (*Cercidium microphyllum*). Las semillas de saguaro germinan en respuesta a las lluvias del

verano y la primera prueba de supervivencia puede ser la sequía subsiguiente. Al interceptar la luz solar, las plantas nodriza pueden reducir la temperatura máxima de las plántulas más de 15 °C. La reducción de las temperaturas máximas durante el verano es tal vez el camino principal que las plantas nodriza realizan para proteger las plántulas, aunque también existen otros tiempos de interacciones. Las temperaturas bajas bajo las sombra de las plantas nodriza reducen la evaporación del agua cerca de la superficie del suelo. Las plantas nodriza pueden extender la distribución de saguaro en regiones al proteger a las plántulas de las temperaturas extremas, tal y como lo hacen las espinas apicales y la pubescencia para cactáceas en forma de barril y las columnares. Las plantas nodriza también ocultan plántulas jóvenes evitando la herbivoría.

3.2. Adaptaciones Morfológicas de los Tallos a la Aridez.

Una modificación importante para enfrentar la aridez, es la reducción en el tamaño de la lámina foliar (hojas) y lo efímero de éstas. En nopal, las hojas se diferencian durante el desarrollo de los cladodios jóvenes y después de 30 a 40 días se desprenden y son reemplazadas por las espinas, que son hojas modificadas esclerificadas. La presencia de hojas pequeñas y efímeras contribuye a reducir la pérdida de agua de las plantas por el proceso de transpiración foliar. En ausencia de hojas permanentes, el proceso fotosintético se realiza en los tallos verdes (Benson, 1963). La fotosíntesis en el tallo es de gran importancia en la ganancia de carbono durante periodos de baja disponibilidad de agua (Nilsen *et al.*, 1989).

La conservación del agua es el corazón de las ventajas ecológicas de las cactáceas. Los tallos de estas plantas almacenan grandes volúmenes de agua en proporción a su área superficial a través de la cual el agua se pierde por

transpiración; esa relación volumen:área alta de las cactáceas es una adaptación crucial a las regiones áridas. El tallo también presenta adaptaciones a la temperatura y radiación solar. El ápice del *Ferocactus acanthodes* tiene una cubierta densa de espinas y pelos que influyen la temperatura de las células en división en el meristemo apical. En adición, las espinas afectan la cantidad de luz que alcanza la superficie del tallo y que es la que se encuentra disponible para la fotosíntesis (Nobel, 1994).

Las espinas influyen en la temperatura superficial debido a que absorben y reflejan la radiación solar de onda corta, afectan el movimiento del aire. Sin embargo, el principal efecto de las espinas es reducir la cantidad de radiación fotosintéticamente activa que alcanza el tallo. Las espinas también moderan los extremos diurnos de temperatura, sin embargo, su función principal es disuadir el daño por herbívoros, en particular de mamíferos (Nobel, 1983).

3.3. Adaptaciones Anatómicas de los Tallos a la Aridez.

Además de las adaptaciones en los órganos, las cactáceas han adaptado sus tejidos para evitar la pérdida de agua (por ejemplo, la densidad de estomas) o para reducir la incidencia de la radiación luminosa en los tejidos mediante cristales de oxalato de calcio.

Los cristales de oxalato de calcio son comunes en diferentes especies de cactáceas, encontrándose distribuidos en el tejido hipodermal y en la corteza (Conde, 1975; Pimienta *et al.*, 1993). Una de las funciones que se ha atribuido a los cristales de oxalato de calcio es la de neutralizar el efecto tóxico en el metabolismo del ácido oxalacético (Franceschi y Horner, 1980). En *Opuntia* su densidad es más alta en la región dorsal de la hipodermis, exactamente abajo de la epidermis (Pimienta *et al.*, 1993), llegando a registrarse densidades que varían de 190 a 450 cristales por mm^2 (Ramírez y Pimienta, 1995) y llegan a

cubrir de un 19 a un 72 % de la superficie bajo la epidermis; en conjunto con la epidermis llegan a reflejar o atenuar del 31 al 48 % de la radiación fotosintéticamente activa que incide en la superficie de la planta (Tabla 3.1). Se supone que estos cristales son refractarios y ayudan a disminuir la absorción excesiva de energía luminosa (Jacobsen, 1960) y afectan el paso de la luz hacia el clorénquima (Gibson y Nobel, 1986). En ambientes áridos extremos estos cristales ayudan a reducir el efecto de las altas temperaturas y de radiación solar, y de esta manera reducir los daños al aparato fotosintético. Sin embargo, observaciones recientes no reportadas han revelado que otras funciones también se le pueden atribuir a estos cristales, como es la de evitar el daño por insectos fitófagos, particularmente insectos chupadores como el caso de la cochinilla del nopal (*Dactylopius coccus*).

Tabla 3.1. (Yepez y Pimienta, com. pers).

VARIACION EN EL GROSOR DE LA CUTICULA Y LA DENSIDAD DE CRISTALES DE OXALATO DE CALCIO EN DIFERENTES ESPECIES CULTIVADAS DE <i>Opuntia</i> , Y EL PORCENTAJE DE ABSORBENCIA DE LUZ				
Especie	Grosor cutícula (μm)	Densidad cristales oxalato de calcio (mm^2)	Area cubierta cristales oxalato de calcio (%)	Absorbencia luz visible (%)
<i>O. robusta</i>	4.4	40.3	38.31	
<i>O. rufida</i>	5.88	32.8	28.47	38.27
<i>O. ficus indica</i>	6.94	29.9	21.23	47.72
<i>O. jaliscana</i>	6.6	33.1	22.2	46.37
<i>O. excelsa</i>	4.14	64.1	72.22	43.59
<i>O. stricta</i>	2.8	37.5	34.86	40.99
<i>O. atropes</i>		79.7	45.83	41.95
<i>O. megalocanta</i>	4.53	27.4	39.19	1.75
<i>O. durangensis</i>		22	19.76	44.38

La presencia de cristales de oxalato de calcio en los tallos es considerada como una adaptación de esta especie a las condiciones adversas bióticas y abióticas que prevalecen en los ecosistemas semiáridos. Kingsbury, citado por Doaigey (1991), reporta que la función principal de estos cristales es proteger a

las plantas del daño causado por el forrajeo de la fauna silvestre, debido a que les causa irritación en la boca.

El volumen relativo de espacio aéreo intercelular en cladodios de *Opuntia ficus-indica* de 16 meses es de apenas el 20 %. Es comparable con el mesófilo de las hojas de diversas especies C3. La impermeabilidad conferida por cantidades mayores de cera epicuticular puede reducir la transpiración proporcionando una mayor tolerancia a la sequía y una alta eficiencia en el uso del agua en los cladodios de esta especie. Además, una capa gruesa de cera también reduce las temperaturas del tejido y por lo tanto la transpiración al incrementar la reflectancia de radiación infrarroja (North *et al.*, 1995). En general, las hojas y órganos fotosintéticos de sombra presentan más aerénquima que las hojas de sol (Sifton, 1957).

La mayoría de las ramas de plantas dicotiledóneas no realizan una fotosíntesis eficiente. Tienen una corteza compacta sin parénquima de empalizada, una epidermis con pocos estomas y su espacio intercelular, necesario para la difusión del dióxido de carbono, es muy pequeño. En consecuencia, parece improbable que las cactáceas se hubieran adaptado a las condiciones áridas por la sola pérdida evolutiva de sus hojas y por un incremento en su capacidad de almacenamiento de agua. Debieron evolucionar algunas características adicionales de los tallos, más adaptadas al intercambio de gas y la fotosíntesis.

Los tallos de especies de la subtribu Cactoideae varían mucho de aquellas de *Pereskia*, al presentar diversas características derivadas que facilitan la asimilación de dióxido de carbono y la fotosíntesis. Todos los tallos de cactoideae tienen altas densidades estomáticas, y muchas tienen una capa esponjosa subhipodermal, que facilita la difusión de los estomas al tejido de

empalizada. El córtex externo de las cactoideae es de empalizada con las células arregladas en filas y rodeadas por espacios intercelulares que permiten la difusión. El espacio intercelular en el córtex de empalizada de las cactoideae varía entre 17 % y 30 % (Sajeva y Mauseth, 1991).

La cutícula tiende a ser más gruesa en cactáceas y agaves que en las especies con hojas. Las cutículas frecuentemente tienen 20 μm o más de grosor. Esta cutícula gruesa ayuda a reducir la cantidad de vapor de agua que se difunde a través de las ramas durante los periodos en los que los estomas se encuentran cerrados, lo cual es un factor primordial que les permite tolerar largos periodos de sequía en regiones áridas y semiáridas (Nobel, 1994).

Tabla 3.2. (Pimienta, com. pers.)

VARIACION EN LA DENSIDAD DE ESTOMAS EN ESPECIES PERENNES QUE SE DESARROLLAN EN DIFERENTES AMBIENTES		
Especie	Número de estomas (mm^2)	Ambiente
<i>Quercus</i> sp.	826	Templado
<i>Hevea brasiliensis</i>	800	Tropical
<i>Carya illinoensis</i>	838	Semiárido
<i>Malus domestica</i>	294	Templado
<i>Pistacia vera</i>	250	Árido
<i>Acacia farnesiana</i>	180	Semiárido
<i>Prosopis</i>	180	Semiárido
<i>Vitis vinifera</i>	125	Semiárido
<i>Simmondsia chinensis</i>	150	Árido
<i>Stenocereus queretaroensis</i>	30	Semiárido
<i>Opuntia</i>	23	Semiárido

La hipodermis está conformada por un tipo de tejido llamado colénquima, que es usado por las plantas como soporte mecánico. Las células vivientes de la hipodermis difiere de las células del parénquima porque presentan pared primaria gruesa y contienen altas concentraciones de pectinas, sustancias que retienen el agua y hemicelulosa. Las pectinas atraen al agua, que llena las paredes y las hacen duras pero flexibles. Debido a que el tallo tiene un cilindro correoso fuerte y un colénquima flexible, se puede expandir y contraer, así como doblarse hacia atrás y adelante sin sufrir daños en las células o la ruptura de la epidermis. De hecho el colénquima puede contraerse marcadamente conforme la planta pierde el agua sin experimentar efectos dañinos mayores. La hipodermis puede ser hasta de 1mm de grueso (más de 10 capas de células). La hipodermis correosa también funciona como un deterrente al alimentarse los animales pequeños especialmente insectos. También la epidermis y la hipodermis contienen cristales que desaniman a los insectos masticadores como chupadores. La hipodermis no es una estructura sólida, ya que de serlo no podría darse el intercambio de gases. En su lugar existen pasajes llamados canales subestomáticos, que se desarrollan entre la epidermis y los tejidos internos de la planta a través de la hipodermis. La hipodermis únicamente se presenta en el tallo y no en las raíces (Gibson y Nobel, 1986).

Aunque las células de empalizada del mesófilo pueden transmitir la luz a la hoja, el 95 % de la luz azul y roja es atenuada en el 20 % superior de una hoja de 0.5 mm de gruesa. Las células localizadas a distintas profundidades en una hoja pueden tener características de forrajeo y fijación de carbono distintas, análogas a las que se diferencian existentes entre hojas de sol y hojas de sombra. El colénquima del nopal es grueso (3-6 mm), lo cual facilita la realización de estudios de distribución de la luz a lo largo del tejido fotosintético. Si las propiedades ópticas del colénquima del nopal fueran similares a las de las hojas, los 0.5 mm exteriores absorberían casi toda la luz que incide representada por la tasa de flujo de fotones fotosintéticos (TFFF). Si una TFFF

alcanzara a penetrar más allá del primer medio milímetro, el tejido fotosintético restante aumentaría el almacenamiento de CO₂ en forma de ácidos orgánicos durante la noche por estas plantas CAM. En realidad la luz azul (400-470 nm) y la roja (670-685 nm) fueron atenuadas en 99 % en los 2 mm exteriores del clorénquima de *Opuntia ficus-indica*. Comparado con el mesófilo de empalizada de las hojas de especies C3, la luz azul y roja alcanza a penetrar más en el clorénquima de las cactáceas. Aunque la TFFF era aparentemente muy baja en una profundidad mayor a 2 mm del clorénquima de *O. ficus-indica*, se encuentra una alta actividad de fijación de CO₂ en esta región, como se hace evidente con la acidificación nocturna del tejido. Se podrían traslocar compuestos de alta energía sintetizados durante el día hacia regiones más profundas del clorénquima, donde cantidades sustanciales de ácidos orgánicos se acumulan en la noche en esta especie CAM (Nobel *et al.*, 1994).

3.4. Eficiencia en el uso del agua.

El agua almacenada en la corteza y en la médula permite a las cactáceas sobrevivir a la sequía y continuar la apertura nocturna de estomas, característica de las plantas CAM, después de que el agua no puede ser extraída por largo tiempo del suelo. Durante la sequía las plantas pueden perder hasta el 50% de su agua almacenada.

Los tallos de las cactáceas son relativamente húmedos, generalmente tienen potenciales hídricos de -0.5 a -0.1 MPa, y aún así estas plantas pueden sobrevivir a sequías prolongadas cuando el potencial de agua puede ser inferior a -0.9 MPa por varios meses. El agua se mueve de tallos relativamente húmedos hacia el suelo seco. Conforme el suelo se seca, se pierde el agua de la epidermis, corteza y peridermo de las raíces, pero las regiones más internas de la raíz, como es la estele permanece hidratada. La pérdida de agua de los tejidos de la corteza disminuye la conductancia de agua fuera de la raíz y de

esta manera previene la pérdida almacenada en el tallo. La deshidratación extraestelar interrumpe el paso de agua del suelo hacia la estele. Las raíces también se contraen y se separan del suelo durante la sequía, y de esta manera es más difícil para el agua moverse de la raíz al suelo. La contracción es solamente un factor secundario, debido a que las raíces deshidratadas tienen un valor bajo de conductancia, aún cuando se colocan directamente en una solución acuosa.

Las pequeñas oscilaciones en la concentración de malato durante la sequía representan al CO₂ reciclado internamente. Específicamente aquel que es liberado durante la respiración que es incorporado en malato a través de la ruta CAM. Aunque no existe intercambio de gases con el ambiente, todas las rutas son usadas y todas las enzimas están presentes. De esta manera las cactáceas están metabólicamente disponibles para iniciar, tan pronto como la sequía es terminada por la lluvia. Durante periodos húmedos el potencial hídrico se eleva arriba de -0.5 MPa y se reduce a -0.1 MPa hacia el final de la sequía. Cuando el potencial hídrico del tallo es menor a -0.1 MPa, los estomas permanecen cerrados (Gibson y Nobel, 1986).

La pérdida de agua por transpiración acompaña inevitablemente a la asimilación de CO₂. En plantas CAM, la apertura estomática y por lo tanto la transpiración ocurren en la noche, reduciendo la tasa de pérdida de agua. Esto lleva a considerar la eficiencia en el uso del agua:

$$\text{Eficiencia en el Uso del Agua} = \frac{\text{Moles netos de CO}_2 \text{ Fijado.}}{\text{Moles de H}_2\text{O Transpirados.}}$$

El costo de agua requerido para la fijación de CO₂ puede ser representado por la asimilación neta del gas en un periodo de 24 horas, dividido

por la cantidad de agua que se transpira durante la fijación. En la Tabla 3.3 se presenta el costo de agua durante la fijación de bióxido de carbono en varias especies vegetales.

Tabla 3.3.

ASIMILACION NETA DE CO ₂ , PERDIDA DE AGUA Y EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA EN PLANTAS C ₃ , C ₄ Y MAC (Nobel, 1994)			
Intercambio de gases en 24 horas(moles metro ⁻² día ⁻¹)			
Especie	Asimilación neta de CO ₂	Pérdida neta de H ₂ O	Eficiencia en el uso del agua (CO ₂ /H ₂ O)
<u>P. silvestres:</u>			
-Agave deserti	0.43	26	0.0165
<u>P. cultivadas:</u>			
C ₃	1.02	1130	0.0009
C ₄	1.26	740	0.0017
<u>-Opuntia</u>			
ficus-indica	1.08	196	0.0055
-Agave mapisaga	1.17	230	0.0051

En el caso de las plantas cultivadas, la asimilación neta de CO₂ en un periodo de 24 h es relativamente similar para especies C₃, C₄ y plantas CAM, variando de 1.02 moles en plantas C₃ hasta 24 % más alto en plantas C₄. Sin embargo, la asimilación de bióxido de carbono es acompañada por una mayor

cantidad de agua transpirada en plantas C3 y C4. Por lo tanto las plantas C3 y C4 presentan una eficiencia mucho menor en el uso del agua que las plantas CAM. En las especies CAM cultivadas, la cantidad de agua transpirada por metro cuadrado es de tres a cinco veces menor que para las plantas C3 y C4 que son las más productivas. La eficiencia en el uso del agua para las dos plantas cultivadas CAM es en promedio 0.0053 lo cual es seis veces mayor que en las plantas C3 y tres veces mayor que en las C4.

La eficiencia en el uso del agua es aproximadamente tres veces mayor para especies CAM nativas que para las plantas CAM cultivadas bajo condiciones de humedad.

Las pérdidas diarias de agua en nopal son menores que para otras especies con una mayor productividad, debido a la menor superficie comparada con plantas C3 y C4, cuya superficie está abierta a la atmósfera. En cambio, las plantas CAM abren sus estomas durante la noche, cuando la temperatura es menor, esto reduce la diferencia en el contenido de vapor de agua entre la planta y el aire circunvecino.

En un periodo de 24 horas, el nopal puede transpirar 11.3 moles de agua (203 g) por cada metro cuadrado de superficie, mientras que una especie representativa de plantas C4 puede perder hasta 30 moles de agua/m² (600 g) y una C3 hasta 56 moles/m² (1000 g) en el mismo periodo (Nobel, 1995).

El ciclo de vida en ambientes con limitaciones en el agua se puede explicar en términos de reserva-pulso. En este modelo un pulso de asimilación de carbono es estimulado por uno de agua. Esto resulta en la producción de una reserva de carbono reducido para mantener a las especies durante el periodo seco y facilitar la respuesta para el suficiente suministro de agua. La mayoría de las clasificaciones de las formas de vida consideran la sincronía entre el

suministro o disponibilidad de agua, el pulso de asimilación y la forma de reserva con la que las plantas sobreviven. Estos tipos de formas de vida se refieren a dos grandes grupos de plantas superiores, denominadas aridopasivas y aridoactivas. Las especies aridopasivas generalmente carecen de tejidos fotosintéticos durante los largos periodos de sequía que separan a los periodos húmedo, mientras que las aridoactivas usualmente mantienen el tejido fotosintético y exhiben, aunque limitada, una actividad fotosintética durante el periodo seco. Las plantas aridopasivas presentan pulsos de asimilación cercanos en fase con el suministro de agua. Este grupo incluye plantas anuales, con semillas como su única forma de reserva, herbáceas perennes con órganos de almacenamiento con rizomas, bulbos sobre o bajo la superficie de la tierra y las denominadas plantas leñosas deciduas perennes. El grupo aridoactivo de plantas comprende especies leñosas siempreverdes, que mantienen todo, o una parte, de su tejido verde durante la estación seca y son xerófitas veruaderas, y especies suculentas, que tienen reservas sustanciales de agua en sus tallos y hojas suculentas y usualmente presentan metabolismo CAM (Fischer y Turner, 1978).

Los poros estomatales de *Opuntia ficus-indica* ocupan solamente el 5% de la superficie de la planta cuando están completamente abiertos, mientras que los estomas de especies C3 y C4 ocupan del 10 al 15 % (Tabla 3.4).

Tabla 3.4.

PORCENTAJE DEL TEJIDO FOTOSINTETICO CUBIERTO POR ESTOMAS Y SU RELACION CON LA TASAS DE TRANSPIRACION EN LOS PRINCIPALES TIPOS DE METABOLISMO FOTOSINTETICO (Nobel, 1995)		
TIPO DE METABOLISMO	SUPERFICE CUBIERTA POR ESTOMAS (%)	TASA DE TRANSPIRACION (g H ₂ O m ⁻² h ⁻¹)
CAM	5	8.0
C-4	10	25.0
C-3	15	40.0

Tabla 3.5. (Pimienta-Barrios *et al.*, 1993)

DENSIDAD PROMEDIO DE ESTOMAS EN ESPECIES SILVESTRES Y CULTIVADAS DE <i>Opuntia</i>			
Nombre común	Densidad estomas (µm ²)	Gosor cuticula (µm)	Profundidad cripta (µm)
<i>Opuntia robusta</i>	38	43	21
<i>O. streptacantha</i>	34	58	42
<i>O. megacantha</i>	24	21	36
<i>O. joconostle</i>	22	10	50
<i>O. ficus-indica</i>	8	24	25

3.5. Adaptaciones Morfológicas y Anatómicas de la Raíz a la Aridez.

→ La relación raíz:tallo puede ser mayor a cinco para arbustos de desiertos fríos (Tabla 3.4). Estos valores altos sugieren un sistema radicular grande con un papel importante en el almacenamiento para esos arbustos, la mayoría de estos arbustos experimentan muerte de la parte aérea durante el invierno y por lo tanto necesitan un suministro de carbohidratos para la rebrotación durante la primavera y el verano. Para arbustos de desiertos calientes, la relación raíz: tallo es de 0.9. La relación raíz:rallo de árboles maduros tiende a ser menor debido a la gran cantidad de tejido leñoso en los troncos; un valor típico es de 0.3. La relación para plantas suculentas del desierto son aún menores, generalmente alrededor de 0.1, como es el caso de *Agave*, *Ferocactus* y *Opuntia ficus-indica*.

→ Debido a que los agaves y las cactáceas son excelentes conservadores de agua y sus tallos pueden almacenar agua, aparentemente no requieren un gran sistema radical. La relación raíz:tallo baja también ayuda a minimizar la pérdida de agua a un suelo seco durante el periodo de sequía. Relaciones bajas de raíz:tallo también tienen implicaciones en la productividad. En particular menos productos elaborados en la fotosíntesis tienen que se empleados de los tallos a las raíces (Nobel, 1994).

Tabla 3.6.

PROPORCIONES REPRESENTATIVAS DE RAIZ:TALLO PARA DIFERENTES PLANTAS PERENNES MADURAS (Nobel, 1994)	
TIPO	PROPORCION RAIZ:TALLO
•ARBUSTOS DE DESIERTOS FRIOS	3.2-7.3
•ARBUSTOS DE DESIERTOS CALIDOS	0.5-1.1
•ARBOLES TROPICALES Y TEMPLADOS	0.3
•AGAVES	0.03-0.015
•CACTACEAS	0.08-0.14

El movimiento a través del sistema suelo-planta se debe a diferencias en el potencial hídrico, cuantificado por las conductividades hidráulicas de varias partes del sistema. Bajo condiciones húmedas, la conductividad hidráulica de la raíz es generalmente más limitante que la del suelo. La conductividad de la raíz varía con la longitud y la edad de ésta. Debido a que el agua fluye tanto radialmente a través de la superficie de la raíz hacia el interior de las raíces y axialmente a través del xilema, la conductividad generalmente se expresa en términos de una componente radial y de otra axial. La conductividad de las raíces de *Ferocactus acanthodes* y *Opuntia ficus-indica* disminuye al secarse el suelo. Las raíces de la mayoría de las especies suculentas de desierto están sujetas a sequías prolongadas, constituyéndose en la principal limitación de su crecimiento. Sequías severas causan la muerte de una gran proporción de la corteza de las raíces y la acumulación de ácido abscísico, el resultado es el desprendimiento de ciertas raíces, que afecta el transporte de iones y agua en

el sistema radicular. Otra respuesta ambiental interesante en ciertos cactus es el rápido rebrote de raíces como respuesta al humedecimiento del suelo.

→ La aplicación de agua induce la formación de nuevas raíces laterales. Éstas tienen una conductividad mayor que las raíces principales, lo cual facilita la absorción de agua durante los periodos húmedos. (Huang y Nobel, 1992).

Las raíces de dos meses de edad de nopales se encogen radialmente 0.4% durante periodos de transpiración máxima en condiciones húmedas. En contraste, ocurren disminuciones reversibles de hasta 20 % del diámetro de las raíces cuando el potencial hídrico baja de -0.1 a -10 MPa en un periodo de 8 días. Los cambios son ligeramente más rápidos a 40 °C que a 10 °C. Con la edad disminuye el rango de disminución del diámetro, desde un 43 % a las 3 semanas hasta un 6 % en raíces de 12 meses (Figura 3.3) (Nobel y Cui, 1992).

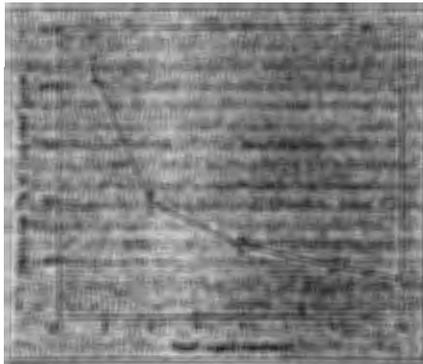


Figura 3.3. Disminución del diámetro de raíces de nopal (*Opuntia* spp) de distintas edades después de 12 días a -10 MPa. Los diámetros iniciales a -0.01 MPa fueron 1.54 ± 0.24 mm a las 3 semanas de edad y de 1.95 ± 0.15 mm a los 12 meses. Se presentan datos de las medias \pm error estándar para raíces a 25 °C. (Nobel y Cui, 1992).

- Una de las respuestas ambientales más interesantes es la inducción de raíces de lluvia cuando se incrementa el potencial hídrico del suelo en la zona radical por la precipitación o por la aplicación artificial de agua. Estas raíces finas se distinguen por presentar células de parénquima con paredes delgadas y espacios intercelulares (Nobel, 1988).

Las raíces de las cactáceas son superficiales y se encuentran de 3 a 15 cm debajo de la superficie del suelo. Las raíces generalmente son finas y se encuentran asociadas a micorrizas, en las cuales la hifa del hongo penetra la corteza de la raíz, justamente abajo de la epidermis, además de extenderse hacia afuera en el suelo. Se ha encontrado que distintas especies de *Glomus* colonizan las raíces de *Ferocactus acanthodes* y otras suculentas (Nobel, 1988).

Bajo condiciones húmedas la conductividad hidráulica de las raíces disminuye con la edad hasta los 30 días, reflejando principalmente la suberización de las células de la endodermis. La conductividad axial se reduce durante la sequía por el embolismo de los vasos del xilema. Las nuevas raíces inducidas por la lluvia tiene mayor conductividad hidráulica que las raíces principales o permanentes, lo cual facilita la absorción de agua durante el periodo húmedo. Con el inicio de la sequía, la abscisión de las raíces, la disminución de la conductividad hidráulica causada por la suberización de la endodermis y el embolismo de los vasos minimiza la pérdida de agua de las plantas hacia el suelo seco (Huang y Nobel, 1992).

Otra consideración importante es la respuesta de la vegetación de zonas áridas a pulsos o episodios de sequía, que llama la atención hacia el problema de prevenir la pérdida letal del agua hacia el suelo. Por ejemplo, los tejidos vivos en las raíces suculentas de agaves pueden tener un potencial hídrico de hasta 0.5 MPa cuando el potencial del suelo en la zona de la raíz, que es poco profunda (generalmente 0.10 m), es de alrededor de 10 MPa. De ahí que la

fuerza que propicia la pérdida del agua de la raíz al suelo (9.5 MPa) sea mucho mayor que la fuerza máxima (0.5 MPa) de asimilación de agua que ocurre cuando el potencial del suelo es cercano a 0.0 MPa después de la lluvia. El hecho de que las raíces no permitan que se fluya el agua hacia un suelo seco sugiere que todo el sistema radicular funciona como válvula rectificadora, sin la cual las plantas se secarían hasta la muerte durante periodos largos de sequía. Cuando una raíz se encuentra en un suelo húmedo, la superficie de la raíz entra en contacto con el suelo. El movimiento del agua, entonces tiende a fluir del suelo hacia el xilema de la raíz. Al secarse el suelo, el potencial del mismo es menor que el del xilema, situación que favorece la pérdida de agua a través de la raíz, en ese momento, la raíz reduce su diámetro para formar un espacio de aire alrededor de la raíz (Nobel, 1994 b)

Las cactáceas pueden tomar cantidades apreciables de agua después de una lluvia. Por ejemplo, *Opuntia puberula* puede desarrollar nuevas raíces pocas horas después de regarlas y la apertura nocturna de estomas se presenta un día después de que la sequía es interrumpida por lluvia importante.

Las relaciones de agua juegan un papel importante en la sobrevivencia de las cactáceas durante el estado de plántula. Para sobrevivir un periodo de sequía, la plántula debe desarrollar suficiente tejido para almacenar agua durante la estación húmeda previa. Las formas esféricas son mejores en términos de economía de agua, debido a que la esfera maximiza el volumen de agua almacenado por unidad de área de transpiración; si embargo, la superficie reducida de una esfera también limita la asimilación de CO₂ y por lo tanto el crecimiento. Entre mayor sea el periodo de crecimiento de *Ferocactus*, aumenta la proporción volumen:superficie. Por lo tanto una plántula más grande tendrá mayores probabilidades de sobrevivir exitosamente a una sequía más prolongada (Gibson y Nobel, 1986).

Una característica importante de las raíces de las cactáceas es que estas son superficiales, ya que la mayoría de las raíces se encuentran en los 30 cm superficiales y el promedio de profundidad para muchas especies es de 10 cm. Lo superficial de la raíz significa que ellas pueden tomar ventaja de lluvias ligeras. De hecho, lluvias de apenas 6 a 7 mm en suelos totalmente secos son suficientes para que ocurra la absorción de agua en las cactáceas (Jordan y Nobel, 1981).

Las raíces de las cactáceas generalmente representan del 7 al 14 % del peso seco la planta. En comparación con las plantas C3 y C4, los bajos pesos secos de las raíces de estas plantas reflejan la alta eficiencia de uso de agua de las plantas MAC, pues menos tejido en la raíz es necesario para la adquisición de agua. La tasa de pérdida de agua por las raíces de las cactáceas podría llegar a ser excesiva si no fuera por cuatro cambios: Primero, las raíces pueden morir y ser removidas durante la sequía, especialmente las raíces laterales más finas. Esto reduce el área de la superficie por el que el agua puede perderse. Segundo, la conductividad hidráulica disminuye. Las raíces de tres meses de edad de *Ferocactus acanthodes* y de *Opuntia ficus-indica* presentan una disminución de 3 a 5 veces menor en conductividad hidráulica después de 30 días de sequía, debido principalmente al desarrollo de lagunas de aire al tiempo que las células de la corteza se colapsan. La misma sequía para raíces de 12 meses de edad en estas especies reduce la conductividad hidráulica de 2 a 3 veces, siendo acompañada por una deshidratación de las capas de peridermo suberizado de la raíz.

La mayoría de la disminución de la conductividad hidráulica en ambos casos es ocasionado por la introducción de aire en el xilema, proceso llamado embolismo, que interrumpe la continuidad de agua y por lo tanto el flujo de agua en el xilema. Después de rehidratar las raíces, el embolismo se revierte y las nuevas raíces pueden desarrollarse restaurando la captación de agua por el

sistema radical. El tercer evento que ayuda a impedir la pérdida de agua a un suelo seco es desarrollo de un espacio lleno de aire entre la raíz y el suelo, que es relativamente un mal conductor (Figura 3.4). En particular, las raíces de 6 semanas de cactus barril y de nopal disminuyen su diámetro de 15 % a 18 % 5 días después de que la conductividad del suelo desciende de -01 MPa hasta -10 MPa. En el caso de nopal este encogimiento de la raíz oscila desde el 43 % en raíces jóvenes de 3 semanas a 6 % en raíces de 12 semanas. Pero el suceso más importante en la prevención de la pérdida de agua en las cactáceas y otras plantas durante una sequía prolongada es la disminución progresiva en la conductividad hidráulica del suelo hacia la planta. Ésta disminuye en un factor de 106 cuando la conductividad de un suelo arenoso desciende de -0.1 a -10 MPa. Esta disminución refleja el más bajo contenido de agua en el suelo y consiguientemente el sendero más tortuoso para el movimiento del agua. Entonces, los factores predominantes que limitan el movimiento de agua durante la sequía es el cambio en la conductividad hidráulica durante los primeros 7 días, el espacio de aire entre la raíz y el suelo durante los siguientes 13 días y la conductividad del suelo y abscisión de raíces más adelante (Nobel, 1995).

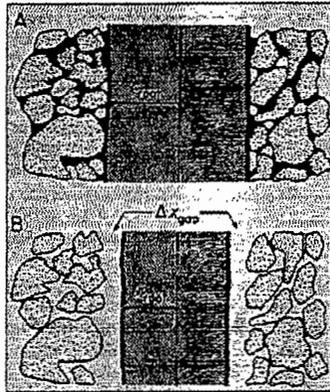


Figura 3.4. A) Modelo de la raíz en un suelo húmedo. La raíz está en contacto con el suelo, lo que permite el flujo del agua en el sistema raíz:suelo. B) Al secarse el suelo se forma un espacio de aire que protege a la raíz de la pérdida de agua (Nobel, 1995).

3.6. Asociaciones Mutualistas de las Cactáceas en los Ambientes Áridos.

Dada la baja cantidad de agua disponible en el suelo de los ecosistemas áridos y semiáridos, las cactáceas han establecido relaciones simbióticas con hongos micorrícicos. Esta asociación le permite a las plantas aumentar su superficie de absorción de agua, así como obtener algunos nutrientes; a cambio, la planta proporciona carbohidratos al hongo.

Las micorrizas vesículo-arbusculares (VAM) aumentan la asimilación de nutrientes tanto en especies nativas como cultivadas. La asimilación de fósforo y algunos micronutrientes tales como el zinc aumentan significativamente, especialmente en aquellas plantas que crecen en suelos con una baja disponibilidad de nutrientes. Además de esto, la infección micorrícica puede incrementar la conductividad hidráulica de la raíz y por ende la asimilación de

agua. Una infección mayor se correlaciona con una conductividad hidráulica en *Citrus aurantium*. Las hifas en las raíces pueden proporcionar un camino de baja resistencia para un flujo radial de agua a través de la corteza, incrementando así la conductividad. La permeabilidad de las membranas al agua también son alteradas por las micorrizas mediante un incremento en el fósforo disponible (Cui y Nobel, 1992).

Se ha observado simbiosis con micorrizas en diversas plantas de desierto. Las VAM pueden mejorar la tolerancia a la sequía aumentando la asimilación de agua en suelos secos. En el Desierto de Sonora, el porcentaje de infección de las raíces de *Ferocactus acanthodes* por hifas del género *Glomus* varió de un 2 a un 11 %, siendo mayor en mayo que en marzo. Esta infección es baja comparada con los resultados de 30 a 70 % de las plantas en especies cultivadas y de 15 a 45 % en otras plantas de zonas áridas. La baja infección en campo puede deberse a la baja disponibilidad de propágulos y el lento crecimiento de las hifas causado por un suelo seco. El incremento de la humedad del suelo por la lluvia durante marzo probablemente incrementó la actividad de las hifas e incrementó la germinación de especies micorrícicas en el suelo, llevando a una mayor infección en Mayo (Gibson y Nobel, 1986).

La morfología de la raíz y su anatomía puede afectar la intensidad de la infección micorrícica. Un bajo porcentaje de infección en *Agave deserti* indica un alto porcentaje de suberización de la epidermis y de la hipodermis.

El contenido de fósforo y zinc en *Agave deserti* y *Ferocactus acanthodes* es significativamente mayor en plantas inoculadas con micorrizas. Las hifas en el suelo pueden incrementar la asimilación de nutrientes al aumentar su absorción y favoreciendo la solubilidad de fósforo en la rizósfera alterando el pH del suelo circundante. Las hifas pueden absorber nutrientes que no son disponibles para las plantas como el fósforo en forma de fosfatos insolubles. La

conductividad hidráulica de la raíz es mayor en las raíces laterales. En bajos niveles de fósforo en el suelo, la infección micorrizica puede incrementar la asimilación de agua entre un 60 y 400 %.

La conductividad hidráulica tiene dos componentes, uno radial y uno axial. El primero suele ser el factor dominante. La infección micorrizica aumenta principalmente la conductividad axial (Cui y Nobel, 1992).

3.7. Conclusiones.

Las adaptaciones morfológicas y anatómicas de las cactáceas a los ambientes áridos, les permiten sobrevivir en un ambiente donde el agua es escasa.

Primero, sincronizan su germinación con la época de lluvias y su forma de dispersión aumenta la probabilidad de que las semillas alcancen sitios seguros en los que se puedan establecer las plántulas. Un establecimiento exitoso dependerá de que la plántula logre acumular una suficiente cantidad de agua durante su primera temporada de lluvias.

La pérdida de las hojas y la presencia de espinas ayudan a que las cactáceas reduzcan su superficie de transpiración y a reducir la incidencia de la luz sobre los tejidos subepidermales. Una cutícula gruesa y estomas hundidos también contribuyen a reducir la pérdida de agua.

En lo que respecta a las raíces, la tolerancia a la sequía se puede atribuir tanto a la planta como al sustrato. Al secarse el suelo se pierden las pequeñas raíces, reduciendo la superficie de contacto raíz-suelo. Por otro lado, las raíces que permanecen adheridas a la planta reducen su diámetro formando un espacio entre el sustrato seco y la raíz. El empaque de aire resultante evita que el agua de la raíz salga hacia el suelo donde el potencial hídrico es menor. De esta manera resulta que la principal protección contra la deshidratación de la planta la proporciona el suelo y no ella (Nobel, 1995).

4. Adaptaciones Metabólicas y Fotosintéticas.

En esta sección se discuten las adaptaciones metabólicas de las cactáceas a los ambientes áridos. Se describe el tipo fotosintético de este grupo de plantas y se trata el metabolismo de carbohidratos, es decir la reserva de energía para las funciones biológicas de la planta.

4.1. Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM).

Muchas plantas suculentas que crecen en ambientes áridos fijan bióxido de carbono en la oscuridad en los ácidos oxalacéticos del metabolismo C4 y después los convierten en ácido málico. Este metabolismo está distribuido en familias como Agavaceae, Bromeliaceae, Crassulaceae, Euphorbiaceae, Liliaceae y Orchidaceae, entre otras, además de presentarse en las cactáceas. Las especies CAM normalmente cierran los estomas durante el día para prevenir la pérdida de agua. Sus estomas se abren durante la noche. El CO₂ entra en las hojas y se combina con PEP (un producto del metabolismo del almidón) para formar ácido en presencia de la enzima PEP carboxilasa, que se encuentra en el citoplasma de las células del tejido fotosintético. El oxalacetato se reduce mediante una deshidrogenasa en ácido málico, que se acumula en las vacuolas (Figura 4.1). Durante el día los estomas se encuentran cerrados, el malato se transporta hacia el citoplasma donde es descarboxilado para producir piruvato y CO₂. El bióxido de carbono liberado entra en los cloroplastos donde es fijado en azúcares por medio del ciclo de Calvin (C3). De esta manera en las plantas CAM los eventos en los que fijan el bióxido de carbono en malato y lo descarboxilan en CO₂ y piruvato están separados en el tiempo, mientras que en las plantas C4 están separados espacialmente ya que la carboxilación de ácidos C4 ocurre en el mesófilo y su descarboxilación en el haz de vaina. Cuando existe una cantidad de agua suficiente las plantas CAM pueden comportarse como plantas C3 (Hall y Rao, 1994).

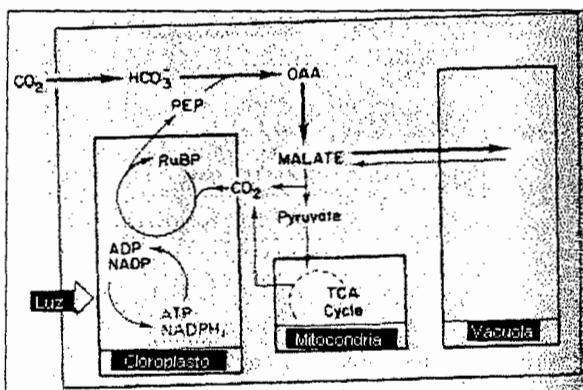


Figura 4.1. Flujo del carbono en las plantas CAM. Las flechas gruesas indican las reacciones que predominan en la oscuridad; las flechas delgadas indican las reacciones que ocurren en la luz. OAA oxalacetato; PEP fosfo-enol piruvato; RuBP ribulosa bifosfato; TCA ácido tricarbólico. (Hall y Rao, 1994).

En la Figura 4.2 se muestran los tres tipos de metabolismo fotosintético y algunas características distintivas de C₃, C₄ y CAM se presentan en la Tabla 4.1.

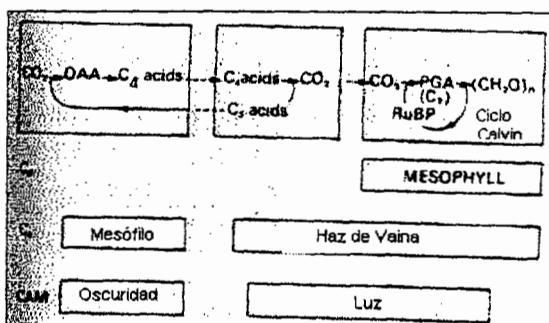


Figura 4.2. Las principales características de la asimilación fotosintética de CO₂ en especies C₃, C₄ y CAM, ilustrando la separación espacial de las dos carboxilaciones en C₄ y la separación temporal en las plantas CAM. (Hall y Rao, 1994).

Tabla 4.1. Características generales de las plantas C3, C4 y CAM.

C3	C4	CAM
Especies templadas como espinaca, trigo, papa, tabaco, betabel, soya, girasol, eucalipto, pino.	Especies tropicales o semi-tropicales como maíz, caña de azúcar, amaranto, sorgo, zacates. Las plantas están adaptadas a ambientes con mucha luz y semiáridos.	Especies de zonas áridas como cactáceas, agaves y plantas suculentas.
Moderadamente productivas. Generan unas 30 toneladas de peso seco por hectárea.	Altamente productivas. La caña puede producir 120 toneladas de peso fresco por hectárea.	Baja productividad.
Un solo tipo de cloroplastos.	Dos tipos de cloroplastos.	Un solo tipo de cloroplastos.
El aceptor inicial de CO ₂ es la ribulosa bifosfato (RuBP), una azúcar de 5 carbonos.	El aceptor inicial de CO ₂ es el fosfoenol piruvato, ácido de 3 carbonos.	El aceptor de CO ₂ en la oscuridad es PEP y en la luz es RuBP.
El producto inicial de la fijación de CO ₂ es el ácido fosfoglicerato de 3 carbonos.	El producto inicial de la fijación del bióxido de carbono es el oxalacetato de 4 carbonos.	Los productos de la fijación del CO ₂ son el oxalacetato en la oscuridad y el fosfoglicerato en la luz.
Ruta única de fijación de CO ₂ .	Dos rutas de fijación de CO ₂ separadas en espacio.	Dos rutas de fijación de CO ₂ separadas en tiempo.
Baja eficiencia en el uso del agua y baja tolerancia a la salinidad.	Alta eficiencia en el uso del agua y alta tolerancia a la salinidad del suelo.	Igual que C4.
Abre los estomas de día.	Abre los estomas de día.	Abre los estomas de noche.

4.3. Metabolismo de carbohidratos.

Se ha encontrado que el almidón funciona como una fuente de carbono para la síntesis del ácido málico mediante el metabolismo CAM. Por otra parte, no se cuentan con evidencias de que el mucilago, a pesar de ser una reserva de carbono, se utilice de la misma manera.

Los carbohidratos solubles disminuyen durante la sequía y aumentan tras la irrigación. Tanto el almidón como el mucílago aumentan ligeramente durante 9 semanas durante el periodo seco y luego disminuyen. Al aplicar agua, tanto los niveles de almidón como de mucílago disminuyen (Sutton, 1981).

Las cactáceas y otras especies CAM muestran fluctuaciones recíprocas entre el contenido de almidón y el de ácido málico durante el día y la noche. El ácido málico, acumulado durante la noche, se sintetiza a partir de bióxido de carbono exógeno que penetra a la planta por los estomas que se abren durante la noche. La enzima PEP que actúa como substrato para la carboxilación durante la noche proviene de la reserva del almidón que fue sintetizado y almacenado la noche anterior. Además del almidón y otros carbohidratos compuestos, las cactáceas presentan abundantes azúcares solubles. Así mismo se encuentra una cantidad abundante de mucopolisacáridos como el mucílago. El mucílago aparece en células especializadas o libre entre los tejidos, frecuentemente constituye 30 % o más de peso seco de los tallos de las cactáceas. Los mucílagos son similares a las pectinas y pueden tener usos comerciales semejantes. Los mucílagos son polisacáridos polieléctricos solubles en agua. La estructura lineal, está compuesta por una cadena de residuos de ácido galacturónico, presentes en la estructura de anillo de la galactofuranosa. Existen cadenas laterales a lo largo de la cadena principal, compuestas de galactosa, rhamnosa, xylosa y arabinosa. Los mucílagos son geles hidrofílicos sin propiedades higroscópicas. Se les ha implicado en las relaciones hídricas de plantas de ambientes áridos como las cactáceas. El mucílago es más abundante en el clorénquima que en el parénquima no fotosintético. La distribución del mucílago es similar a la del almidón (Figura 4.3). Sin embargo, el almidón se encuentra en una concentración molar mayor, sin embargo el peso del mucílago excede al del almidón.

La teoría de las pentosas de la succulencia que atribuye la succulencia al mucílago ha sido descartada. Esta teoría establece que la gran capacidad de almacenamiento de agua de las plantas suculentas se debe al mucílago y esto deriva en la succulencia. El contra-argumento se basa en el hecho de que el mucílago carece de un potencial de matriz significativo para la retención de humedad, la cual no contribuiría significativamente en las relaciones hídricas de las cactáceas.

Se han estudiado las propiedades de retención de agua del mucílago, encontrándose que funciona como un buen capacitor cuando se estima como el cambio en el potencial hídrico con respecto al contenido relativo de agua. Mucílago aislado tiene un contenido de solutos con un potencial osmótico significativo que afecta la liberación de agua. El mucílago apoplástico (v.g. aquel que se encuentra en las paredes de las células y en los espacios intercelulares) actúa como un buen capacitor durante el inicio de la sequía, proporcionándole humedad a los tejidos. La capacitancia relativa se correlaciona con la cantidad de tejido mucilaginoso dándole crédito al postulado de que el mucílago interviene íntimamente en las relaciones hídricas de las cactáceas (Bastide, 1993; Irwing, 1994; Nobel, 1995 b). Así mismo, la presencia del mucílago y de un contenido alto de humedad en durante la época fría, retarda la desecación al formar hielo y proporciona una tolerancia a las bajas temperaturas. (Irwing, 1994).

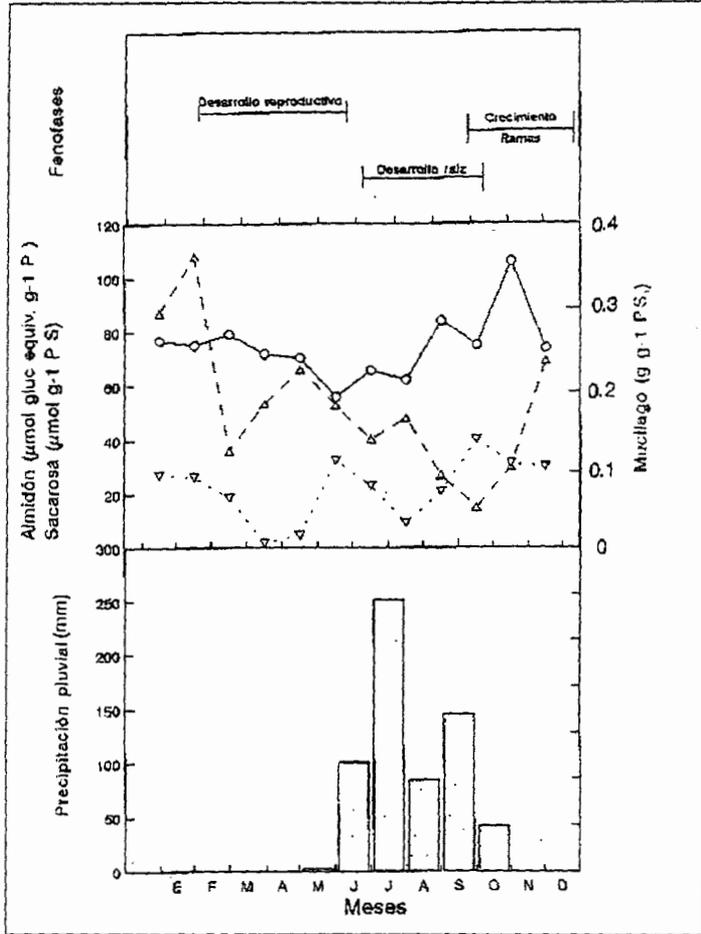


Figura 4.3. Contenido de sacarosa, mucilago y almidón en el tejido de *Stenocereus queretaroensis*, comparado con la disponibilidad de agua y las fases de desarrollo de la planta. (Zañudo y Pimienta, com. pers.).

Debido a que la apertura de los estomas de las plantas CAM ocurre predominantemente durante la noche (cuando las temperaturas de la planta y el aire son bajas y semejantes) la pérdida de agua es menor que la de especies C4 y C3 que abren los estomas durante el día, cuando la temperatura de la planta es mucho mayor que la del aire. La eficiencia en el uso del agua

resultante es de 3 a 7 veces mayor para las cactáceas que para plantas C3 y C4. Ciertas especies de cactáceas son altamente productivas, además de eficientes en el uso del agua, especialmente cuando son regadas (Nobel, 1995 b).

Las especies CAM a menudo crecen lentamente. Por ejemplo *Mammillaria* spp. pueden tener apenas 10 cm de altura a los 50 años de edad. Sin embargo, especies como el nopal pueden crecer más de 120 cm en apenas dos años. Las bases para una productividad alta de plantas CAM se debe al hecho de que cuando se abastecen con agua abundante, pueden fijar cantidades considerables de bióxido de carbono durante el día, especialmente temprano por la mañana y durante las últimas horas de la tarde. De esta manera, aunque las máximas tasas de fijación de CO₂ son más bajas en plantas CAM, éstas pueden fijar el gas en un periodo más largo, en ciclos de 24 horas, en comparación con las plantas C3 y C4. En las plantas CAM, la fotorrespiración es baja, ya que incrementa el nivel de CO₂ cerca de la enzima Rubisco. Las plantas C4 usan un transportador bioquímico intercelular y las CAM realizan una descarboxilación masiva de ácidos orgánicos durante el día, cuando los estomas están cerrados (Nobel, 1995).

Los árboles con bajas tasas de crecimiento son más longevos, que aquellos que crecen rápido, debido al hecho de que sintetizan más compuestos protectores, tales como cortezas gruesas y compuestos químicos que inhiben la degeneración, son menos sensitivos a la baja de nutrientes y generalmente requieren una menor cantidad de nutrientes para mantener un crecimiento óptimo (Loechele, 1988; Robinson, 1991). Las bajas tasas de crecimiento y de fotosíntesis en plantas cultivadas de *Stenocereus queretaroensis*, están asociadas con niveles bajos de nitrógeno, clorofila y algunos micronutrientes (Fe, Mn), aún en suelos aluviales profundos (Nobel y Pimienta-Barrios, 1995). Limitaciones crónicas en el suministro de nutrientes que prevalecen en regiones

donde se desarrollan las poblaciones silvestres de pitayo, pueden imponer limitaciones mayores en la asimilación de carbono como ocurre para otras especies (Mooney *et al.*, 1991).

4.4. Conclusiones.

El metabolismo ácido de las crasuláceas representa una adaptación importante en términos del ahorro de agua como recurso, si se considera que inevitablemente se pierde agua cuando los cloroplastos se abren para intercambiar CO₂ con la atmósfera. Al abrir los estomas durante la noche, cuando la temperatura de la planta es muy similar a la del aire, se reduce la transpiración.

La acumulación de almidón, que ocurre a partir del verano y hasta mediados del invierno en *S. queretaroensis* (Fig. 4.3), está sincronizado con el desarrollo de raíz y el crecimiento de las ramas; aparentemente la energía acumulada se utiliza durante el desarrollo de flores y frutos en la primavera. Por su parte, el contenido se comporta de manera similar, aunque no está clara su participación en el desarrollo de flores o en el crecimiento vegetativo.

5. Conclusiones generales.

Las cactáceas han logrado conjuntar características como su succulencia con la sincronización de su ciclo fenológico para tomar ventaja de los cambios climáticos y la fenología de otras especies vegetales. Por ejemplo, inician su crecimiento vegetativo después de la época de lluvia cuando no tienen que competir por la luz con especies cuyo crecimiento es muy agresivo y cuando la materia orgánica del suelo es máxima debido a la descomposición de las especies anuales.

En pitayo (*S. queretaroensis*) el desarrollo de la flor y del fruto ocurre en un periodo de 60 días siendo más rápido que en otras especies de frutales. Esta adaptación reduce la pérdida de agua por evapotranspiración.

La iniciación floral en cactáceas ocurre durante la primavera, durante este tiempo puede haber heladas tardías o lluvias tempranas que dañen las yemas florales. Al desarrollar estrategias como varios eventos de iniciación floral o una iniciación floral asincrónica, las cactáceas logran sortear con éxito esta impredecibilidad climatológica.

La antesis de un número de cactus es nocturna y sus flores efímeras, lo cual reduce la pérdida de agua por transpiración. La polinización es más efectiva durante la noche y es realizada principalmente por murciélagos nectarívoros (Filostomidae) los cuales pueden visitar un número alto de plantas dispersas durante la misma noche, aumentando así la probabilidad de polinizaciones exitosas.

Las adaptaciones morfológicas y anatómicas de las cactáceas a los ambientes áridos, les permiten sobrevivir en un ambiente donde el agua es escasa.

Primero, sincronizan su germinación con la época de lluvias y su forma de dispersión aumenta la probabilidad de que las semillas alcancen sitios seguros en los que se puedan establecer las plántulas. Un establecimiento exitoso dependerá de que la plántula logre acumular una suficiente cantidad de agua durante su primera temporada de lluvias.

La pérdida de las hojas y la presencia de espinas ayudan a que las cactáceas reduzcan su superficie de transpiración y a reducir la incidencia de la luz sobre los tejidos subepidermales. Una cutícula gruesa y estomas hundidos también contribuyen a reducir la pérdida de agua.

En lo que respecta a las raíces, la tolerancia a la sequía se puede atribuir tanto a la planta como al sustrato. Al secarse el suelo se pierden las pequeñas raíces, reduciendo la superficie de contacto raíz-suelo. Por otro lado, las raíces que permanecen adheridas a la planta reducen su diámetro formando un espacio entre el sustrato seco y la raíz. El empaque de aire resultante evita que el agua de la raíz salga hacia el suelo donde el potencial hídrico es menor. De esta manera resulta que la principal protección contra la deshidratación de la planta la proporciona el suelo y no ella (Nobel, 1995).

El metabolismo ácido de las crasuláceas representa una adaptación importante en términos del ahorro de agua como recurso, si se considera que inevitablemente se pierde agua cuando los cloroplastos se abren para intercambiar CO_2 con la atmósfera. Al abrir los estomas durante la noche, cuando la temperatura de la planta es muy similar a la del aire, se reduce la transpiración.

La acumulación de almidón, que ocurre a partir del verano y hasta mediados del invierno en *S. queretaroensis* (Fig. 4.3), está sincronizado con el desarrollo de raíz y el crecimiento de las ramas; aparentemente la energía

acumulada se utiliza durante el desarrollo de flores y frutos en la primavera. Por su parte, el contenido se comporta de manera similar, aunque no está clara su participación en el desarrollo de flores o en el crecimiento vegetativo.

En la tabla 5.1 se sintetizan las adaptaciones de las cactáceas a la aridez en los distintos órganos de la planta.

Tabla 5.1 a. (Pimienta, com. pers).

ADAPTACIONES REPRODUCTIVAS A LA ARIDEZ EN CACTACEAS		
Organo	Cambio adaptativo	Importancia
Flor	Flores efímeras	Reduce la desecación del estigma durante la germinación de los granos de polen.
	Crecimiento reproductivo asincrónico	Reduce los efectos negativos de factores bióticos y abióticos adversos durante el desarrollo reproductivo.
	Rápido crecimiento reproductivo	Reduce la pérdida de agua por estructuras reproductivas.
Fruto	Semillas apomícticas.	

Tabla 5.1 b. (Pimienta, com. pers).

ADAPTACIONES ESTRUCTURALES Y FISIOLÓGICAS A LA ARIDEZ EN CACTACEAS		
Organo	Cambio adaptativo	Importancia
Tallo	Tallo fotosintético	Adaptación que prolonga la ganancia de carbono durante periodos prolongados de sequía.
	Metabolismo CAM	Mayor eficiencia en el uso del agua.
	Cutícula gruesa Densidad baja de estomas Criptas estomáticas	Disminución de la transpiración.
	Cristales de oxalato de calcio, en la hipodermis	Reflexión y disminución en la absorción de energía luminosa
	Espacios intercelulares en el colénquima	Menor resistencia a la difusión intercelular de CO ₂
	Células mucilaginosas Parénquima medular Colénquima hipodermal	Almacenar agua y energía Tolerancia al frío

Tabla 5.1. c (Pimienta, com. pers).

ADAPTACIONES ESTRUCTURALES Y FISIOLÓGICAS A LA ARIDEZ
EN CACTACEAS

Organo	Cambio adaptativo	Importancia
Hoja	Reducción en el tamaño de lámina foliar.	Reducción de la superficie de transpiración
	Hojas efímeras (30-40 días)	
	Reemplazo de hojas por espinas.	Aumento grosor capa frontera Absorción de energía luminosa de onda corta. Moderar extremos de temperatura.

Tabla 5.1 d. (Pimienta, com. pers).

ADAPTACIONES ESTRUCTURALES Y FISIOLÓGICAS A LA ARIDEZ EN CACTACEAS		
ORGANO	CAMBIO ADAPTATIVO	IMPORTANCIA
Raíz	Raíces superficiales (0-20cm)	Mayor eficiencia en el aprovechamiento del agua de lluvia
	Corteza con aerénquima, que ayuda a la contracción de	Reduce la pérdida de agua de la raíz, en sequías prolongadas
	Raíces de lluvias, asociadas con micorrizas VAM	Incrementar la conductividad hidráulica de las raíces(Lp), permeabilidad de las membranas y la absorción de agua y minerales

6. Literatura Consultada.

1. Introducción.

- Bravo-Holis, H. 1978. Las cactáceas de México. Volúmen I. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Fischer, A.R., N.C. Turner, 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29: 277-317.
- McCue K.F. y A.D. Hanson. 1990. *Trends in Biotechnology* 8: 358-362.
- Nilsen E.T., M.R. Sharifi, P.W. Rundel, I.N. Forseth y J.R. Ehleringer, 1990. *Oecologia* 82: 299-303.
- Nobel, P.S. 1994. Remarkable agaves and cacti. Oxford University Press. New York.
- Nobel, P.S. 1995. Avances recientes en la ecofisiología de *Opuntia ficus-indica* y otras cactáceas. Memorias del 6to Congreso Nacional y 4to Congreso Internacional Sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal.
- Nobel, P.S. 1995. Environmental Biology. En: Barbera, G., P. Inglese y E. Pimienta-Barrios. Agroecology cultivation and uses of cactus pear. FAO Plant Production and Protection Paper No. 132. Roma.
- OIES (Office for Interdisciplinary Earth Studies). 1991. Arid Ecosystems Interactions. OIES. Boulder.
- Pimienta-Barrios, E., C. Neri-Luna, A. Muñoz-Urias, F.M. Huerta-Martínez, compiladores. Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Memorias del 6to. Congreso Nacional y 4to. Internacional. Universidad de Guadalajara. Guadalajara.
- Vitousek, P.M. 1994. Beyond global warming: Ecology and global change. *Ecology* 75(7): 1861-1876.

2. Adaptaciones Reproductivas.

- Barbera, G., F. Carimi y P. Inglese. 1992. Physical, morphological and chemical changes during fruit development and ripening in three cultivars of prickly pear, *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller. J. Hort. Sci. 67:307-312.
- Blom, C, W, P, M. 1988. The realist model of plant demography. Act Botanical Neerl. 37(4): 421-438.
- Castillo, C.M. 1987. Caracterización de la producción y comercialización del nopal (*Opuntia spp*) tunero en el altiplano potosino-zacatecano y estados circunvecinos. Tesis Profesional. Universidad Autónoma de San Luis Potosí.
- Coombe, B.G. 1976. The development of fleshy fruits. Annu. Rev. Plant Physiol. 27:507-528.
- Cronquist, A. 1977. Introducción a la Botánica. CECSA. México, D.F.
- Domínguez-De la Torre, A. 1995. Efecto del suministro de agua en el desarrollo y esfuerzo reproductivo de pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Webber) Buxbaum). Tesis de Licenciatura. División de Ciencias Biológicas y Ambientales. Universidad de Guadalajara. Guadalajara.
- Felipe, C.R. 1986. La selección natural de los sistemas de cruzamiento en *Opuntia robusta*. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Posgraduados. Chapingo.
- Felker, P.E. 1995. A review of cactus pear development in United States. En: Pimienta-Barrios, E., C. Neri-Luna, A. Muñoz-Urias, F.M. Huerta-Martínez, compiladores. Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Memorias del 5to. Congreso Nacional y 4to. Internacional. Universidad de Guadalajara. Guadalajara.
- Fleming T.H. y V.J. Sosa, 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. Journal of Mammalogy 75(4):845-851.
- Gibson, A.C. y P.S. Nobel. 1986. The cactus primer. Harvard University Press. Cambridge
- Larcher, W. 1995. Physiological Plant Ecology, 3rd ed. Springer Verlag. Berlin.

- Lee, S.K. y R.E. Young. 1983. Growth measurements as an indication of avocado maturity. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 108:395-397.
- Lomelí, E. y E. Pimienta. 1993. Demografía Reproductiva del Pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Web) Buxbaum). Revista Cactáceas y Suculentas Mexicanas 38:13-19.
- Méndez, G.S. de J., F. Osorio y A. Soto E. 1995. Influencia de algunas prácticas de manejo del nopal sobre la producción de tuna en Pinos, Zacatecas. En: Pimienta-Barrios, E., C. Neri-Luna, A. Muñoz-Urías, F.M. Huerta-Martínez, compiladores. Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Memorias del 6to. Congreso Nacional y 4to. Internacional. Universidad de Guadalajara. Guadalajara.
- Nobel P.S. 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University Press.
- Petit, S. 1995. The Pollinators of Two Species of Columnar Cacti on Curazao, Netherland Antilles. Biotropica 27 (4): 538-541
- Pimienta B.E. 1990. El nopal tunero. Universidad de Guadalajara. Guadalajara.
- Pimienta B.E. y E.M. Engleman. 1985. Desarrollo de la pulpa y proporción en volumen de los componentes del lóculo maduro en tuna (*Opuntia ficus-indica* (L) Miller). Agrociencia 62:51-56.
- Pimienta B.E. y P.S. Nobel. 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. Journal of the American Society for Horticultural Science 120:1082-1086.
- Rosas, C.M.P. y E. Pimienta B. 1986. Polinización y fase progámica en nopal (*Opuntia ficus-indica* (L) Miller) tunero. Fitotecnia, 164-176.
- Rost T.L., M.G. Barbour, R.M. Thornton, T.E. Weier, C.R. Stocking. 1985. Botánica, Introducción a la Biología Vegetal. Limusa. México, D.F.

3. Adaptaciones Morfofisiológicas y Anatómicas.

- Benson, L. 1963. The cacti of Arizona, Tucson. The University of Arizona Press. Tucson.
- Conde, F.L. 1975. Anatomical comparison of five species of *Opuntia* (Cactaceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 425-473.
- Cui, M. y P.S. Nobel. 1992. Nutrient status, water uptake and gas exchange for three desert succulents infected with micorrhizal fungi. New Phytl. 122: 643-649.
- Doaigey, R.A.. 1991. Occurrence, type and location of calcium oxalate crystals in leaves and stems of 16 species of poisonous plants. American Journal of Botany 78 (12): 1608-1616.
- Fischer, A.R., N.C. Tumer, 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. Ann. Rev. Plant Physiol. 29: 277-317.
- Fleming T.H. y V.J. Sosa, 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. Journal of Mammalogy 75(4):845-851.
- Franceschi, R.V., H.T. Horner, 1980. Calcium oxalate crystals in plants. Bot. Rev. 46 (4): 361-467
- Gibson, A.C. y P.S. Nobel. 1986. The cactus primer. Harvard University Press. Cambridge
- Harper, J.L., P.H. Lovell y K.G. Moore. 1970. The Shapes and Sizes of Seeds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1:327-356.
- Huang, B. y P.S. Nobel. 1992. Hydraulic conductivity and anatomy for lateral roots of *Agave deserti* during root growth and drought induced abscision. Journal of Experimental Botany 43 (256): 1441-1449.
- Jacobsen, H. 1960. A handbook of succulent plants. London Blandford Press. New York.
- Jordan, P.W. y P.S. Nobel. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. Ecology 62:901-906.

- Leek, M.A., V.T. Parker y R.L. Simpson. 1989. Ecology of Soil Seed Banks. Academic Press Inc.
- Nilsen, E.T., F.C. Meinzer y P.W. Rundel. 1989. Stem photosynthesis in *Psoralea argophylla* (smoke tree) in the Sonoran Desert of California. *Oecologia* 79:193-197
- Nobel P.S. 1983. Spine influence on PAR interception, stem temperature, and nocturnal acid accumulation by cacti. *Plant, Cell and Environment* 6: 153-159.
- Nobel P.S. 1984. Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert succulents. *Oecologia* 62:310-317.
- Nobel P.S. 1988. Environmental biology of agaves and cacti Cambridge University Press. London.
- Nobel P.S., J.L. Andrade, N. Wang y G.B. North. 1994. *Journal of Experimental Botany* 45(281): 1801-1807.
- Nobel, P.S. 1994. Remarkable agaves and cacti. Oxford University Press. New York.
- Nobel, P.S. 1994. Root-soil responses to water pulses in dry environments. En: Caldwell, M.M. y R.W. Pearcy. Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Academic Press. San Diego.
- Nobel, P.S. 1995. Avances recientes en la ecofisiología de *Opuntia ficus-indica* y otras cactáceas. Memorias del 6to Congreso Nacional y 4to Congreso Internacional Sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Universidad de Guadalajara. Zapopan.
- Nobel, P.S. y M. Cui. 1992. Shrinkage of attached roots of *Opuntia ficus-indica* in response to lowered water potentials - predicted consequences for water uptake of loss to soil. *Annals of Botany* 70: 485-491.
- North, G.N., T. Lin Moore y P.S. Nobel: 1995. Cladode development for *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae) under current and doubled CO₂ concentrations. *American Journal of Botany* 82(2): 159-166.

- Pérez, 1991. S.E. Aspectos Taxonómicos y etnobotánicos del pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Web) Buxb) en el Municipio de Techaluta, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara.
- Pérez, R.C. y E. Pimienta B. 1995. Viabilidad de semillas y poliembrionía en morfoespecies cultivadas y silvestres de *Opuntia*. Agrociencia (en prensa).
- Pimienta B.E. y P.S. Nobel. 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 120:1082-1086.
- Pimienta B.E., M.M. Loera Q. Y L.O. López A.. 1983. Estudio anatómico compartivo en colectas del subgénero *Opuntia*. *Agrociencia. Serie Fitociencia* 4(3):7-21.
- Primack, B.R. 1987. *Ann Rev. Ecol. Syst.* 18:409-430.
- Ramírez A.J.P. y E. Pimienta. 1995. Efecto del grado de aridez en la anatomía de cladodios de morfoespecies de nopal (*Opuntia* spp). *Avances Recientes en la ecofisiología de Opuntia ficus-indica y otras cactáceas. Memorias del 6to Congreso Nacional y 4to Internacional Sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal.* Guadalajara.
- Sajeva, M., J.D. Mauseth, 1991. Leaf-like structure in the photosynthetic, succulent stems of cacti. *Annals of Botany*, 68: 405-411.
- Salisbury, B.F. y C.W. Ross. 1992. *Plant Physiology*. 4th ed. Wadsworth. Belmont.
- Sifton, H.B. 1957. Air-space tissue in plants. *Botanical Review* 11: 108-143.

4. Adaptaciones Metabólicas y Fotosintéticas.

- Hall, D.O, K.K. Rao. 1994. *Photosynthesis. Studies in Biology Series.* Cambridge University Press. Cambridge.
- Irwing, P.T. 1994. Carbohydrate metabolism in cacti: gums and mucilage. En: Felker, E.P. (Edit) *Proceedings 5th Annual Texas Prickly Pear Council.*

- Loechle, C. 1988. Tree life history strategies. The role of defenses. *Canadian Journal of Forest Research*. 18: 209-227.
- Mooney, H.A., W.E. Winner y E.J. Pell. 1991. *Response of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press. San Diego.
- Nobel, P.S. 1995. Avances recientes en la ecofisiología de *Opuntia ficus-indica* y otras cactáceas. Memorias del 6to Congreso Nacional y 4to Congreso Internacional Sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal.
- Nobel, P.S. 1995. Environmental Biology. En: Barbera, G., P. Inglese y E. Pimienta-Barrios. *Agroecology cultivation and uses of cactus pear*. FAO Plant Production and Protection Paper No. 132. Roma.
- Nobel, P.S., M. Cui y A. Israel. 1994. Light, chlorophyll, carboxylase activity and CO₂ fixation at various depth in the chlorénchyma of *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller under current and elevated CO₂. *New Phytol* 128: 315-322.
- Pimienta B.E. y P.S. Nobel. 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 120:1082-1086.
- Robinson, D. 1991. Strategies for optimising growth in response to nutrient supply. En: Porter, JR. Y D.W. Lawlor (eds). *Plant Growth Interactions with Nutrition and Environment*. Society for Experimental Biology, Seminar Series 43:177-205. Cambridge University Press. Cambridge.
- Sutton, G.B. 1981. Carbohydrate metabolism of cactus in a desert environment. *Plant Physiology* 68: 784-787.