

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

**CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS
BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS**

**POSGRADO INTERINSTITUCIONAL EN CIENCIAS
AGRÍCOLAS Y FORESTALES**



**CRECIMIENTO EN EL PITAYO DE QUERETARO
(*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum) Y SU
RELACIÓN CON FACTORES AMBIENTALES Y ACIDO
GIBERÉLICO**

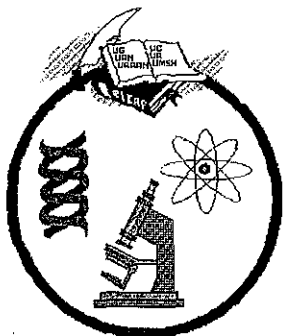
**TESIS PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL PARA
OBTENER EL GRADO DE:**

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

ALEJANDRO DOMINGUEZ DE LA TORRE

**LAS AGUJAS, ZAPOPAN, JALISCO
ENERO DE 2004**



POSGRADO INTERINSTITUCIONAL EN CIENCIAS AGRICOLAS Y FORESTALES

PICAF

Esta tesis titulada "Crecimiento en el pitayo de Querétaro (*Stenocereus queretaroensis* (Weber Buxbaum) y su relación con factores ambientales y ácido giberélico" fue realizada bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para la obtención del grado de:

MAESTRIA EN CIENCIAS AGRÍCOLAS Y FORESTALES

CONSEJO PARTICULAR



UAA



UAAAN



UdeC



UdeG



UMSNH



UAN

TUTOR:

DR. EULOGIO PIMIENTA BARRIOS

ASESOR:

M.C. JULIA ZANUDO HERNANDEZ

ASESOR:

DR. ENRIQUE PIMIENTA BARRIOS

ASESOR:

DR. EDUARDO LOPEZ ALCOCER

ASESOR:

DR. JUAN FRANCISCO CASAS SALAS

AGRADECIMIENTOS

A mis padres y a mis hermanos por su confianza y su paciencia.

A mi esposa Martha Alicia Gutiérrez Sánchez y a mi hija Alexa Sarahí por el cariño que me han brindado siempre.

Al Dr. Eulogio Pimienta Barrios por encarrilar un alma perdida y por enseñarme que el trabajo y el esfuerzo siempre brindan frutos.

A las personas que colaboraron en la realización de este trabajo, en particular al Dr. Enrique Pimienta Barrios, la M. C. Julia Zañudo Hernández y la M. C. Blanca C. Ramírez Hernández.

CONTENIDO

RESUMEN	v
SUMMARY	vi
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MATERIALES Y MÉTODOS	4
2. 1. Descripción de la Planta y el Sitio de Estudio	4
2. 2. Estadios Fenológicos y Datos Ambientales	4
2. 3. Variación Estacional en Azúcares en Ramas de Pitayo	5
2.4. Efectos de la Aplicación del Ácido Giberélico	5
3. RESULTADOS	7
4. DISCUSIÓN	14
5. BIBLIOGRAFÍA	21

INDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Estadios fenológicos de *Stenocereus queretaroensis* (a); promedio de temperatura diaria máxima (O) y mínima (Δ) por mes (b); lluvia total mensual (c), contenido de agua en el suelo (d), y promedio del flujo fotosintético fotónico (FFF) desde la mitad de la mañana a la mitad de la tarde en campo abierto (O) y en el interior del dosel de la planta (Δ) (e). 9
- Figura 2.** Concentraciones mensuales de azúcares totales (a) y azúcares reductores (b) en ramas de *S. queretaroensis*. Los datos son en base a peso fresco y son promedios \pm E.E., excepto cuando el E. E. es menor que el símbolo (n = 8 plantas). 10
- Figura 3.** Concentraciones mensuales de azúcares totales (a) y azúcares reductores (b) en raíces adultas principales (O) y raíces nuevas inducidas por la lluvia (Δ) de *S. queretaroensis*. Los datos son en base a peso fresco y son promedios \pm E.E. (n = 8 plantas). 11
- Figura 4.** Extensión mensual de las ramas de árboles de aproximadamente 100 años de edad de *S. queretaroensis* inyectadas con 0 (O), 10^{-5} (Δ), 10^{-4} (\square) y 10^{-3} (\diamond). Los datos son promedios \pm E.E. (n = 7 plantas). 12
- Figura 5.** Curva de dosis-respuesta para la extensión de cilindros de clorénquima de ramas de *S. queretaroensis* en respuesta al GA₃. Los datos son promedios \pm E.E. (n = 5 plantas). 13

RESUMEN

El pitayo (*Stenocereus* spp.) es una cactácea columnar arborescente cultivada en Jalisco, México, que produce frutos comestibles atractivos y que crece bajo condición cultivada y silvestre. En este trabajo se estudiaron poblaciones silvestres. El propósito principal de este trabajo es relacionar la productividad, el crecimiento reproductivo y vegetativo con algunos componentes abióticos del ambiente. La producción de flores y frutos ocurrió durante la estación seca en la parte final del invierno y la primavera. La elongación del tallo empezó al iniciar la estación seca, en el otoño. Las raíces crecieron durante la estación húmeda. El crecimiento vegetativo no coincide con el reproductivo, como ocurre con otras especies frutales en regiones tropicales y templadas. Esta evitación de traslape entre el crecimiento vegetativo y reproductivo reduce la competencia entre demandas metabólicas, regulando la asignación de fotosintetizados a los diferentes órganos de la planta, lo cual puede ser ventajoso para poblaciones silvestres que crecen en suelos infértiles. Las bajas tasas de crecimiento de *S. queretaroensis* están asociadas con niveles bajos de la hormona ácido giberélico. Los patrones estacionales de azúcares en las raíces y en los tallos de *S. queretaroensis* se correlacionaron con los principales eventos fenológicos, ya que se encontró que las concentraciones más bajas de azúcares coinciden con los periodos de mayor crecimiento de las ramas. En plantas silvestres de más de 100 años, el crecimiento de las ramas es muy bajo, pero la inyección con la hormona ácido giberélico (GA_3) reinicia el crecimiento con tasas superiores de crecimiento que el de las plantas jóvenes. Cilindros aislados de clorénquima presentan una extensión máxima cuando se colocan en una solución de 0.1μ mol de GA_3 .

SUMMARY

In *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum, an arborescent cactus cultivated in Jalisco, Mexico, for its fruits but studied here in wild populations stem extension occurred in the autumn at the beginning of the dry season, flowering and fruiting occurred in the spring at the end of the dry season, and new roots grew in the summer during the wet season. The asynchrony of vegetative and reproductive growth reduces competitive sink effects, which may be advantageous for wild populations growing in infertile rocky soils. Seasonal patterns of sugars in the roots and especially the stems of *S. queretaroensis* were closely related to the main phenological stages, becoming lower in concentration during periods of mayor stem extension. Cessation of stem extension occurred in 100-year-old plants for which injection of GA₃ reinitiated such growth. Isolated chlorenchyma cylinders had maximum extension in a bathing solution containing 0.1 μM gibberellic acid.

1. INTRODUCCIÓN

La aridez es una preocupación importante particularmente para los países en desarrollo de América Latina, debido a que las tierras secas ocupan una tercera parte de su superficie y la mayoría de la tierra disponible para la expansión de las actividades agrícolas se encuentran en esta condición (Izquierdo y Oltremari, 1996). Uno de los factores que limitan el desarrollo de la agricultura en las tierras árida es el hecho de que la mayoría de los cultivos tradicionales domesticados presentan una alta sensibilidad a la sequía. En las últimas décadas del siglo XX se prestó atención especial a cactáceas que producen frutos comestibles, debido a que estas plantas son resistentes a la sequía. Las cactáceas más importantes son el garambullo (*Myrtillocactus geometrizans* (Martius) console), el nopal tunero (*Opuntia* spp.) y el pitayo (*Stenocereus* spp.) (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994; Mizrahi *et al.*, 1997). Estos recursos genéticos son considerados como cultivos frutales potenciales para la agricultura de subsistencia en las tierras semiáridas de México y del mundo.

Stenocereus queretaroensis, es una cactácea columnar que produce frutos de colores atractivos en condición cultivada y silvestre (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994). Las poblaciones silvestres crecen en cañones subtropicales semiáridos y en las planicies costeras del oeste y el noreste de México (Bravo, 1978), donde fue un alimento básico valioso en la dieta de las tribus indígenas que habitaron estos ambientes (Sanchez-Mejorada, 1984). El pitayo comúnmente crece en pendientes rocosas con suelos someros de baja fertilidad (Huerta, 1995). En contraste, las poblaciones cultivadas crecen en suelos aluviales profundos (Salcedo y Arreola, 1991). Se han estudiado diferentes aspectos fenológicos,

fisiológicos y reproductivos de *S. queretaroensis* en poblaciones cultivadas (Lomeli y Pimienta, 1993; Nobel y Pimienta-Barrios, 1995; Pimienta-Barrios y Nobel, 1995). Sin embargo, se ha realizado poca investigación en poblaciones silvestres, no obstante que *S. queretaroensis* es un componente importante de la selva tropical decidua.

Uno de los objetivos de este trabajo fue relacionar el crecimiento de las ramas de poblaciones silvestres de *S. queretaroensis* en la subcuenca de Sayula, Jalisco, con sus parámetros abióticos, especialmente temperatura, lluvia y el flujo fotónico fotosintético. El ambiente semiárido donde crece *S. queretaroensis* se caracteriza por una estación de lluvias en el verano y un periodo seco que empieza al final del otoño y termina al final de la primavera. Por lo tanto se esperaba que la fotosíntesis fuera mayor en el verano y al empezar el otoño y menor durante el resto del año, lo cual podría afectar la concentración de azúcares en los diferentes órganos de la planta. Por lo tanto en este trabajo fueron monitoreados los cambios estacionales en las concentraciones de azúcares en las ramas y raíces durante un año. Poco se conoce acerca de la respuesta hormonal en cactáceas (Mauseth, 1976; Sanderson *et al.*, 1986; Nobel, 1996). En otras especies frutales, el ácido giberélico también puede estimular la elongación de las ramas, encontrándose que las concentraciones cercanas a 1 μM son frecuentemente las óptimas para estimular el crecimiento vegetativo (Moore y Ecklund, 1975; Pharis y King, 1985; Bradford y Trewavas, 1994). En este trabajo se determinó si el crecimiento vegetativo que conduce a la extensión de las ramas es afectado por las giberelinas. La hipótesis propuesta en esta tesis se

fundamenta en el hecho de que *S. queretaroensis* al crecer en suelos rocosos con baja disponibilidad de recursos edáficos ha desarrollado un conjunto de estrategias reproductivas, fenológicas y fisiológicas que le han permitido su desarrollo y evolución en este tipo de ambientes.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2. 1. Descripción de la Planta y el Sitio de Estudio

S. queretaroensis es un cactus arborescente sin hojas que llega a crecer hasta 8 m de alto, tiene un tronco bien definido y numerosas hojas verticales. Fueron monitoreadas plantas en poblaciones silvestres en la localidad de Zacoalco de Torres, Jalisco, localizadas a 78 km al sur-suroeste de la ciudad de Guadalajara, a 20°5' latitud norte, 103°32' longitud oeste, y a 1350 metros sobre el nivel del mar.

2. 2. Estadios Fenológicos y Datos Ambientales

Los tiempos de inicio y terminación de las principales fenofases vegetativas y reproductivas (extensión de las ramas, floración, desarrollo del fruto y crecimiento de raíces finas) fueron determinadas mensualmente en ocho plantas maduras de 60 años de edad. El flujo fotónico fotosintético (FFF, longitudes de onda de 400 a 700 nm) fue también registrado mensualmente para ocho plantas cada hora con un sensor cuántico LI-190S (Li-Cor, Lincoln, NE) en un sitio abierto en el campo y en tres posiciones del dosel de la planta (partes superior, media y basal), en las cuatro posiciones cardinales. Estos datos son presentados como valores promedio diarios en un plano horizontal. El contenido de agua en el suelo fue determinado en seis muestras de suelo colectadas mensualmente del centro de la zona radical (a una profundidad de 15 cm) y secada a 80°C hasta que no ocurrió cambio posterior en la masa (generalmente dentro de 72 h); los datos fueron expresados como porcentaje de contenido de agua (masa fresca-masa seca/masa seca) (Torres, 1984). Las temperaturas diarias y la precipitación pluvial fueron obtenidas de una estación climática oficial de la Comisión Nacional de Agua, Delegación Jalisco, que se localiza

en Zacoalco de Torres. Estos datos fueron registrados de septiembre de 1994 a septiembre de 1995.

2. 3. Variación Estacional en Azúcares en Ramas de Pitayo

El contenido de azúcares fue determinado en tallos fotosintéticos y raíces de ocho plantas maduras seleccionadas al azar de aproximadamente 60 años de edad. Muestras de tejidos (1 g) para la extracción y análisis de azúcares solubles totales y reductores fueron obtenidas de la cresta de las costillas de las ramas cilíndricas de las plantas silvestres seleccionadas y de las raíces maduras así como de las raíces finas inducidas por las lluvias de cada planta a una distancia radial de 1.2 m de la base de la planta y a una profundidad de 20 cm. Las muestras de rama y raíces fueron homogenizadas en una licuadora y los azúcares solubles fueron extraídos con 10 mL de etanol (80%) a 75°C por cinco min. Los pesos de azúcares reductores y azúcares totales fueron expresados en equivalentes de glucosa (Carnal y Black, 1989).

2.4. Efectos de la Aplicación del Acido Giberélico

El efecto del ácido giberélico (GA_3) (GA_3 , grado III, Sigma, St. Louis, Mo) en la extensión del tallo fue estudiado en 7 árboles de aproximadamente 100 años de edad. En el otoño (22 de octubre de 1994) y al empezar la primavera (17 de abril de 1995), fueron aplicadas diferentes concentraciones de GA_3 (0 mL de GA_3 ; 10^{-4} mL GA_3 y 10^{-3} mL GA_3). Se inyectó 1 mL de cada concentración en los ápices de seis ramas seleccionadas al azar, usando una aguja hipodérmica. La inyección fue aplicada debajo del tejido epidermal. El crecimiento de las ramas fue registrado mensualmente con la ayuda de una regla calibrada alineada con una marca de

referencia en las ramas cercana al ápice, ya que el crecimiento ocurre cerca del ápice.

Para examinar la respuesta del tejido de clorénquima a la aplicación de GA₃ se disectaron y aislaron con la ayuda de un sacabocado 2 mm de tejido de clorénquima cercano al ápice. Las muestras fueron colectadas el 6 de marzo de 1995 del ápice de ramas de siete años de edad de plantas de 60 años. De estas secciones fueron tomados cilindros de 7 mm de longitud con la ayuda de una navaja de rasurar. Cinco secciones de tejidos de cada una de las cinco plantas seleccionadas fueron colocadas en cajas de petri individuales en las que se aplicaron las siguientes concentraciones: (0 mL de GA₃; 10⁻¹¹ mL GA₃; 10⁻⁹ mL GA₃; 10⁻⁸ mL GA₃; 10⁻⁷ mL GA₃; 10⁻⁶ mL GA₃; 10⁻⁵ mL GA₃; 10⁻⁴ mL GA₃; 10⁻³ mL GA₃). Las cajas de petri que contenían los cilindros experimentales fueron mantenidas en una luz proporcionada por una lámpara incandescente en foto-periodos de 12 h (FFF de 75 μ mol m⁻² s⁻¹). El crecimiento de los cilindros fue registrado después de 72 h.

3. RESULTADOS

La extensión de las ramas en *S. queretaroensis* ocurrió principalmente durante el otoño y al empezar el invierno, del mes de octubre al de diciembre (Fig. 1a). La floración empezó al iniciar febrero, terminando al empezar el mes de abril. La maduración de los frutos ocurrió a principios de marzo y se extendió hasta finales de mayo. El crecimiento de las raíces finas coincide con el inicio de la estación de lluvias en el verano (Fig. 1a).

Los promedios mensuales de temperaturas extremas en Zacoalco de Torres, Jalisco, durante un año (septiembre 1994 a septiembre de 1995) variaron de 8 a 18°C durante la noche y de 24 a 34 °C durante el día (Fig. 1b). El mes más cálido fue mayo, justamente antes del inicio del periodo de lluvias. La precipitación pluvial total en el año de estudio fue de 497 mm, 77% ocurrió de junio a septiembre (Fig. 1c). El contenido de agua en el suelo varió de 9.9% en marzo a 41.3% en julio (Fig. 1d). Los porcentajes más altos (arriba de 35%) fueron registrados durante el verano y al empezar el otoño, coincidiendo con la estación de lluvia y los porcentajes más bajos (menores al 12%) de noviembre a mayo. El flujo fotónico fotosintético (FFF) fue bajo durante la estación de lluvias (verano) y alto durante la estación seca, particularmente al final de la primavera (Fig. 1e). El promedio del FFF de la mitad de la mañana a la mitad de la tarde fue de $1250 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con los valores más altos en marzo y los más bajos en el verano. La nubosidad redujo la cantidad de luz que alcanzó a las plantas de pitayo durante el verano. El promedio del FFF en el interior del dosel de la planta se redujo a la mitad (53%) del registrado en sitios abiertos de la zona de estudio (Fig. 1c). Debido a cambios en el sombreado por la vegetación

vecina, los valores promedio de FFF variaron de 38% en el verano cuando ocurrió el desarrollo del follaje en las especies acompañantes a 62% en la primavera, cuando las especies deciduas se encontraban sin follaje.

Los azúcares totales por unidad de peso fresco disminuyeron de octubre de 1994 a enero de 1995, incrementándose durante el mes de abril y disminuyendo en mayo y junio, para después incrementarse en septiembre (Fig. 2a). Los azúcares reductores muestran una disminución aguda de octubre de 1994 a enero de 1995, pero después se incrementaron en los meses subsiguientes hasta el mes de septiembre (Fig. 2b).

Los azúcares totales y reductores por unidad de peso fresco fueron bajos en las raíces principales en noviembre y diciembre, después de este último mes se incrementaron substancialmente (Fig. 3). Los azúcares totales presentaron picos máximos al empezar la primavera y a la mitad del verano (marzo y julio; Fig. 3a). Los azúcares reductores disminuyen en la primavera y alcanzan su máximo a mediados del verano (Fig. 3b). Para las raíces nuevas inducidas por la lluvia, los azúcares totales por unidad de peso fresco se incrementaron progresivamente durante el verano, mientras que los azúcares reductores disminuyeron (Fig. 3).

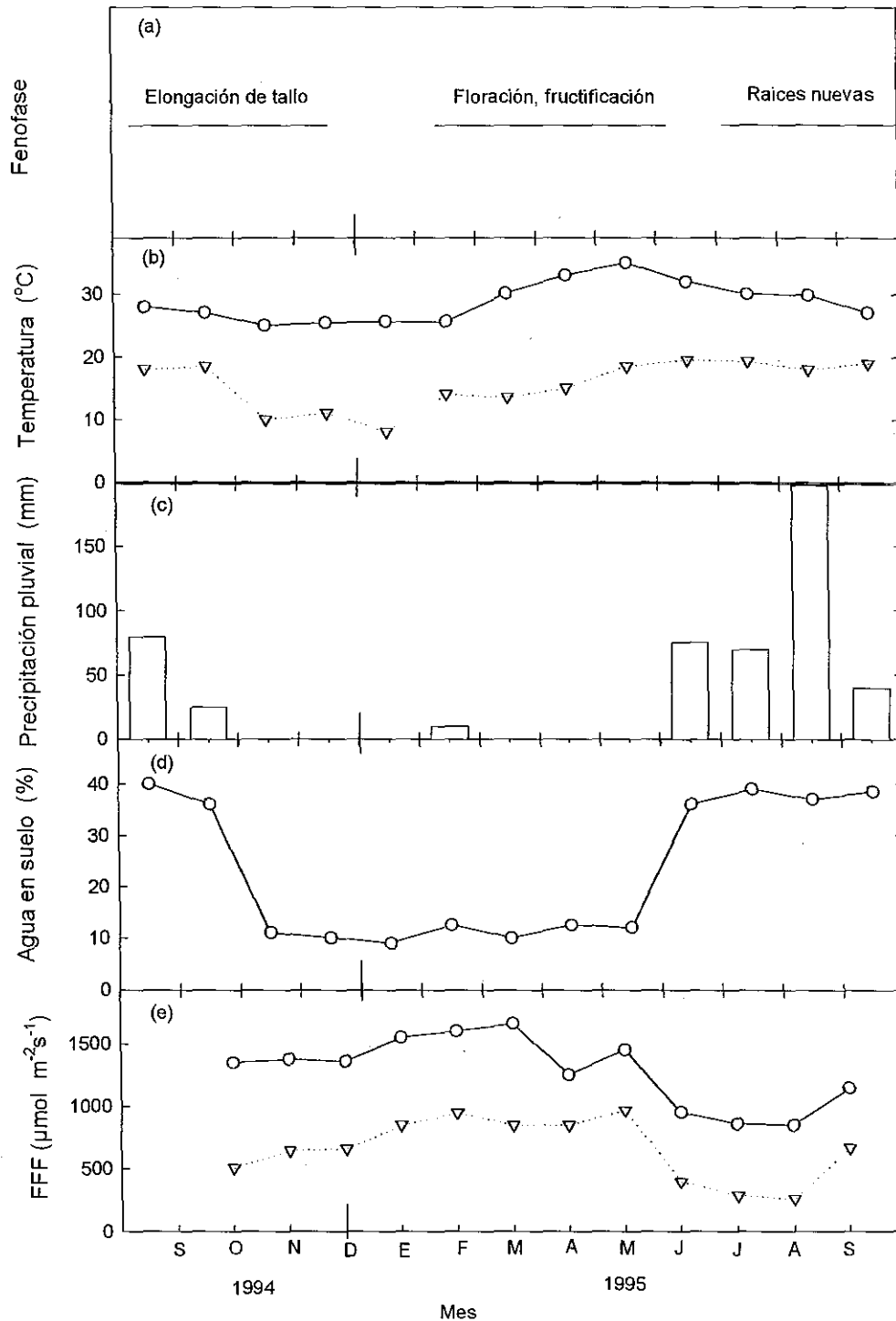


Figura 1. Estadios fenológicos de *Stenocereus queretaroensis* (a); promedio de temperatura diaria máxima (O) y mínima (Δ) por mes (b); lluvia total mensual (c), contenido de agua en el suelo (d), y promedio del flujo fotosintético fotónico (FPF) desde la mitad de la mañana a la mitad de la tarde en campo abierto (O) y en el interior del dosel de la planta (Δ) (e).

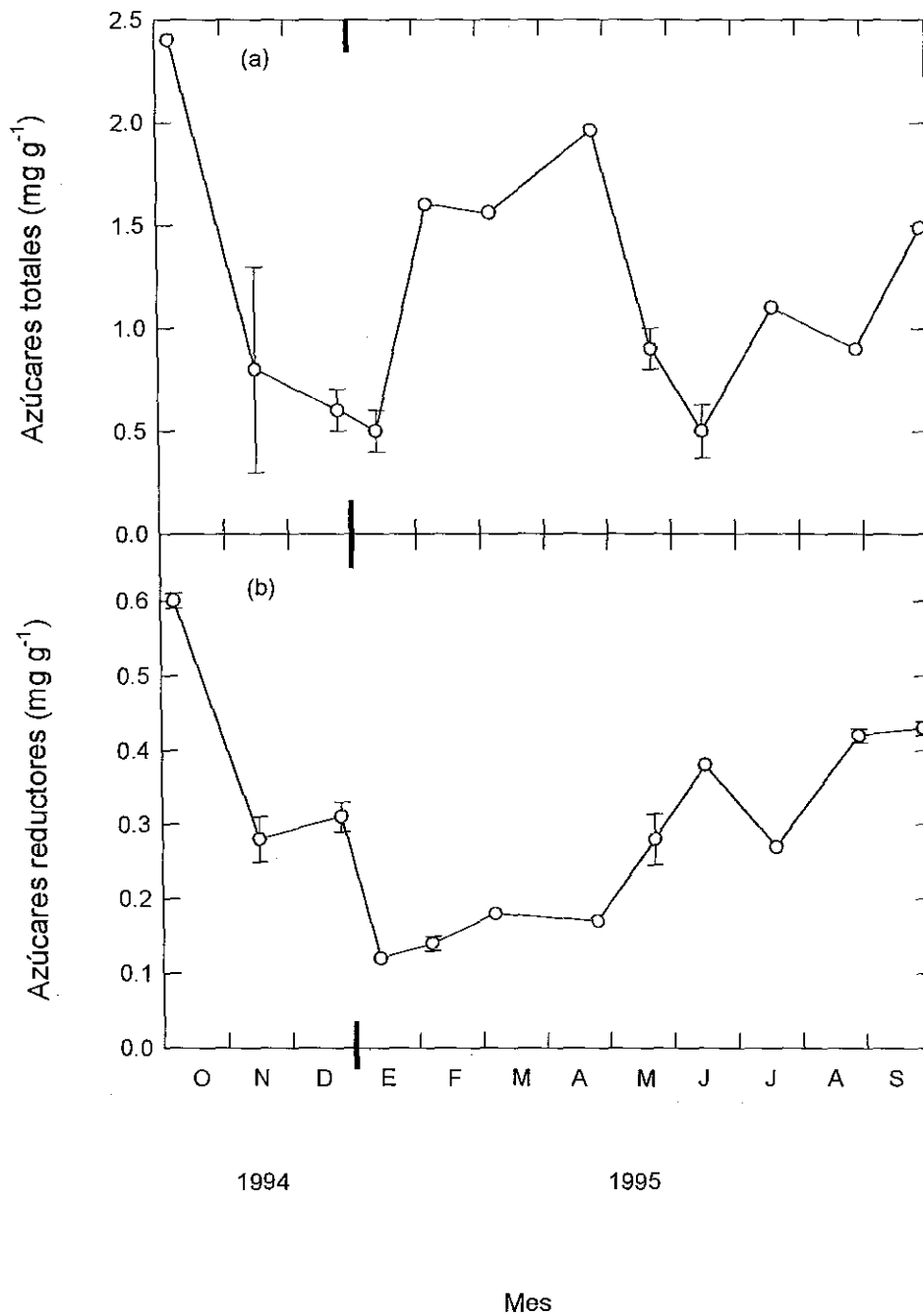


Figura 2. Concentraciones mensuales de azúcares totales (a) y azúcares reductores (b) en ramas de *S. queretaroensis*. Los datos son en base a peso fresco y son promedios \pm E.E., excepto cuando el E. E. es menor que el símbolo ($n = 8$ plantas).

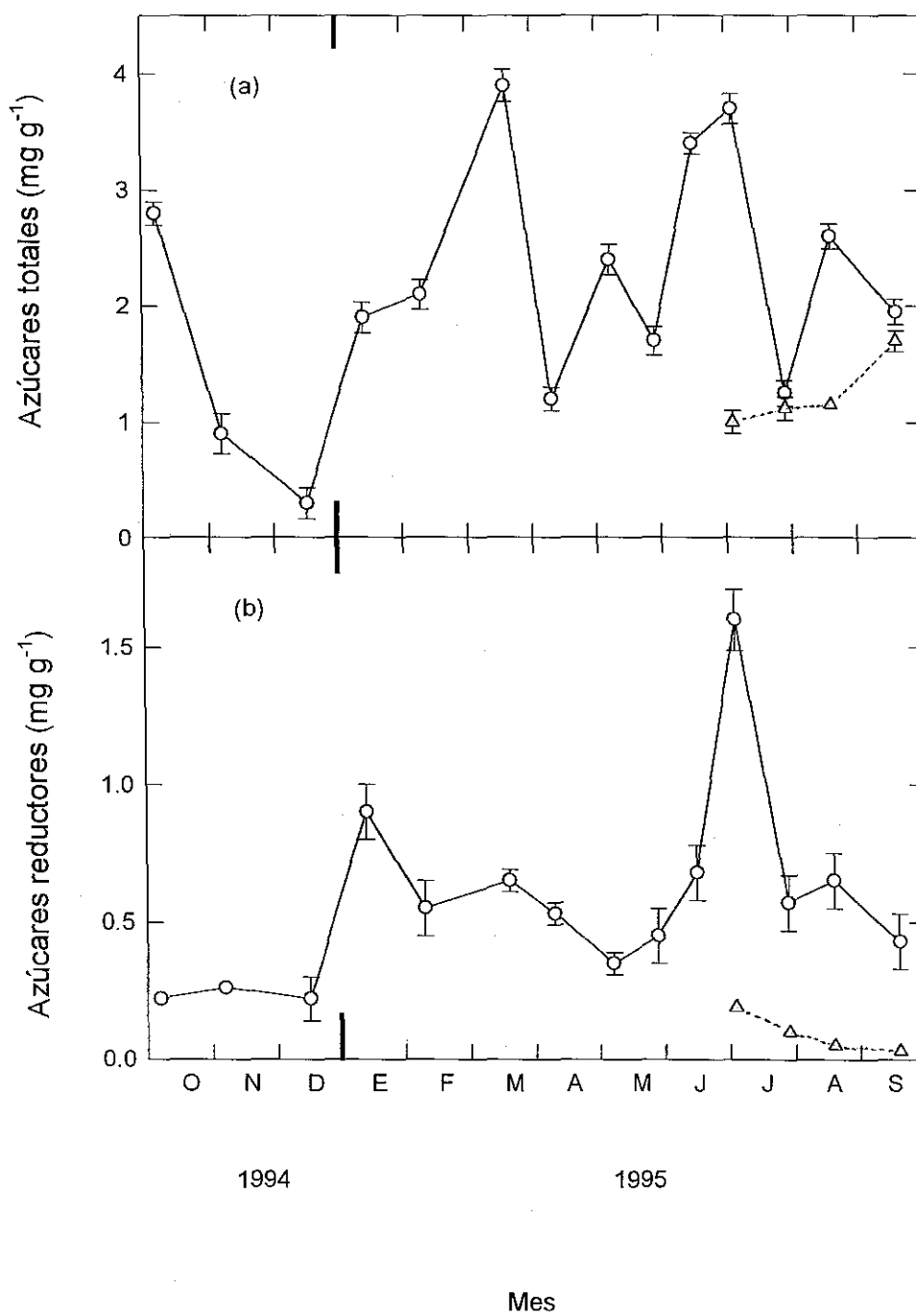


Figura 3. Concentraciones mensuales de azúcares totales (a) y azúcares reductores (b) en raíces adultas principales (O) y raíces nuevas inducidas por la lluvia (Δ) de *S. queretaroensis*. Los datos son en base a peso fresco y son promedios \pm E.E. ($n = 8$ plantas).

La aplicación de GA_3 estimuló la extensión de las ramas en plantas viejas que no presentaban crecimiento visible (Fig. 4). La aplicación de 10^{-3} M GA_3 en el otoño estimulo una extensión de las ramas de 12.9 cm a finales del mes de noviembre hasta la mitad de febrero, 10^{-4} M de GA_3 condujo a un incremento del 59% de la extensión de las ramas, mientras que en las ramas testigo no ocurrió crecimiento. Similarmente, una segunda aplicación de 10^{-3} M GA_3 al empezar la primavera condujo a un crecimiento adicional de 10.6 cm en la extensión de las ramas al empezar julio, 10^{-4} M GA_3 estimulo 27% la extensión de las ramas, y 10^{-5} M GA_3 únicamente un 3% (Fig. 4).

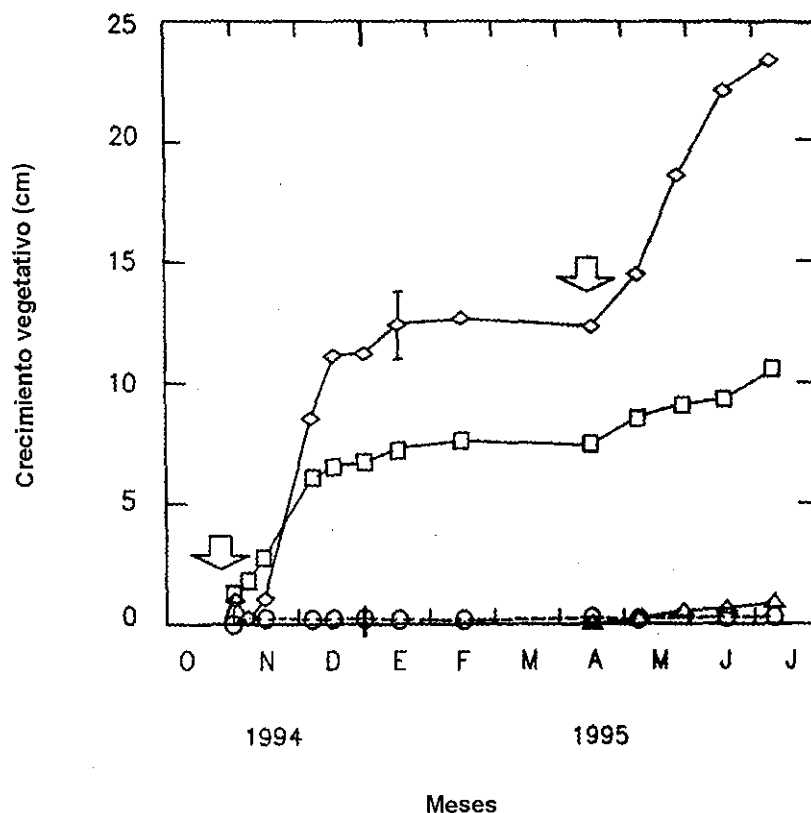


Figura 4. Extensión mensual de las ramas de árboles de aproximadamente 100 años de edad de *S. queretaroensis* inyectadas con 0 (O), 10^{-5} (Δ), 10^{-4} (\square) y 10^{-3} (\diamond). Los datos son promedios \pm E.E. (n = 7 plantas). Las flechas indican las aplicaciones de GA_3 .

La curva de dosis-respuesta para los cilindros de clorénquima que fueron expuestos a diferentes concentraciones de GA_3 mostró que la longitud de los cilindros se incrementó progresivamente hasta la concentración de 10^{-7} M de GA_3 . En concentraciones más altas disminuyó gradualmente la extensión de los cilindros (Fig. 5). La longitud de los cilindros se incrementó hasta 91% en el tratamiento testigo, 303% con 10^{-7} M GA_3 y 121% en la concentración de 10^{-3} M GA_3 , que fue la concentración más alta que se aplicó (Fig. 5).

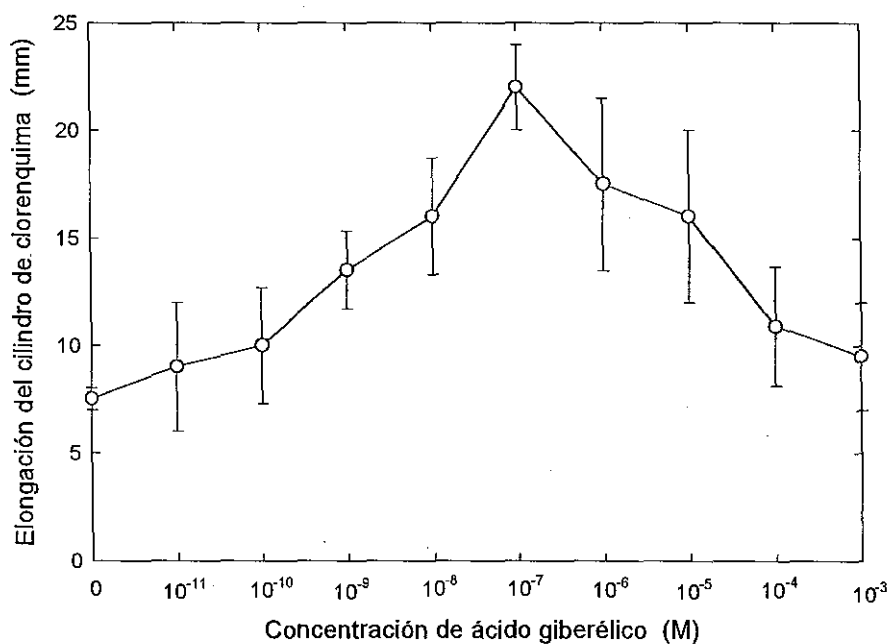


Figura 5. Curva de dosis-respuesta para la extensión de cilindros de clorénquima de ramas de *S. quetaroensis* en respuesta al GA_3 . Los datos son promedios \pm E.E. ($n = 5$ plantas).

4. DISCUSIÓN

De acuerdo a las clasificaciones de las formas de vida, que consideran la sincronía entre el suministro de agua y el pulso de asimilación así como la forma de reserva con la cual las plantas sobreviven, *S. queretaroensis* al igual que otras cactáceas es considerado como planta del tipo árido activa, debido a que retiene el tejido fotosintético durante la estación seca y exhiben, aunque limitada, alguna actividad fotosintética durante esta estación, ya que posee tallos fotosintéticos, con reservas substanciales de agua en sus tallos y presenta metabolismo ácido crasuláceo (Fischer y Turner, 1978; Pimienta-Barrios *et al.*, 2000). La fotosíntesis en tallos es de gran importancia en la ganancia de carbono durante períodos de baja disponibilidad de agua (Nilsen *et al.*, 1989), y la succulencia de los tallos actúa como un buffer importante para mantener la turgencia en el tejido fotosintético (Nilsen *et al.*, 1990; Nobel, 1995; Pimienta-Barrios *et al.*, 2000).

La estación de lluvias es el principal periodo de crecimiento para la mayoría de las plantas (Larcher, 2003), pero esto no es el caso para *S. queretaroensis*, en el cual las tasas máximas de crecimiento, se presentaron en este trabajo en el otoño, coincidiendo con el inicio de la estación seca, cuando los pastos locales y las plantas herbáceas mueren y los árboles deciduos han tirado sus hojas. En *S. queretaroensis* el crecimiento de las raíces fue el principal evento de crecimiento vegetativo que ocurrió durante el verano, de igual manera que sucede en algunas especies de árboles de regiones tropicales secas (Jansen, 1967). En contraste, en especies perennes leñosas que se desarrollan en climas templados, la raíz generalmente crece al empezar la primavera cuando las temperaturas del suelo se incrementan y

el crecimiento de las raíces precede el crecimiento de las ramas, el que ocurre al final de la primavera y durante el verano (Kozłowski *et al.*, 1991).

En general el comportamiento fenológico del pitayo contrasta con el reportado en plantas perennes leñosas que se desarrollan en climas templados. En *S. queretaroensis* el crecimiento reproductivo es el único evento que ocurre durante la primavera y solamente la raíz es el órgano de la planta que crece durante el verano en tanto que el crecimiento de las ramas es durante el otoño.

En la mayoría de las especies vegetales que se desarrollan en climas tropicales la variación estacional en la disponibilidad de agua determina el tiempo de ocurrencia de las fenofases, por lo que la estación de lluvias es el principal período de crecimiento en las especies que se desarrollan en estos ecosistemas. En climas templados la ocurrencia de las fenofases esta determinada por los cambios estacionales en temperatura. Sin embargo, en el pitayo cuyo desarrollo ocurre en climas subtropicales semiáridos, la disponibilidad de agua no es el principal factor que regular el crecimiento como ocurre en otras especies que se desarrollan en este tipo de clima, debido a que la extensión del tallo se inicia al final del verano, alcanzando las tasas más altas de crecimiento durante el otoño, al inicio de la estación seca, cuando la humedad del suelo y la temperatura disminuyen.

El comportamiento fenológico del pitayo se considera poco común, debido a que el crecimiento vegetativo y el reproductivo no se traslapan y ambos ocurren durante el periodo de sequía. El crecimiento vegetativo se inicia a finales de verano y continúa durante el otoño; el reproductivo empieza al finalizar el invierno y se prolonga durante la primavera. Este comportamiento contrasta con otras especies frutales como el nopal tunero (*Opuntia* spp.) y algunas plantas caducifolias (e.g.

durazno, manzano, ciruelo), en que los dos tipos de crecimiento ocurren durante la primavera, por lo que hay traslape o coincidencia en la ocurrencia en tiempo (Pimienta, 1990; Ryugo, 1988). En las plantas que no presentan traslape entre ambos tipos de crecimiento, se ha encontrado que se reduce la competencia entre las demandas metabólicas vegetativas y reproductivas por fotosintetizados (Fischer y Turner, 1978; Sachs y Hackett, 1983). Esto permite regular la distribución de los productos de la fotosíntesis y se puede considerar como una estrategia reproductiva que permite a *Stenocereus* adaptarse a las restricciones ambientales, en las cuales se desarrollan particularmente las poblaciones silvestres (Pimienta-Barrios y Nobel, 1998).

Desde el punto de vista fenológico *S. queretaroensis* se comporta en forma similar a las especies forestales que se desarrollan en climas tropicales secos, en las que la floración y la fructificación coinciden con la estación seca del año y no empiezan el crecimiento vegetativo hasta que cesa el reproductivo (Jansen, 1967; Longino, 1986).

La fenología poco común del pitayo y los patrones de acumulación de carbohidratos, presentan semejanza con el modelo de reserva-pulsos, que emplean los ecólogos, en el cual los períodos de asimilación de carbohidratos de la planta y las actividades vegetativas así como reproductivas se encuentran separadas en tiempo; esta separación entre las actividades fotosintética y el crecimiento vegetativo y reproductivo reduce la competencia por recursos entre ambos tipos de crecimiento, dando esto como resultado una distribución sistemática de los recursos durante el desarrollo de las plantas (Fischer y Turner, 1978). Estas características sin lugar a dudas contribuyen a la adaptación del pitayo a la aridez.

Generalmente en las cactáceas la adición de agua, estimula la rápida inducción de raíces de lluvia, sin embargo en *Stenocereus* la formación de este tipo de raíces aparentemente no es inducida únicamente por el incremento en el contenido de humedad del suelo, ya que, si bien su formación coincide con el período de lluvias, no se logran estimular en la primavera cuando se aplica agua de riego, o bien cuando se presenta una primavera lluviosa, como fue el caso de la primavera de 1997. Un porcentaje alto de las raíces de lluvia que se forman en el verano en *Stenocereus* se secan y se separan de la planta al final del período de lluvias, y al igual que en otras cactáceas este hecho es considerado como parte de la estrategia de esta planta para adaptarse a la aridez, ya que se reduce la masa radical y se conservan únicamente las raíces principales leñosas suberificadas, con lo cual se reduce la pérdida de agua de las raíces de *Stenocereus* al suelo, la cual puede llegar a ser excesiva durante el periodo de sequía, por la gran diferencia en potenciales hídricos entre la raíz y el suelo.

El pitayo, al igual que la mayoría de las cactáceas, a menudo crecen lentamente; las especies de *Mammillaria* pueden alcanzar sólo 10 cm de altura cuando llegan a una edad de 50 años. En el pitayo las ramas crecen un promedio de 15-20 cm por año, de tal manera que para alcanzar 4 m de altura una planta puede requerir hasta 25 años cuando la planta se propaga a partir de segmentos de tallo como ocurre en las plantaciones cultivadas. En el caso de las poblaciones silvestres, como las plantas provienen de semillas, el crecimiento vegetativo es aún más lento y se requieren hasta 100 años para alcanzar los 4 m de altura.

El crecimiento en plantas silvestres de *S. queretaroensis*, cesa cuando éstas superan los 100 años. Esta reducción del crecimiento está bien documentada en

otras especies perennes leñosas y se relaciona con la declinación fotosintética, incremento en la respiración y baja conductividad hidráulica en el xilema (Yoder *et al.*, 1994). Sin embargo, observaciones obtenidas en este trabajo han demostrado que la inyección de la hormona ácido giberélico (AG_3) en *S. queretaroensis* estimula la extensión del tallo, sugiriendo que la reducción del crecimiento en plantas adultas puede estar relacionado a la disminución en la síntesis y en el suministro de AG_3 a las ramas.

El promedio diario de FFF disponible en el interior del dosel del pitayo fue bajo durante el verano debido al sombreado de la vegetación acompañante y la nubosidad que prevalece durante esta época. En la primavera, el promedio diario de FFF en el interior de la planta varió de 850 a 980 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ mientras que en el verano fue 44% menor (350 a 680 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Debido a que la asimilación neta de CO_2 en *S. queretaroensis* presenta una relación linear con la luz en este rango (Nobel y Pimienta-Barrios, 1995), el crecimiento durante el verano puede ser parcialmente limitado por la irradianza. Este efecto de sombreado puede ser más agudo para las plantas jóvenes que son afectadas fuertemente por la sombra de la vegetación nativa. Al final del verano cuando la vegetación acompañante se ha desprendido de sus hojas, la irradianza fue más alta creando condiciones más favorables para la fotosíntesis en un momento en el cual el agua en el suelo se encuentra aún disponible y en los tejidos de almacenamiento de *S. queretaroensis*.

Los patrones estacionales de azúcares en las ramas y raíces de *S. queretaroensis* fueron relacionados con las principales fenofases. Por ejemplo, los azúcares almacenados en los tallos en verano disminuyeron durante el periodo de

mayor extensión de las ramas. Nobel y Pimienta-Barrios (1995) observaron que la toma de CO₂ de junio a octubre bajo condiciones ambientales favorables es generalmente acompañada por una mínima demanda metabólica de órganos vegetativos y reproductivos, con esto se favorece la acumulación de carbohidratos. En las raíces inducidas por la lluvia, los azúcares reductores se redujeron durante el verano, mientras que los azúcares totales en las ramas y raíces finas de otras planta leñosas perennes alcanzan su máximo en el otoño, disminuyendo rápidamente al empezar la primavera (Haddad *et al.*, 1995).

La extensión anual de las ramas en poblaciones silvestres de *S. queretaroensis* se incrementa inicialmente con la edad de la planta (Dominguez, 1995), de manera similar que las poblaciones silvestres de otro cactus arborescente *Stenocereus thurberi* (Parker, 1988). Sin embargo, esto contrasta con poblaciones cultivadas de *S. queretaroensis*, en las cuales el crecimiento y la concentración de azúcares son más altos durante el verano que en las poblaciones silvestres, presumiblemente debido a la eliminación del efecto de la sombra por otras especies vecinas, lo cual da como resultado una mayor disponibilidad de FFF en el interior del dosel de *S. queretaroensis*.

El pitayo presenta similitud con especies silvestres de vida larga (longevas), que crecen en suelos de baja fertilidad, ya que muestran patrones de crecimiento lento, bajas tasas fotosintéticas y de absorción de nutrimentos, lo que les permite mantener su crecimiento aún en períodos excepcionalmente secos (Grime, 1979; Chapin, 1980). En general las plantas con tasas bajas de crecimiento son comunes en hábitats con deficiencias de nutrimentos y tienen menor plasticidad morfológica y fisiológica que plantas con mayores tasas de crecimiento (Grime y Hunt, 1975).

Árboles con bajas tasas de crecimiento son más longevos que árboles que crecen rápido, debido al hecho de que éstos asignan más fotosintetizados a característica de protección, son menos sensitivos al agotamiento de nutrimentos y generalmente requieren, una menor cantidad de éstos para mantener un crecimiento óptimo. (Loechle, 1988; Robinson 1991).

La tasa de crecimiento en *Stenocereus* y la época en que ésta ocurre se encuentran bajo control genético, ya que estas variables no se modifican por la aplicación suplementaria de agua durante la primavera, no obstante que la mayoría de los factores ambientales son favorables para el crecimiento y la reproducción.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Bradford, K. J. y A. J. Trewavas. 1994. Sensitivity thresholds and variable time in plant hormone actino. *Plant Physiol.* 105: 1029-1036.
- Bravo, H. H. 1978. *Las Cactáceas de México*. UNAM, México D.F., 743 p.
- Carnal, W.C. y C. Black. 1989. Soluble sugars as the carbohydrates reserve for CAM in pineapple leaves. *Plant Physiol.* 90: 91-100.
- Chapin, S. F. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21: 423-447.
- Domínguez, T. A. 1995. Efecto del suministro de agua en el desarrollo y el esfuerzo reproductivo de pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara, México, 67 p.
- Fischer, R. A. y N. C. Turner. 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29: 277-317.
- Grime, P. J. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, New York, USA., 291 p.
- Grime, P.J. y R. Hunt. 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in local flora. *J. Ecol.* 63: 393-422.
- Haddad, Y., D. Clair-Maczulajtys y G. Bory. 1995. Effects of curtain-like pruning on distribution and seasonal patterns of carbohydrate reserves in plane (*Platanus acerifolia* Wild) trees. *Tree Physiol.* 15:135-140.
- Huerta M. F, 1995. Aspectos ecológicos del pitayo y cardón en la cuenca de Sayula, Jalisco. México, Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados Chapingo, México, 77 p.

- Izquierdo, J. y J. Oltremari. 1996. En: Simonetti J. (ed.). Conservación y uso sostenible de la biodiversidad en zonas áridas y semiáridas de América Latina y el Caribe. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Santiago de Chile, Chile. pp: 1-12.
- Jansen, H. D. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- Kozłowski, T. T, P. J. Kramer y S.G. Pallardy. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press, San Diego, USA, 657 p.
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology*. Springer. Heidelberg, Alemania, 513 p.
- Loechle, C. 1988. Tree life history strategies. The role of defenses. *Can. J. For. Res.* 18: 209-277.
- Lomelí, M. E. y E. Pimienta-Barrios. 1993. Demografía reproductiva del pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Web) Buxbaum). *Cact. Suc. Mex.* 38(1): 13-20. Buxbaum (Pitaya de Mayo). *Cact. Suc. Mex.* 38: 51-57.
- Longino, T. J. 1986. The causes and consequences of synchronous flushing in dry tropical forest. *Biotropica* 16:193-201.
- Mauseth, J. D. 1976. Cytokinin- and gibberellic acid-induced effects on the structure and metabolism of shoot apical meristems in *Opuntia polyacantha* (Cactaceae). *Am. J. Bot.* 63: 1295-1301.
- Mizrahi, Y., A. Nerd y P. S. Nobel. 1997. Cacti as crop. *Hort. Rev.* 291-319.
- Moore, T.C. y P. R. Ecklund. 1975. Role of gibberellins in the development of fruits and seeds. En: Krishnamoorthy (ed.). *Gibberellins and Plant Growth*. Wiley Eastern. New Delhi, India. pp: 145-182.

- 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.
- Nilsen, T. E., M. R. Sharifi, P. W. Rundel, I. N. Forseth y J. R. Ehleringer. 1990. Water relations of stem succulent trees in north-central Baja California. *Oecologia* 82: 299-303.
- Nobel, P. S. 1995. Environmental Biology. Agro-ecology, cultivation and uses of cactus pear. En: Barbera, G., P. Inglese, and E. Pimienta-Barrios (eds). FAO Plant Production and Protection Paper 132, Rome, Italy. pp. 36-48.
- Nobel, P.S. y E. Pimienta-Barrios. 1995. Monthly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis*: relationships to environmental conditions, net CO₂ uptake, and seasonal variations in sugar content. *Environ. Exp. Bot.* 35: 17-42.
- Nobel, P. S. 1996. Response of some North American CAM plants to freezing temperatures and doubled CO₂ concentrations: implications for global climate change for extending cultivation. *J. Arid Env.* 34: 187-196.
- Parker, K. C. 1988. Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in southern Arizona. *Bot. Gaz.* 149: 335-346.
- Pharis, P. P. y R. W. King. 1985. Gibberellins and reproductive development in seed plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 36: 517-568.
- Pimienta, B. E. 1990. El nopal tunero. Universidad de Guadalajara, Guadalajara. Mexico, 246 p.
- Pimienta-Barrios, E. y P. S. Nobel, 1994. Pitaya (*Stenocereus* spp. cactaceae) an ancient and modern fruit crop of México. *Econ. Bot.* 48: 76 - 83.

- Pimienta-Barrios, E. y P. S. Nobel. 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 120: 1082-1086.
- Pimienta-Barrios, E. y P. S. Nobel. 1998. Vegetative, reproductive and physiological adaptations to aridity of pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). *Econ. Bot.* 52: 391-401.
- Pimienta-Barrios, E., J. Zañudo-Hernández, E. Yépez, E. Pimienta-Barrios y P. S. Nobel. 2000. Seasonal variation of net CO₂ uptake for cactus (*Opuntia ficus-indica*) and pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) in a semi-arid environment. *J. Arid Env.* 44: 73_83.
- Robinson, D. 1991. Strategies for optimizing growth in responses to nutrient supply. *Plant Growth Interactions with Nutrition and Environment* (Porter, R. J. y D.W. Lawlor). Society for Experimental Biology, Seminar Series 43. Cambridge University Press, U. K., pp 177-205.
- Ryugo, K. 1988. *Fruit culture*. Wiley, New York, USA., 344 p.
- Sachs, R. M. y W. P. Hackett. 1983. Source-sink relationships and flowering. En: Meudt, W. J. (ed.). *Strategies of plant reproduction*, Symposium number 6. Allanheld, Osmun & Co. Publishers, USA., pp. 263-272.
- Salcedo, P. E. y H. Arreola N. 1991. El cultivo del pitayo en Techaluta, Jalisco. *Cact. Suc. Mex.* 18: 87-95.
- Sánchez-Mejorada, R. H. 1984. Breves notas sobre la vegetación y las cactáceas de las Islas Marias. *Rev. Cact. Suc. Mex.* 29: 8-9.

- Sanderson, K. C., Y. S. Ho, W.C. Martín, Jr. y B. N. Redd. 1986. Effect of photoperiod and growth regulators on growth of three Cactaceae. *HorScience* 21: 1381-1382.
- Torres, E. R. 1984. *Manual de Conservación de Suelos Agrícolas*. Editorial Diana, México, D.F., 180 p.
- Yoder, B. J., M.G. Ryan, R. H. Waring, A. W. Schoettle y M. R. Kaufmann. 1994. Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. *For. Sci.* 40: 513-527.

Growth and development of the arborescent cactus *Stenocereus queretaroensis* in a subtropical semiarid environment, including effects of gibberellic acid

EULOGIO PIMIENTA,¹ GERARDO HERNANDEZ,¹ ALEJANDRO DOMINGUES¹ and PARK S. NOBEL^{2,3}

¹ Departamento de Ecología, Centro de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Las Agujas, Zapopan, Jalisco, 45110, México

² Department of Biology, University of California, Los Angeles, CA 90095-1606, USA

³ Author to whom correspondence should be addressed

Received February 7, 1997

Summary In *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum, an arborescent cactus cultivated in Jalisco, Mexico, for its fruits but studied here in wild populations, stem extension occurred in the autumn at the beginning of the dry season, flowering and fruiting occurred in the spring at the end of the dry season, and new roots grew in the summer during the wet season. The asynchrony of vegetative and reproductive growth reduces competitive sink effects, which may be advantageous for wild populations growing in infertile rocky soils. Seasonal patterns of sugars in the roots and especially the stems of *S. queretaroensis* were closely related to the main phenological stages, becoming lower in concentration during periods of major stem extension. Cessation of stem extension occurred in 100-year-old plants for which injection of GA₃ reinitiated such growth. Isolated chlorenchyma cylinders had maximum extension in a bathing solution containing 0.1 µM gibberellic acid.

Keywords: phenology, photosynthetic photon flux, pitayos, soluble sugars, stem extension.

Introduction

Pitayos (*Stenocereus* spp.) are arborescent cacti that produce attractive edible fruits under both wild and cultivated conditions (Nobel 1994, Pimienta-Barrios and Nobel 1994). The wild species commonly occur on subtropical inland mountain slopes and along coastal plains in semiarid regions of the west and northeast coasts of Mexico (Bravo 1978), where they grow on rocky slopes in shallow infertile soils (Huerta 1995). In contrast, recently domesticated populations are cultivated in deep alluvial soils (Salcedo and Arreola 1991), mostly in central Mexico (Pimienta-Barrios and Nobel 1994). Phenological, physiological, and reproductive aspects of *Stenocereus* in cultivated populations have been characterized (Lomeli and Pimienta 1993, Nobel and Pimienta-Barrios 1995, Pimienta-Barrios and Nobel 1995). However, there has been little research done on wild populations, even though

Stenocereus is an important component of tropical and subtropical deciduous forests and has been a crucial food staple since ancient times (Pimienta-Barrios and Nobel 1994).

An objective of the present research was to relate growth in wild populations of *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum in the Sayula Basin of Jalisco, Mexico, to abiotic environmental parameters, specifically to temperature, rainfall, and photosynthetic photon flux. Quantitative information on the effects of these three parameters on daily net CO₂ uptake and growth of other cacti is available, with rainfall usually exerting the greatest influence (Nobel 1988). The arborescent *S. queretaroensis* is native to semiarid ecosystems of tropical and subtropical forests of Mexico that are characterized by a rainy summer and a dry period from late autumn through the spring. Thus, photosynthesis would be expected to be greatest in the summer and early autumn and may be minimal during the rest of the year, which would affect the sugar concentrations of various organs. Seasonal changes in sugar concentrations were therefore monitored in stems and roots over an entire year. Little is known about the hormonal responses of cacti (Mauseth 1976, Sanderson et al. 1986, Nobel 1996). For other tree species, gibberellic acid can stimulate stem elongation and, although a wide range of concentrations can be effective, tissue concentrations near 1 µM are often optimal (Moore and Ecklund 1975, Pharis and King 1985, Bradford and Trewavas 1994). Therefore, we determined whether vegetative growth leading to stem extension is affected by gibberellic acid in *S. queretaroensis*. The hypothesis proposed is that *S. queretaroensis* is a slow-growing species that has evolved special physiological and phenological strategies to cope with a stressful environment.

Materials and methods

Plants and study site

Stenocereus queretaroensis is a leafless arborescent cactus growing up to 8 m in height with a well-defined short trunk and

numerous, mostly vertical, branches. Plants in wild populations were monitored at Zacoalco, Jalisco, 78 km south-southwest of Guadalajara. The site is in the Sayula Basin in southern Jalisco at 24°14' N, 103°34' W, and 1350 m elevation. Growth and sugar concentrations were determined for photosynthetic stems of eight randomly selected mature plants approximately 60 years old (age was estimated by counting the light-colored bands produced annually that encircle the main stems and branches). Seven additional plants approximately 100 years old were selected for injection of gibberellic acid.

Phenological stage and environmental data

The times of initiation and termination of the main vegetative and reproductive phenophases (stem elongation, flowering and fruit development, and new root growth) were determined monthly for the eight mature 60-year-old plants. Photosynthetic photon flux (PPF, wavelengths of 400 to 700 nm) measurements for the eight plants were also taken monthly approximately each hour with an LI-190S quantum sensor (Li-Cor, Lincoln, NE) in an open field and at three canopy positions (top, middle, and basal one-thirds of the plant height) in each of the four cardinal directions. These data are presented as mean daily values in a horizontal plane. Soil water content was determined for six soil samples that were collected monthly from the center of the root zone (a depth of 15 cm) and dried at 80 °C until no further mass change occurred (generally within 72 h); data are expressed as percent water content: (fresh mass - dry mass)/dry mass (Torres 1984). Daily air temperatures and rainfall were obtained from an official weather station maintained by the Comisión Nacional del Agua, Delegación Jalisco, at Zacoalco.

Seasonal variation in sugars

Tissue samples for total soluble sugars and reducing sugars were excised monthly from stems and roots of the eight plants. Samples 15 mm in length and containing equal amounts of chlorenchyma and water-storage parenchyma were removed from each side of the ribs pointing in each of the four cardinal directions. A similar mass of tissue (about 1 g fresh weight) was collected from older main roots and new rain-induced fine roots of each plant approximately 1.2 m radially outward from the base of the main stem and to a depth of 20 cm. Samples were homogenized in a blender, and soluble sugars were extracted with 10 ml of 80% ethanol at 75 °C for 5 min. Amounts of reducing sugars and total sugars from different aliquots were expressed in glucose equivalents (Carnal and Black 1989).

Effects of gibberellic acid

The effect of gibberellic acid (GA₃, Grade III, Sigma, St. Louis, MO) on stem extension was studied on seven older (100-year-old) mature plants. In the autumn (October 22, 1994) and early spring (April 17, 1995), GA₃ (1 ml of various concentrations) was injected at the apex of six randomly chosen stems of each plant, using a fine hypodermic needle underneath the epidermal tissue. Stem length was measured monthly

with a calibrated ruler aligned with a reference mark on the stems (elongation occurred only near the stem apices).

To examine the response of chlorenchyma tissue to GA₃, cylinders aligned with the stem axis were excised with a 3-mm diameter corkborer. Samples were taken on March 6, 1995 from the apex of 7-year-old branches of the 60-year-old plants. The tissue cylinders were cut to 7-mm lengths with a razor blade. Five tissue sections from each of five plants were placed in individual petri dishes for each treatment concentration. The petri dishes were maintained in a 12-h photoperiod (PPF of 75 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ provided by incandescent lamps), and cylinder length increases were measured after 72 h.

Results

Stem extension for *Stenocereus queretaroensis* occurred mainly in autumn and early winter, October through December (Figure 1a). Flowering started in early February, ending in early April, and fruit ripening occurred from early March until

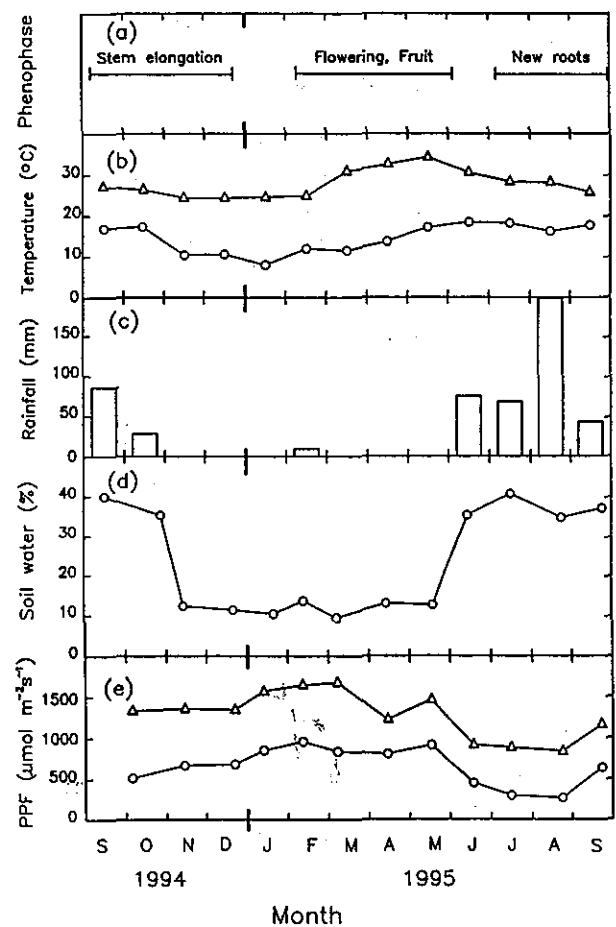


Figure 1. (a) Phenological stages of *Stenocereus queretaroensis*, (b) daily minimum (O) and maximum (Δ) mean air temperatures over a month, (c) total monthly rainfall, (d) soil water content, and (e) mean photosynthetic photon flux (PPF) from midmorning to midafternoon in an open field (Δ) and within the plant canopy (O) at Zacoalco, Jalisco, Mexico.

the end of May (Figure 1a). Growth of new roots coincided with the start of the summer rainy season (Figure 1a).

Monthly means of daily air temperature extremes in Za-coalco, Jalisco, were 8 to 18 °C at night and 24 to 34 °C during the daytime (Figure 1b). The warmest month was May, which is just before the rainy season. Total rainfall in the 1-year period considered was 497 mm, 77% occurring from June through September (Figure 1c). The soil water content ranged from 9.9% in March to 41.3% in July (Figure 1d). The highest percentages (over 35%) were recorded during the summer and early autumn, coinciding with the rainy season, and the lowest percentages (less than 12%) from November through May. Photosynthetic photon flux was lowest during the rainy season (summer) and highest during the dry season, particularly late spring (Figure 1e). Mean PPF from midmorning to midafternoon was $1250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, with highest values in March and lowest values during the summer. Mean daytime PPF within the canopy was 53% of that in the open field (Figure 1e). Because of changes in shading by neighboring vegetation, the mean PPF values ranged from 38% in the summer when leaf development on other species was extensive to 62% in the spring.

Total sugars per unit stem fresh weight declined from October to January, increased through April, decreased in May and June, and then increased through September (Figure 2a). Reducing sugars showed a similar sharp decrease from October to January but then increased through September (Figure 2b).

Both total and reducing sugars per unit fresh weight were low in main roots in November and December, after which

they increased substantially (Figure 3). Total sugars had maxima in the early spring and midsummer (March and July; Figure 3a). Reducing sugars decreased during the spring and reached their maximum in midsummer (Figure 3b). For new rain-induced fine roots, total sugars per unit fresh weight progressively increased during the summer, whereas reducing sugars decreased (Figure 3).

The application of GA_3 stimulated stem extension in old plants that were not growing (Figure 4). Application of 10^{-3} M GA_3 in the autumn led to a stem extension of 12.9 cm from late November until mid-February, 10^{-4} M GA_3 led to 59% as much extension, whereas elongation by the control stems did not occur. Similarly, a second application of 10^{-3} M GA_3 in the early spring led to an additional 10.6 cm stem extension by early July, 10^{-4} M GA_3 led to 27% as much, and 10^{-5} M GA_3 led to 3% as much (Figure 4).

A dose-response curve for chlorenchyma cylinders exposed to different concentrations of GA_3 indicated that cylinder length progressively increased up to 10^{-7} M GA_3 in the bathing solution and then decreased (Figure 5). Cylinder length increased 91% for the control, 303% for 10^{-7} M GA_3 , and 121% for 10^{-3} M GA_3 , the highest concentration applied.

Discussion

The rainy season is the main growth period for most species (Larcher 1995) but not for *Stenocereus queretaroensis*, in which the highest rates of vegetative growth, as shown by stem extension in this study, occurred in the autumn, coinciding

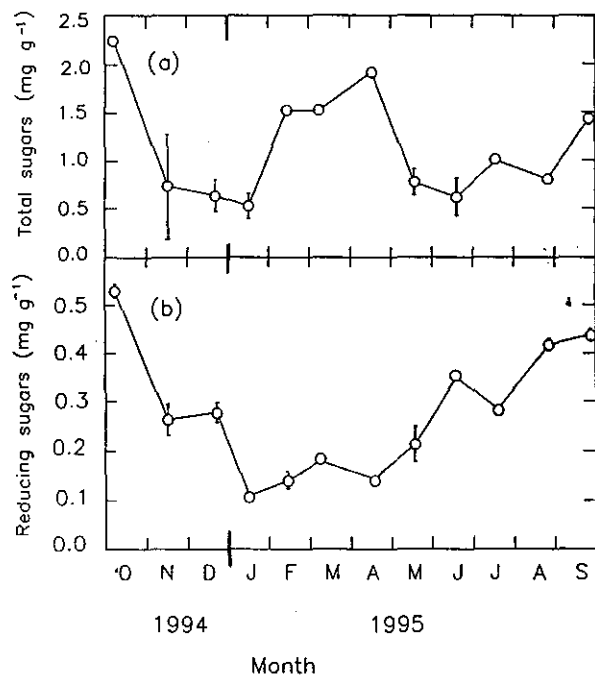


Figure 2. Monthly concentrations of (a) total sugars and (b) reducing sugars in stems of *S. queretaroensis*. Data on a fresh weight basis are means \pm SE, except when the SE was smaller than the symbol ($n = 8$ plants).

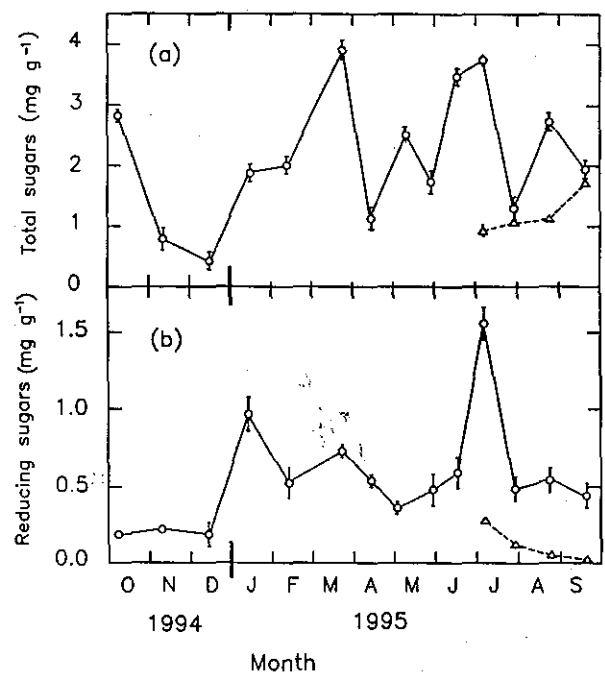


Figure 3. Monthly concentrations of (a) total sugars and (b) reducing sugars in older main roots (O) and new rain-induced fine roots (Δ) of *S. queretaroensis*. Data on a fresh weight basis are means \pm SE ($n = 8$ plants).

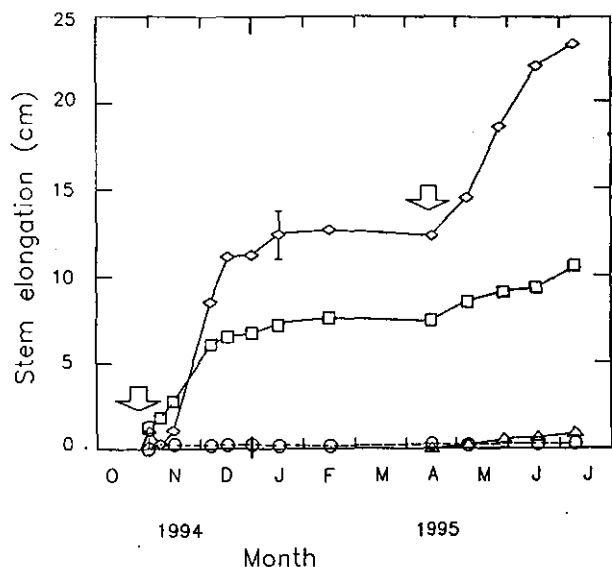


Figure 4. Monthly stem extension for approximately 100-year-old *S. quere-taroensis* injected with 0 (○), 10^{-5} (△), 10^{-4} (□), or 10^{-3} (◇) M GA₃ on the two dates indicated by arrows. Data are means ± SE ($n = 7$ plants).

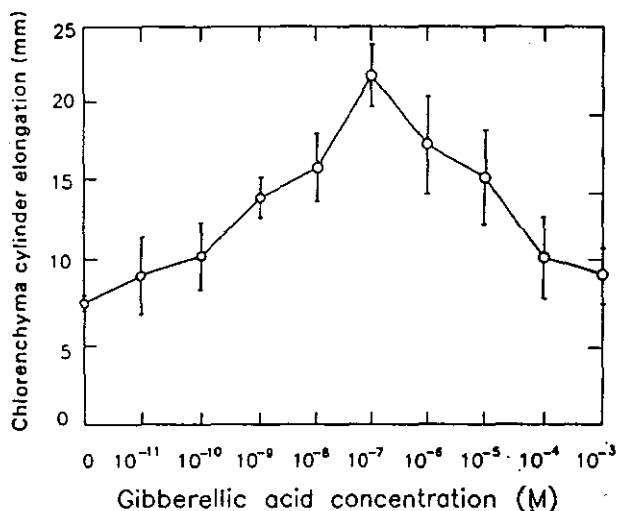


Figure 5. Dose-response curve for extension of chlorenchyma cylinders from stems of *S. quere-taroensis* in response to GA₃. Data are means ± SE ($n = 5$ plants).

with the beginning of the dry season when local grasses and herbaceous plants die back and deciduous trees and shrubs shed their leaves. Root growth was the conspicuous vegetative growth event for *S. quere-taroensis* during the summer wet period. Similarly, certain tree species in dry tropical regions have root growth in the rainy season (Jansen 1967). However, for woody perennials growing in temperate climates, root growth generally begins in the early spring when soil temperatures are rising and precedes stem growth, which occurs at the end of the spring and during the summer (Kozłowski et al. 1991).

In both tropical and desert climates, seasonal variability in water availability usually determines the timing of phenological stages, which are determined by seasonal changes in temperature in temperate climates (Nobel 1988, Larcher 1995). Although *S. quere-taroensis* grows in subtropical climates, soil water availability may not regulate its predominant morphological growth, because stem extension started at the end of summer when soil water was limiting. Moreover, irrigation of cultivated *S. quere-taroensis*, even when temperatures are favorable for photosynthesis and growth, does not markedly affect stem extension or reproductive development (Pimienta-Barrios and Nobel 1995). In wild populations of *S. quere-taroensis*, as in cultivated populations (Nobel and Pimienta-Barrios 1995, Pimienta-Barrios and Nobel 1995), vegetative growth (stem extension and root growth) did not coincide with reproductive growth, which occurred in the spring. This asynchrony reduces competitive sink effects, regulating assimilate partitioning to different organs (Pimienta-Barrios and Nobel 1995), which may be advantageous for growth in infertile rocky soils. The occurrence of fruit ripening at the end of the spring just before the wet summer may be optimal for seed germination and seedling establishment for *S. quere-taroensis*. Similarly, an optimal-time-of-germination hypothesis predicts that fruiting should coincide with the start of the rainy season in seasonally dry forests (van Schaik et al. 1993).

The mean daytime PPF available within *S. quere-taroensis* plants was lowest during the summer because of shading by neighboring vegetation and substantial cloudiness accompanying the period of maximal rainfall. In spring, mean daytime PPF available within plants was 850 to 980 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, whereas in the summer it was only 350 to 680 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (about 44% less). Because net CO₂ uptake by *S. quere-taroensis* is approximately linearly related to PPF in this range (Nobel and Pimienta-Barrios 1995), growth during the summer can be partially limited by irradiance, especially for the shorter young plants that are more heavily shaded by the surrounding vegetation. At the end of summer when neighboring vegetation had shed its leaves, the irradiance was higher, creating conditions more favorable for photosynthesis at a time when water was still available in both the soil and the storage tissues of these cacti. Later in the dry season up to the end of the next spring, low soil water contents should greatly reduce net CO₂ uptake and carbon storage, which greatly limits growth of other cacti (Nobel 1988).

The seasonal pattern of sugars in the stems and roots of *S. quere-taroensis* was related to the main phenophases. For instance, sugars stored in stems during the summer decreased during the main period of stem extension. Nobel and Pimienta-Barrios (1995) observed that CO₂ uptake from June to October under generally favorable environmental conditions is accompanied by minimal vegetative and reproductive sinks, thereby favoring assimilate accumulation. For rain-induced fine roots, reducing sugars decreased during the summer, whereas total sugars in both branches and fine roots of many other woody perennials reach a maximum in autumn, decreasing rapidly in

early spring (Haddad et al. 1995) at the onset of their vegetative and reproductive phenophases (Kozłowski et al. 1991).

Annual stem extension of wild *S. queretaroensis* initially increases with plant age (Dominguez 1995), similar to wild populations of another arborescent cactus *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Britt. & Rose (Parker 1988). However, this is in contrast to cultivated *S. queretaroensis* (Pimienta-Barrios and Nobel 1995), where growth and sugar concentrations are higher during the summer than for wild populations, presumably because the elimination of shading by other species results in higher PPFs within the canopy.

Stem extension leading to vertical growth eventually ceases for wild *S. queretaroensis* at approximately 100 years of age. Such reduced growth is well documented in other trees and has been related to photosynthetic decline, increased respiration, and lower xylem hydraulic conductivity (Yoder et al. 1994). Injection of GA₃ into such old *S. queretaroensis* stimulated stem extension. Extension of isolated stem cylinders was maximal in a bathing solution containing 0.1 μM gibberellic acid, a somewhat lower optimal concentration than for other vascular plant species (Moore and Ecklund 1975, Pharis and King 1985, Bradford and Trewavas 1994). The greater sensitivity of chlorenchyma cylinders compared with intact stems to the application of GA₃ may reflect local hormone concentrations. Similarly, stomata of perfused epidermal strips are more sensitive to abscisic acid than stomata in intact leaves (Trejo et al. 1995).

Wild plants of *S. queretaroensis* occur in infertile rocky soil and grow relatively slowly. In general, plants with low growth rates are common in nutrient-deficient habitats and are less morphologically and physiologically plastic than plants with potentially higher growth rates (Grime and Hunt 1975). Slowly growing trees tend to live longer than rapidly growing trees because they allocate more photosynthate to protective features, such as thick bark and decay-inhibiting chemicals, and usually require lower nutrient supplies to maintain optimal growth (Loechele 1988, Robinson 1991). The low rates of growth and photosynthesis for cultivated *S. queretaroensis* are associated with low tissue concentrations of nitrogen, chlorophyll and some micronutrients (Fe, Mn), even in deep alluvial soils (Nobel and Pimienta-Barrios 1995). Chronic limitations in mineral nutrient supply prevailing in the regions of wild populations of *S. queretaroensis* should impose major constraints on carbon assimilation, as observed in other species (Mooney et al. 1991). In addition, low concentrations of gibberellic acid or other hormones may also contribute to the low growth rates of *S. queretaroensis*. This species has a low plasticity for growth and when cultivated it does not respond to favorable summer conditions, even though wild populations of *S. queretaroensis* exhibit major vegetative growth at this time. Rather, the vegetative and subsequent reproductive growth of *S. queretaroensis* occur primarily when seasonal competition for available resources with other species is minimal.

Acknowledgments

This project was supported by CONACYT Grant 0568P-N9032 and the UCLA Council on Research. We thank Julia Zañudo and Cecilia Neri-Luna for laboratory measurements and Magali Neri-Luna for drawing the figures.

References

- Bradford, K.J. and A.J. Trewavas. 1994. Sensitivity thresholds and variable time scales in plant hormone action. *Plant Physiol.* 105:1029–1036.
- Bravo, H.H. 1978. *Las Cactaceas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, 743 p.
- Carnal, N.W. and C.C. Black. 1989. Soluble sugars as the carbohydrate reserve for CAM in pineapple leaves. *Plant Physiol.* 90:91–100.
- Dominguez, A.T. 1995. Efecto del Suministro de Agua en el Desarrollo y Esfuerzo Reproductivo del Pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). Bachelor's Thesis. Universidad de Guadalajara, México, 67 p.
- Grime, J.P. and R. Hunt. 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol.* 63:393–422.
- Haddad, Y., D. Clair-Maczulajty and G. Bory. 1995. Effects of curtain-like pruning on distribution and seasonal patterns of carbohydrate reserves in plane (*Platanus acerifolia* Wild) trees. *Tree Physiol.* 15:135–140.
- Huerta, M.G. 1995. Aspectos Ecologicos del "Pitayo" y "Cardon," en la Cuenca de Sayula, Jalisco, México. Master's Thesis. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México, 77 p.
- Jansen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21:620–637.
- Kozłowski, T.T., P.J. Kramer and S.G. Pallardy. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press, San Diego, CA, 657 p.
- Larcher, W. 1995. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. 3rd Edn. Springer-Verlag, Berlin, 506 p.
- Loechele, C. 1988. Tree life history strategies. The role of defenses. *Can. J. For. Res.* 18:209–227.
- Lomeli, E. and E. Pimienta. 1993. Demografía reproductiva del pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Web.) Buxbaum). *Revista Cactaceas Suculentas Mexicanas* 38:13–19.
- Mauseth, J.D. 1976. Cytokinin- and gibberellic acid-induced effects on the structure and metabolism of shoot apical meristems in *Opuntia polyacantha* (Cactaceae). *Am. J. Bot.* 63:1295–1301.
- Mooney, H.A., W.E. Winner and E.J. Peil. 1991. Response of plants to multiple stresses. Academic Press, San Diego, CA, 422 p.
- Moore, T.C. and P.R. Ecklund. 1975. Role of gibberellins in the development of fruits and seeds. In *Gibberellins and Plant Growth*. Ed. H.N. Krishnamoorthy. Wiley Eastern, New Delhi, India, pp 145–182.
- Nobel, P.S. 1988. *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press, New York, 270 p.
- Nobel, P.S. 1994. *Remarkable agaves and cacti*. Oxford University Press, New York, 166 p.
- Nobel, P.S. 1996. Shading, osmoticum, and hormone effects on organ development for detached cladodes of *Opuntia ficus-indica*. *Int. J. Plant Sci.* 157:722–728.
- Nobel, P.S. and E. Pimienta-Barrios. 1995. Monthly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis*: relationships to environmental conditions, net CO₂ uptake and seasonal variations in sugar content. *Environ. Exp. Bot.* 35:17–24.

- Parker, K.C. 1988. Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in southern Arizona. *Bot. Gaz.* 149:335-346.
- Pharis, P.P. and R.W. King. 1985. Gibberellins and reproductive development in seed plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 36:517-568.
- Pimienta-Barrios, E. and P.S. Nobel. 1994. Pitaya (*Stenocereus* spp., Cactaceae): an ancient and modern fruit crop of Mexico. *Econ. Bot.* 48:76-83.
- Pimienta-Barrios, E. and P.S. Nobel. 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 120:1082-1086.
- Robinson, D. 1991. Strategies for optimising growth in response to nutrient supply. In *Plant Growth Interactions with Nutrition and Environment*. Society for Experimental Biology, Seminar Series 43. Eds. J.R. Porter and D.W. Lawlor. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., pp 177-205.
- Salcedo, E.P. and H. Arreola. 1991. El cultivo del pitayo en Techaluta, Jalisco. *Revista Cactaceas Suculentas Mexicanas* 36:84-91.
- Sanderson, K.C., Y.-S. Ho, W.C. Martin, Jr. and B.N. Reed. 1986. Effect of photoperiod and growth regulators on growth of three Cactaceae. *Hortscience* 21:1381-1382.
- Torres, E.R. 1984. *Manual de conservacion de suelos agricolas*. Editorial Diana, México D.F., 180 p.
- Trejo, C.L., A.L. Clephan and W.J. Davies. 1995. How do stomata read abscisic acid signals? *Plant Physiol.* 109:803-811.
- van Schaik, C.P., J.W. Terborgh and S.J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24:353-377.
- Yoder, B.J., M.G. Ryan, R.H. Waring, A.W. Schoettle and M.R. Kaufmann. 1994. Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. *For. Sci.* 40:513-527.