

1996 - B

092408647

# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

---

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



CUCBA



BIBLIOTECA CENTRAL

RELACION DE LOS FACTORES CLIMATICOS CON EL  
DESARROLLO Y LA ACTIVIDAD FISIOLÓGICA EN POBLACIONES  
SILVESTRES Y CULTIVADAS DE PITAYO ( *Stenocereus*  
*queretaroensis* ( WEBER ) BUXBAUM ).

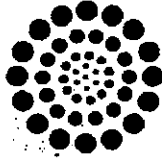
---

## TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:  
LICENCIADO EN BIOLOGIA  
P R E S E N T A:

JULIA ZAÑUDO HERNANDEZ  
ZAPOPAN, JALISCO. MARZO DE 1998

---



**SEP · CONACYT**

*Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología*

Este trabajo se realizó en el Laboratorio de Ecofisiología Vegetal del Departamento de Ecología, División Ciencias Biológicas y Ambientales de Universidad de Guadalajara (CUCBA), bajo la dirección del Dr. Eulogio Pimienta Barrios. Esta tesis se realizó con el financiamiento otorgado por el CONACYT al proyecto: "Relación entre la actividad fotosintética, la variación estacional de carbohidratos y el esfuerzo reproductivo en poblaciones silvestres de pitayo [*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum]. Proyecto 0568P-B9506.



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

**C. JULIA ZAÑUDO HERNANDEZ**  
**P R E S E N T E.**

Manifestamos a Usted que con esta fecha ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de TESIS con el título "RELACION DE LOS FACTORES CLIMATICOS CON EL DESARROLLO Y LA ACTIVIDAD FISIOLÓGICA EN POBLACIONES SILVESTRES Y CULTIVADAS DE PITAYO (*Stenocereus queretaroensis* (Weber Buxbaum))" 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 "**  
**LAS AGUJAS, ZAPOPAN, JAL., MARZO 31 DE 1998**

  
**M. EN C. ARTURO OROZCO BAROCIO**  
**PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACION**

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

COMITE DE  
TITULACION



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

AOB/JLNH/memn\*

C.M.C. ALFONSO E. ISLAS RODRÍGUEZ  
DIRECTOR DE LA DIVISION DE CIENCIAS  
BIOLOGICAS Y AMBIENTALES DE LA UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

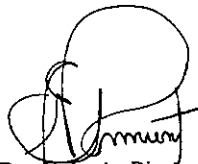
P R E S E N T E

Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo revisado el trabajo de tesis que realizó la pasante de Biología JULIA ZAÑUDO HERNANDEZ código 092408647 intitulado “RELACIÓN DE LOS FACTORES CLIMATICOS CON EL DESARROLLO Y LA ACTIVIDAD FISIOLÓGICA EN POBLACIONES SILVESTRES Y CULTIVADAS DE PITAYO (*Stenocereus queretaroensis* (WEBER) BUXBAUM)”, ha quedado debidamente concluido, por lo que consideramos que reúne los requisitos para su impresión y pueda realizarse el Examen Profesional correspondiente.

Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo, y agradecemos la atención que se sirva prestar a la presente.

A T E N T A M E N T E

Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jal., marzo de 1998.



Dr. Eulogio Pimenta Barrios  
DIRECTOR DE TESIS

SINODALES

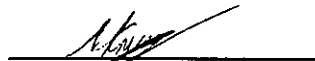
Biol. Hilda J. Arreola Nava



M.C. Blanca C. Ramírez Hernández



M.C. Maria Cruz Arriaga Ruíz



# CUCBA



## BIBLIOTECA CENTRAL

### DEDICATORIAS

A mi familia en especial Betsabé y Hugo, quienes forman una parte importante de mi vida, y a todas aquellas personas que por lo menos una vez me dijo... y cuándo te titulas?

## AGRADECIMIENTOS

A mis padres y hermanos por su cariño, apoyo, paciencia, y confianza durante mi formación profesional y humana.

Al director de esta tesis, Dr. Eulogio Pimienta Barrios por su apoyo incondicional, por permitirme formar parte de su equipo de trabajo, compartir su sabiduría, tener confianza y paciencia, y encuasarme por el ámbito profesional y como investigador.

A los sinodales de éste trabajo, Biol. Hilda J. Arreola Nava, por la ayuda y paciencia en la revisión del manuscrito, y por sus contribuciones para el mejoramiento de éste; M.en C. Blanca C. Ramírez Hernández, por sus comentarios hacia el manuscrito, y por brindarme su amistad; M. En C. Maria Cruz Arriaga Ruíz, por la contribución a la revisión del manuscrito.

A mis compañeros de laboratorio, Blanca Ramírez porque además de ser mi amiga, mostrarme como mejorar tanto humana como profesionalmente, somos cómplices de muchas travesuras; A Lucila Méndez, por su ayuda en los quehaceres de laboratorio, paciencia, y por brindarme su amistad; Enrico Yopez, Marcela, y Joanna por su compañerismo y amistad. También a las personas que me ayudaron a adaptarme cuando inicie en el laboratorio; Francisco Cuevas y Ernesto Gutiérrez, por su compañerismo, amistad y enseñanzas; Alejandro Domínguez y Alexander De Luna por su amistad y compañerismo; Esther Arceta y Erick De la Barrera porque su amistad va más allá del laboratorio, compartir sus conocimientos y ser mis contemporáneos tesisistas.

A los M. en C. Alejandro Muñoz por su paciencia, ayuda y amistad; Martín Huerta por su ayuda y amistad; Eduardo Juárez, Martín Pérez por su compañerismo y amistad. Al M.en C. Enrique Pimienta por su amistad y ejemplo de paciencia.

Y no menos al Biol. Ildelfonso Enciso por brindarme su amistad, su apoyo incondicional, tenerme paciencia y sobre todo por su constante pregunta... y tu tesis cuándo?.

A la familia Arceta González por tratarme como un miembro más de ellos, en especial a Verónica y Esther por hacer mi vida un poco más grata.

A mis amigos de siempre Imelda Soto, y Daniel Borrego por compartir sus sucesos conmigo y estar cuando los necesito.

A mi mejor amiga y “hermana” Verónica Arceta, que aunque no compartamos genes hemos compartido momentos de alegría, tristeza y enojo que nunca se olvidan; y desde luego por ser mi confidente.

A mis compañeros de generación (92-96) por todo lo que pasamos durante nuestra formación académica, en especial a los de la orientación de Biología Experimental y a las personas más acercadas a mí: Emmanuel, Javier, Luis, Mireya, Claudia, y Rocío.

A mis mejores maestros que han dejado huella durante toda mi vida académica Ing. Francisco Salazar, M.C.P. Rodolfo González, Dr. Eulogio Pimienta, M en C. Patricia Castro, a los Q.F.B Adolfo Cárdenas y Rosa Ma. Domínguez, M en C. Arturo Orozco y Dr. Eduardo Vázquez- Valls.

A la sra. Felicitas Carrillo por ayudarme administrativamente desde mi bachillerato hasta en la contribución para la impresión de este trabajo.

Y no por ser los últimos los menos, a mis padres por su cariño, apoyo y por los sacrificios que hicieron porque llegara hasta donde estoy, a mis hermanos en especial a Guillermina, Magdalena y Dagoberto por su ayuda, consejos, e impulsarme a ser mejor cada día en lo profesional y como persona.

I. INTRODUCCION	1
II. REVISION DE LITERATURA	
2.1 Origen y Distribución del género <i>Stenocereus</i>	3
2.2 Tendencias Evolutivas de <i>Stenocereus queretaroensis</i>	4
2.3 Historia de la Clasificación Taxonómica de <i>Stenocereus</i>	5
2.4 Ubicación Taxonómica de <i>Stenocereus queretaroensis</i>	7
2.5 Descripción Botánica de <i>Stenocereus queretaroensis</i>	7
2.6 Fenología	8
2.7 Establecimiento de las plántulas	10
2.8 Crecimiento Reproductivo	12
2.9 Crecimiento Vegetativo	13
2.10 Morfología y Anatomía	
2.10.1 Morfología	14
2.10.2 Anatomía	15
2.11 Fisiología	18
2.11.1 Metabolismo Acido Crasuláceo	19
2.11.2 Actividad Fotosintética de <i>Stenocereus queretaroensis</i>	21
2.12. Metabolismo de Carbohidratos	23
2.12.1 Azúcares Solubles	24
2.12.2 Almidón	24
2.12.3 Mucílago	26
2.12.4 El Mucílago como producto de Almacenamiento	27
2.13 Biología Reproductiva de <i>Stenocereus queretaroensis</i>	28
2.13.1 Diferenciación Floral	29
2.13.2 Mecanismos de Polonización	30
2.13.3 Desarrollo del fruto	30
2.14 Demografía Reproductiva	31
2.15 Germinación de Semillas	33





2.16 Aspectos Agronómicos	
2.16.1 Zonas de Producción	34
2.16.2 Establecimiento de Poblaciones Cultivadas de <i>Stenocereus</i>	35
2.16.3 Labores Culturales Realizadas en las Plantaciones	36
2.16.4 Cosecha de los Frutos	38
3. OBJETIVO GENERAL E HIPOTESIS	40
4. MATERIALES Y METODOS	
4.1 Descripción de Plantas y del Area de Estudio	41
4.2 Datos Climáticos	41
4.3 Datos Fenológicos	42
4.4 Crecimiento Primario de las Ramas	42
4.5 Fotosíntesis	42
4.6 Evaluación de la Variación Estacional de Carbohidratos de Reserva y Solubles	43
4.6.1 Extracción y determinación de Azúcares Reductores	44
4.6.2 Extracción y determinación de Almidón	44
4.6.3 Extracción y determinación de Mucílago	45
5. RESULTADOS Y DISCUSION	
5.1 Datos Climáticos	47
5.2 Fenología	48
5.3 Crecimiento Primario	50
5.4 Fotosíntesis	54
5.5 Variación Estacional de Carbohidratos	56
6. CONCLUSIONES	60
7. BIBLIOGRAFIA	62

## INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla No. 1. Asimilación neta de CO <sub>2</sub> , pérdida de agua y eficiencia en uso de Agua en plantas C <sub>3</sub> , C <sub>4</sub> , MAC	22
Tabla No.2. Número de flores iniciadas, Flores maduras y Frutos maduros Registrados por planta en <i>S. queretaroensis</i>	33
INDICE DE FIGURAS	
Figura 1 Descripción del área de Estudio	46
Figura 2 Datos Climáticos del área de Estudio	48
Figura 3 Fenofases de <i>S. queretaroensis</i>	50
Figura 4 Crecimiento Primario de plantas jóvenes y adultas de Techaluta y Zacoalco de Torres, Jalisco	53
Figura 5 Asimilación neta de CO <sub>2</sub> en plantas adultas y jóvenes de <i>S. queretaroensis</i>	55
Figura 6 Variación estacional de carbohidratos de reserva y solubles de <i>S. queretaroensis</i> en Techaluta, Jalisco	58
Figura 7 Variación estacional de carbohidratos de reserva y solubles de <i>S. queretaroensis</i> en Zacoalco de Torres, Jalisco	59

## INTRODUCCION

El 40% de la superficie de la Tierra son zonas áridas y semiáridas (OIES,1991), éstas se caracterizan por una baja precipitación pluvial y una alta evaporación, lo cual reduce la disponibilidad de agua y la productividad vegetal. En estos ecosistemas la vegetación sobresaliente son especies perennes de tallos suculentos que presentan actividad fotosintética en reemplazo de las hojas, que en la mayoría de las especies vegetales es el órgano fotosintético (Nobel, 1995; Nilsen *et al.*, 1990). Estas plantas presentan algunas adaptaciones estructurales (*i.e.* morfología de las raíces, grosor de cutícula, densidad de estomas), fisiológicas (*i.e.* eficiencia en el uso del agua), metabólicas (procesos bioquímicos que ayudan en la resistencia al estrés de agua como es la biosíntesis de solutos compatibles como el glicerol, la prolina) y fenológicos (*i.e.* tiempo de floración) para subsistir en las condiciones limitantes de agua.

En México, las regiones áridas y semiáridas ocupan una parte importante del territorio nacional y poseen una gran diversidad de especies silvestres que son importantes en la agricultura que se practica en éstas zonas. Los habitantes de estas regiones seleccionan plantas con características deseables y las cultivan en corrales o traspatios de sus casas. Entre éstas especies han sobresalido algunas cactáceas productoras de frutos comestibles, de las cuales algunas son: “garambullo” (*Myrtillocactus geometrizans* (Martius) Console), el “nopal tunero” (*Opuntia* spp.) y el pitayo (*Stenocereus* spp), cuyos frutos son comercializados en mercados locales y también son transportados a ciudades cercanas. De éstas especies recientemente ha llamado la atención el pitayo, que en condición cultivada es una especie de importancia económica, tiene requerimientos bajos de agua y fertilización, por lo que necesita poca intervención antropogénica, *Stenocereus queretaroensis*, es una de las pocas especies nativas de las zonas semiáridas de México de que se ha logrado introducir al cultivo en forma intensiva y ha alcanzado un desarrollo espectacular en la

Subcuenca de Sayula en el estado de Jalisco, que es considerado como uno de los principales centros de domesticación (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994). Este trabajo forma parte de un proyecto de investigación orientado a caracterizar aspectos agronómicos y biológicos de *S. queretaroensis*, en este caso la contribución es sobre aspectos relacionados con la fisiología de ésta especie, con énfasis en fotosíntesis, y la variación estacional de carbohidratos de reserva y solubles, y establecer las bases para el manejo (domesticación) y mejor aprovechamiento de ésta especie.



## 2. REVISION DE LITERATURA

### 2.1 Origen y Distribución del género *Stenocereus*

La familia Cactaceae es originaria de América. Evidencias biogeográficas han permitido suponer que el origen de esta familia ocurrió hace 90 ó 100 millones de años (Mauseth, 1991). Se distribuye desde la Patagonia hasta el norte de Canadá (Bravo, 1978), comprende tres líneas evolutivas principales, la subfamilia Pereskioideae que incluye sólo los géneros *Pereskia* y *Maihuenia*, la subfamilia Opuntioideae que comprende los géneros *Pereskia*, *Tacinga*, *Pterocactus*, y *Opuntia*; y la subfamilia Cactoideae que abarca el resto de los géneros que se agrupan en ocho subtribus estas son: Cereeae, Echinocereae, Pachycereeae, Browningieae, Hylocereeae, Rhipsalideae, Notocactaeae y Cactaeae (Barthlott y Hunt, 1993).

La tribu Pachycereeae, dentro de la cual se encuentra *Stenocereus queretaroensis*, comprende dos subtribus; Pachycereinae, y Stenocereinae (Gibson y Nobel, 1986), que son grupos más o menos delimitados que permiten reunir géneros afines. Parece que el origen de los ancestros de esta tribu se encuentra en territorios del Caribe y en el norte de América del sur, en donde se encuentran actualmente distribuidas las especies del género *Leptocereus*, consideradas como las más primitivas entre los *Cereus*. Dichos ancestros emigraron hacia el norte llegando hasta México en donde se establecieron y por las condiciones ecológicas, climáticas, edáficas, fisiográficas, bióticas y genéticas evolucionaron como géneros muy diversos (Gibson y Horak, 1978).

Probablemente el centro de origen de los miembros mexicanos de Pachycereeae fue el sur de México (Gibson y Horak, 1978); pues más de la mitad de éstos se encuentran en Puebla y

Oaxaca mostrando características primitivas; como son hipodermis delgada y ausencia de células mucilaginosas en los tallos. Las especies más especializadas se encuentran fuera de esta zona, y se distribuyen separadamente en los bosques tropicales caducifolios de la vertiente del Pacífico. Paradójicamente los centros de distribución de *S. thurberi*, *S. queretaroensis* y *Stenocereus montanus* coinciden en Michoacán, área geográfica que parece haber jugado un papel crítico en la evolución de este género (Gibson, 1990).

La hibridación interespecífica no es frecuente en el caso de la tribu Pachycereeae, porque sus especies han aparecido por especiación alopátrica. También se descarta la especiación por poliploidización, por lo que se considera el aislamiento geográfico ocasionado por cambios climáticos como principal factor de especiación de esta tribu (*i.e.* *S. alamosensis* y *S. thurberi*) (Friedrich citado por Gibson y Horak, 1978).

## 2.2 Tendencias Evolutivas de *Stenocereus queretaroensis*

Se han considerado como características que revelan la posición filogenética en miembros de la tribu Pachycereeae los siguientes rasgos: en las especies más avanzadas destaca la presencia de triterpenos y alcaloides en los tallos para evitar la herbivoría; en las especies más primitivas se forma un menor número de costillas y las espinas son agudas; por el contrario en las especies evolucionadas se incrementan en longitud y grosor; al igual que la producción de mucílago y la succulencia de tallos. Con respecto a la morfología externa y tamaño de la flor se consideran más primitivas aquellas especies que poseen flores de 4-5 cm de longitud, con ovarios y lóculos relativamente pequeños y con un número reducido de lóbulos del estigma; el tamaño incrementado de la semilla es otra característica de especies evolucionadas, Buxbaum citado por Gibson y Horak

(1978) observó que las semillas de la tribu Pachycerae, carecen de perispermo y endospermo y que la evolución del embrión ha sido hacia el incremento en la succulencia en el eje del hipocotilo y una reducción en el tamaño de los cotiledones.

*S. queretaroensis* posee pocas características primitivas, por lo que se considera una de las especies más evolucionadas de esta tribu, entre las características que revelen adaptaciones a las presiones de selección que son ejercidas en esta especie, son los elementos del xilema, en particular a los vasos, pues estos muestran ornamentación en la pared secundaria escaleriforme y algunas veces se observan espesamientos que se caracterizan por su tendencia a alargarse. En ocasiones se observan vasos escaleriformes con tendencia a reticulados con placas de perforación simple en la parte terminal de los elementos de vaso con inclinación de la pared terminal que van desde oblicuas a transversas (Jiménez *et al.*, 1995). Este tipo de elementos del vaso de xilema es común encontrarlo en cactáceas arborescentes y se consideran más desarrollados (Esau, 1976), en contraste con las cactáceas de tipo cespitoso (*i.e. Mammillaria* sp.), en las que los engrosamientos en los vasos generalmente son de tipo helicoidal o anular (Gibson, 1973), y se consideran primitivos (Esau, 1976).

### 2.3 Historia de la Clasificación Taxonómica de *Stenocereus*.

El nombre *Stenocereus* fue propuesto por Alwyn Berger en 1905 como un subgénero de *Cereus*, la versión original de este subgénero incluía 11 taxa, las que actualmente son consideradas como nueve especies válidas de cinco géneros diferentes (Gibson, 1989). Britton y Rose clasificaron a *Cereus hollianus* como especie tipo del género *Lemaireocereus*. Posteriormente Buxbaum (1961), al hacer una revisión de los géneros de la tribu Pachycerae, encontró que la estructura de la flor y semillas de *C. hollianus* son casi semejantes a las especies del género

*Pachycereus*, por lo cual dicha especie pasó a formar parte de este género. Al desaparecer *C. hollianus* como especie tipo de *Lemaireocereus*, este nombre quedó invalidado y las especies que lo integraban tomaron el término de *Stenocereus*, con lo cual Riccobono en 1909, denominó a este grupo de especies en *Studii sulle Cactee del Orto-Botánico di Palermo* (Bravo, 1978).

Riccobono elevó a *Stenocereus* a la categoría de género y designó como tipo a *Cereus stellatus* Pfeiff, descrita en 1836. Berger clasificó a *Cereus stellatus* como *Stenocereus stellatus* y menciona que está ampliamente distribuida en Oaxaca, Puebla y Morelos. Sin embargo Britton y Rose en 1909 y 1920 trataron a estas especies como *Lemaireocereus stellatus* y en Oaxaca describen otras especies entre estas a *L. treleasi*. Bravo (1978) y Buxbaum (1961) citados por Gibson (1989) adoptan al género *Stenocereus* e incluyen a la mayoría de las especies asignadas a *Lemaireocereus* por Britton y Rose, y *Stenocereus stellatus* llegó a ser el tipo de la subtribu *Stenocereinae*.

*S. queretaroensis* fue descrita originalmente como *Cereus*. Fue incluida en 1909 por Britton y Rose como *Pachycereus*, posteriormente fue agrupada dentro del género *Lemaireocereus* por estos mismos autores y cercanamente emparentado con *L. montanus*. Después en 1951 Backeberg segregó estas dos especies dentro del género *Ritterocereus*. En 1956 Bravo y Mac-Dougall publicaron como nueva especie a *R. chacalapensis* pero Backeberg agrupa a esta nueva especie en un nuevo género como *Marshallocereus chacalapensis* en su libro titulado *Die Cactaceae*. Sin embargo Buxbaum trata a estas tres especies como miembros del género *Stenocereus*. Desafortunadamente Backeberg publica en 1977 su libro *Cactus lexicon* y considera que *S. queretaroensis* pertenece a *Ritterocereus*, *S. montanus* a *Lemaireocereus* y *S. chacalapensis* a *Marshallocereus* o *Ritterocereus* ocasionando confusión en la clasificación de este género (Gibson, 1990).



## 2.4 Ubicación Taxonómica (Gibson y Horak, 1978)

<b>ORDEN</b>	Caryophyllales
<b>FAMILIA</b>	Cactaceae
<b>SUBFAMILIA</b>	Cactoideae
<b>TRIBU</b>	Pachycereae
<b>SUBTRIBU</b>	Stenocereinae
<b>GENERO</b>	<i>Stenocereus</i>
<b>ESPECIE</b>	<i>queretaroensis</i>

## 2.5 Descripción Botánica de *Stenocereus queretaroensis*

Arborescente, candelabrifórmate, con tronco leñoso bien definido, de 5 a 6 m de alto o más, y aproximadamente 35 cm de diámetro. Ramas como de 10 a 15 cm de diámetro, de color verde, en ocasiones con tinte rojizo en el ápice; el conjunto de las ramas forma una copa muy amplia, a veces como de 4 m de diámetro, con 6 a 8 costillas prominentes obtusas o agudas, separadas por amplios intervalos. Aréolas elípticas glandulosas con lana marrón oscuro, que con el tiempo son fieltro café oscuro casi negro (característica distintiva), distantes aproximadamente a 1 cm. Espinas radiales desiguales subuladas y grisáceas con la base rojiza de 6 a 9 que emergen de la aréola, las inferiores como de 3 cm de largo, gruesas, aciculares, desiguales que emergen de la parte media inferior de la aréola. Espinas centrales ninguna, a veces de 2 a 4, cuando jóvenes son rojizas después son grises y reflejas, y 4 cm de largo. Flores subapical o lateral en la extremidad de las ramas, infundibuliformes, de 10 a 12 cm de largo, pericarpelo globoso con escamas ovaladas de 2 mm de

largo, segmentos exteriores del perianto angostamente espatulados u obovados de 3 cm de largo y 2 cm de ancho y rojizos; los interiores oblongos a espatulados, blancos a amarillentos con leve tinte rosa. Fruto globoso hasta ovoide, como de 5 a 6 cm de largo, verde-rojizo; aréolas con lana amarillenta y espinas largas muy del mismo color; cuando el fruto madura, las aréolas se desprenden quedando el pericarpelo desnudo. Pulpa roja de sabor agradable. Semillas de 2.5 mm de largo y 1.5 a 1.8 mm de ancho; testa negra toscamente verrucosa (Bravo, 1978; Arreola-Nava, 1996).

La planta se cultiva por su fruto comestible muy agradable, que se conoce con el nombre de "Pitayas de Querétaro". Existen variedades hortícolas que producen frutos de colores diversos. De esta especie se han aislado algunos triterpenos, entre ellos uno denominado ácido queretaroico (Bravo, 1978; Gibson, 1990).

## 2.6 Fenología

Los climas semiáridos se caracterizan por presentar veranos lluviosos y periodos secos durante el final del otoño hasta el final de la primavera. La estación de lluvias es el principal periodo de crecimiento para la mayoría de las especies que se desarrollan en estos ecosistemas, pero este no es el caso de *S. queretaroensis*. En esta especie las tasas más altas de crecimiento vegetativo se presentan en el otoño, que coincide con el inicio de la estación seca, cuando las gramíneas y las plantas herbáceas se secan y los árboles deciduos desprenden sus hojas. El crecimiento radical es el único evento vegetativo de *S. queretaroensis* que ocurre durante el verano, que es cuando se inicia la diferenciación de las raíces de "lluvia" (nombre aludido por presentar su desarrollo

durante este período), las cuales se secan en su mayoría al final del verano y un porcentaje de estas persisten y pasan a formar parte de las raíces permanentes de las plantas (Arceta, 1997). En forma similar, la estación de lluvias es el periodo dedicado al crecimiento de las raíces en algunas especies de árboles en las regiones tropicales secas (Jansen, 1967). Mientras que, en plantas perennes leñosas que se desarrollan en climas templados el crecimiento de las raíces empieza al inicio de la primavera cuando las temperaturas del suelo se incrementan y este evento precede el crecimiento del tallo, el cual ocurre al final de la primavera y durante el verano (Kozłowski *et al.*, 1991).

En climas tropicales la variación estacional y la disponibilidad de agua determina el tiempo de ocurrencia de las fenofases, mientras que en climas templados están determinadas por los cambios estacionales en temperatura. *S. queretaroensis* se desarrolla en climas subtropicales, y la disponibilidad de agua es el principal factor que regula el crecimiento, debido a que la extensión del tallo se inicia al final del verano cuando la humedad del suelo es limitante, pues se ha encontrado que la aplicación de agua en *S. queretaroensis*, durante el periodo de sequía en condiciones favorables de temperatura para la fotosíntesis y crecimiento, no afecta el crecimiento vegetativo ni el reproductivo (Pimienta-Barrios y Nobel 1995).

Tanto en poblaciones silvestres como cultivadas de pitayo, el crecimiento vegetativo (elongación de las ramas y el crecimiento de las raíces) no coincide con el crecimiento reproductivo, esto reduce los efectos competitivos entre las demandas, regulando la repartición de asimilados a diferentes partes de la planta (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995), lo cual es una ventaja para las plantas silvestres que se desarrollan en suelos rocosos e infértiles.

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, esto aunado a los patrones de acumulación y asimilación estacional de carbohidratos por la planta se asemeja al

modelo de reserva-pulsos que emplean los ecólogos, ya que las actividades vegetativas y reproductivas se encuentran separadas en el tiempo. 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 (Fisher y Turner, 1978; Sachs y Hackett, 1983). El regular la distribución de los productos de la fotosíntesis se considera como una estrategia reproductiva que permite a *Stenocereus* adaptarse a las restricciones ambientales en las que se desarrollan, particularmente las poblaciones silvestres (Pimienta-Barrios y Nobel, en prensa). Este comportamiento contrasta con otras especies frutales como el nopal tunero (*Opuntia* spp.) y algunas plantas caducifolias (*i.e.* durazno, manzano, ciruelo, etcétera.). En que los dos tipos de crecimiento ocurren durante la primavera, por lo que hay traslape o coincidencia en la ocurrencia en tiempo (Pimienta-Barrios, 1990; Ryugo, 1988).

El comportamiento fenológico de *S. queretaroensis* es similar al de las especies forestales que se desarrollan en climas tropicales secos, pues la floración y la fructificación ocurre en la estación seca y el crecimiento vegetativo comienza hasta que termina el crecimiento reproductivo (Jansen, 1967; Longino, 1986).

## 2.7. Establecimiento de las Plántulas.

En *Stenocereus*, las semillas llegan al suelo antes de empezar el verano. De esta manera, la germinación de las semillas ocurre a los pocos días de que comienza el periodo de lluvias y el establecimiento de las plántulas acontece durante este periodo ya que las plántulas logran almacenar agua durante este periodo. En cambio en *Opuntia*, las semillas llegan al suelo al finalizar la estación húmeda y al principiar la estación seca. Las semillas no germinan de inmediato y presentan un

periodo de letargo que se extiende de siete a ocho meses e inician su germinación el siguiente año (Pérez, 1993), coincidiendo con el inicio del período de lluvias. En ambos casos además de contar con disponibilidad de agua, también la vegetación que se desarrolla asociada genera microhabitats que protegen a las plantas de las temperaturas altas y la fotooxidación de la clorofila por la luz. Las semillas de *Stenocereus* inician su germinación 3 días después de que arriban al suelo y alcanzan su mayor porcentaje a los 30 días. Estas presentan fotosensibilidad, lo cual permite que estas germinen de inmediato una vez que llegan al suelo, ya que de no hacerlo así pueden ser cubiertas por el suelo y aunque germinen no pueden emerger de él, debido a su tamaño y al bajo contenido de reservas. En contraste las semillas de *Opuntia* que inician su germinación siete días después de que las semillas llegan al suelo y alcanzan los porcentajes más altos a los 11 meses.

Las relaciones de agua juegan un papel importante en la sobrevivencia de *Stenocereus* durante el estado de plántula. Para sobrevivir un período de sequía, la plántula debe desarrollar suficiente tejido para almacenar agua durante la estación húmeda previa. Sin embargo, la forma cilíndrica es una de las mejores formas geométricas para almacenar, debido a que maximiza el volumen de almacenamiento por unidad de área de superficie de transpiración; sin embargo, esta superficie reducida también limita la asimilación de CO<sub>2</sub> y por lo tanto el crecimiento (Gibson y Nobel, 1986).

Las plántulas de la mayoría de las cactáceas son vulnerables a las temperaturas, por lo que sólo pueden sobrevivir bajo la sombra de alguna planta protectora o planta nodriza, ya que al reducir la temperatura bajo la sombra, se reduce la evaporación del agua cerca de la superficie del suelo. Aunque esto resulta perjudicial para la planta nodriza cuando la planta protegida crece, pues esta compete con la planta protectora por los recursos.

## 2.8 Crecimiento Reproductivo

En una gran diversidad de especies frutales perennes se ha encontrado que el sombreado y la reducción en la disponibilidad de agua durante el período de iniciación floral inhibe o reduce este proceso. El pitayo es una planta que carece de follaje, ya que el proceso fotosintético se lleva a cabo en los tallos por lo que 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 diferentes posiciones de la planta. Además esta presenta iniciación floral 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 a la habilidad de mantener su actividad fotosintética durante períodos secos, manteniéndose así las condiciones fisiológicas adecuadas para el crecimiento reproductivo.

Las plantas de *S. queretaroensis* que se encuentran en la Subcuenca de Sayula presentan floración únicamente una vez al año, esto contrasta con otras especies de pitayo como es el caso de *Stenocereus griseus* y *Stenocereus stellatus* en Oaxaca que florecen dos veces al año, lo cual permite obtener dos cosechas (Cruz, 1984; Piña, 1977).

El periodo de maduración de frutos comienza al final de la primavera, poco antes del inicio de la estación húmeda del verano, por lo que favorece la germinación y el establecimiento de las plántulas para *S. queretaroensis*, en poblaciones naturales. En otras cactáceas que producen frutos comestibles, como es el caso de *Opuntia* spp. y *Stenocerus fricci*, los frutos terminan su diferenciación durante el verano.

## 2.9 Crecimiento Vegetativo

La mayoría de las cactáceas a menudo crecen lentamente; las especies de *Mammillaria* pueden ser de solo 10 cm de altura cuando llegan a una edad de 50 años. Sin embargo, existen algunas cactáceas como *O. ficus-indica* que pueden exceder a los 120 cm de altura luego de dos años de plantada.

El crecimiento *S. queretaroensis* es lento pero, esto no es la generalidad en todo el género *Stenocereus*, sin embargo es igual al de otras cactáceas columnares que producen frutos comestibles, y que se encuentran en las etapas iniciales del proceso de domesticación (Nerd *et al.*, 1993).

Sin embargo, al comparar la tasa anual de crecimiento en *S. queretaroensis*, con otras cactáceas columnares silvestres, como es el caso *Stenocereus thurberi*, se encontró que esta es mayor en plantas jóvenes y menor en plantas adultas. Esta diferencia se debe a que en *S. thurberi*, hay una correlación positiva directa entre la edad de la planta y su tasa de crecimiento (Parker, 1988); mientras que en plantas cultivadas de *Stenocereus queretaroensis*, la correlación es negativa (es más pequeña), debido a que el crecimiento vegetativo es mayor en plantas jóvenes (1-10 años) que en adultas (> 20 años) (Domínguez, 1995).

Las especies silvestres de vida larga (longevas), que crecen en suelos infértiles, muestran patrones de crecimiento lento, bajas tasas fotosintéticas y de absorción de nutrimentos, lo que les permite mantener su crecimiento aún en períodos secos (Grime, 1979; Chapin, 1980). El crecimiento en plantas silvestres de *S. queretaroensis*, cesa cuando éstas alcanzan cerca de 100 años. La disminución del crecimiento esta bien estudiada en otras especies perennes leñosas y se deduce que esta tiene relación con la declinación fotosintética, con el incremento en la respiración y la baja conductividad hidráulica en el xilema (Yoder *et al.* 1994). Sin embargo, observaciones

recientes demuestran que la inyección de la hormona ácido giberélico (AG) en *S. queretaroensis*, estimula la elongación del tallo, lo que sugiere, que la reducción del crecimiento en plantas adultas puede estar relacionado a la disminución en el suministro de AG que se produce en las raíces (Pimienta *et al.*, 1998). Las tasas de crecimiento y la época en que éstas ocurren 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 (Domínguez, 1995).

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

## 2.10 Morfología y Anatomía

### 2.10.1 Morfología

*S. queretaroensis*, es una planta arborescente que alcanza hasta 8 m de altura, y presenta un tronco bien definido leñoso con numerosas ramas. El conjunto de ramas forma un copa amplia, que llega a ser hasta de 4 m de diámetro. Las ramas cilíndricas generalmente tienen de 7 a 9 costillas prominentes, separadas por amplios intervalos y diámetro de 13 a 18 cm cuando maduran. Las aréolas son muy numerosas en las aristas de las costillas, y se encuentran distantes entre sí como 1 cm, poseen un fieltro café oscuro casi negro, y son glandulosas. Las flores se diferencian en las aréolas, siendo más abundantes en el ápice de las ramas, son de 10 a 14 cm de largo, y de rojizas con un color blanquecino en el interior. Los frutos varían de globosos a ovoides, de 6 a 8 cm de



largos, que maduran de abril a junio (Bravo, 1978). Los frutos de las variedades cultivadas son de mayor peso que las silvestres, ya que en las primeras el peso promedio varía de 100 a 140g, y en las silvestres de 40 a 60 g (Pimienta y Tomas, 1993). Las semillas son numerosas, pequeñas, negras, frágiles, y fácilmente ingeribles.

Con relación a las espinas estas afectan la cantidad de luz que alcanza la superficie del tallo, 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. La principal función de las espinas es regular la cantidad de radiación fotosintética activa que alcanza el tallo. Las espinas también moderan los extremos diurnos de temperatura. Sin embargo, la principal función es disuadir el daño por herbívoros, en particular de mamíferos (Nobel, 1983).

### **2.10.2 Anatomía**

El pitayo es una planta suculenta, que al igual que otras cactáceas, la función fotosintética se lleva a cabo en los tallos. La estructura de estos tallos suculentos se caracterizan por estar rodeados por una cubierta externa gruesa, denominada cutícula cuyo grosor varía de 10 a 20  $\mu\text{m}$ , y cuya función principal es reducir la pérdida de agua por transpiración. Inmediatamente abajo de esta cubierta cerosa se encuentra una capa uniseriada que es la epidermis, donde se diferencian los estomas o poros, que también contribuyen a regular la transpiración o el intercambio de gases con el aire. Al igual que otras cactáceas la densidad de estomas en la epidermis es baja y varía de 30 a 40 estomas por  $\text{mm}^2$  (Gibson y Nobel, 1986). En la corteza de las ramas se diferencian dos regiones, una de ellas inmediatamente abajo de la epidermis que es un parénquima esponjoso (aerénquima),

cuyo grosor es aproximadamente 200  $\mu\text{m}$ , lo que le da una apariencia acolchonada a las ramas. Abajo de este aerénquima esponjoso, se encuentra de 10 a 40 capas de células compactas que es el tejido fotosintético o el clorénquima, que constituyen un mayor volumen que el aerénquima (2 a 5 mm de grosor). Las células del clorénquima poseen vacuolas que ocupan el 90% o más del volumen de la célula, en las cuales se acumulan los ácidos orgánicos que se forman durante la noche. El tamaño del citosol que es relativamente pequeño puede inhibir al malato. Para evitar esta inhibición el malato es transportado y acumulado en grandes vacuolas. En el centro de las ramas se encuentra el parénquima medular cuya función principal es almacenar agua (Jimenez *et al.*, 1995). Disperso en la corteza se encuentran grandes células que se especializan en el almacenamiento del mucílago. En la corteza y epidermis, también es común observar cristales de oxalato de calcio (drusas), aunque estos cristales sólo se han encontrado únicamente en los tejidos de las plantas silvestres y están ausentes en los tejidos de plantas cultivadas. En *S. queretaroensis* no es común observar este tipo de cristales. Sin embargo, Gibson (1990) reporta la presencia de este tipo de cristales en otras especies de *Stenocereus*. La ausencia de drusas se puede atribuir al hecho de que el contenido de calcio en el pitayo es seis veces menor (Nobel y Pimienta, 1995) al registrado en otras cactáceas como es el caso de *Opuntia ficus-indica* (Nobel, 1983).

Es importante resaltar que la epidermis y la corteza de *Stenocereus* presenta menor número de modificaciones anatómicas relacionadas con la aridez, como es el caso de *Opuntia*. Aunque la cutícula de *Stenocereus* se puede considerar gruesa (2-6  $\mu\text{m}$ ), ésta es de menor grosor que la observada en algunas especies de *Opuntia* (10-50  $\mu\text{m}$ ) (Jimenez *et al.*, 1995; Pimienta *et al.*, 1993). Otra diferencia importante es que en *Opuntia* los estomas se encuentran hundidos en criptas estomáticas y en *Stenocereus* éstos son superficiales (Pimienta *et al.*, 1993). Además que en la hipodermis de *Opuntia* tiene un parénquima de pared engrosada que asemeja un parénquima

laminar, en cambio en *Stenocereus*, se encuentra el aerénquima. La relativa abundancia de tejido de aerénquima es inusual en especies que crecen en ambientes secos, ya que este tipo de modificación anatómica se presenta en plantas acuáticas, y tienen como función principal establecer un sistema de transporte de oxígeno de la atmósfera al sistema radical, esto facilita la actividad metabólica de las raíces que se desarrollan bajo condiciones anaeróbicas en suelos anegados (Esau, 1977; Salisbury y Ross, 1992). Por otro lado, en tallos fotosintéticos, el aerénquima puede ser una adaptación que facilita la difusión de CO<sub>2</sub> desde los estomas hasta el clorénquima y actúa de manera similar al mesófilo esponjoso de las hojas (Sajeva y Mauseth, 1991). Aparentemente, el tejido de aerénquima se desarrolla como una respuesta a las condiciones naturales de sombra causada por la vegetación asociada (Sifton, 1957).

Estudios sobre la morfología del xilema han revelado que ésta ha alcanzado niveles altos de especialización filogenética, ya que los elementos de vaso se caracterizan por vasos cortos, con perforación simple y paredes secundarias escaleriformes (Jiménez *et al.*, 1995).

La mayoría de los tallos de las dicotiledóneas muestran baja eficiencia fotosintética, debido a que tienen una corteza con tejidos compactos y carecen de un parénquima de empalizada y la epidermis presenta un número bajo de estomas además de un volumen bajo de espacios intercelulares, necesarios para la difusión de CO<sub>2</sub> (Sajeva y Mauseth, 1991). En el caso de *Stenocereus* es característico la alta cantidad de espacios intercelulares presentes en la hipodermis, y también aunque en volumen menor en el clorénquima subyacente. Estos espacios intercelulares facilitan la difusión de CO<sub>2</sub> al tejido de clorénquima (Sifton, 1957).

## 2.11 Fisiología

En la mayoría de la selvas bajas caducifolias de México, cuando las sequías son prolongadas y sus efectos son evidentes en la vegetación dominante, sobresalen entre esta vegetación algunas especies perennes, estas tienen en común el hecho de poseer tallos suculentos, reflejando los efectos adaptativos a la sequía prolongada. En los ambientes áridos la principal limitante para la adaptación y productividad de especies vegetales es el agua. Además, otros factores ambientales como vientos fuertes y secos, cambios bruscos en la temperatura, deficiencia de nutrientes minerales en el suelo y la presencia de sales, agudizan la falta de agua (Berry *et al.*, 1983).

En esta especie han evolucionado diferentes tipos de adaptaciones a la sequía, los cuales pertenecen a cuatro niveles de organización: desarrollo, estructura, fisiología y metabolismo. Al nivel de desarrollo un ejemplo es el comportamiento fenológico (*i.e.* tiempo de floración), al nivel de estructura, se encuentran aspectos morfológicos como la morfología de la raíz y anatómicos como la densidad de estomas. 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 (*i.e.* glicerol, prolina). 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 (McCue y Hanson, 1990). En especies silvestres y cultivadas de *Stenocereus* se han identificado y caracterizado algunas adaptaciones, aunque es importante aclarar que algunas de estas se han estudiado parcialmente y probablemente existan otras que no se han detectado.

### 2.11.1 Metabolismo Acido Crasuláceo

La asimilación neta de  $\text{CO}_2$  en *S. queretaroensis* sucede durante la noche, como es característico de la mayoría de las cactáceas que presentan metabolismo ácido de las crasuláceas (MAC). Las plantas MAC, representan entre el 6% y el 8% de las 300,000 especies de plantas. La mayoría (92-93%) son plantas  $\text{C}_3$  y 1% de las especies de plantas son  $\text{C}_4$ .

Ya que las plantas MAC fijan el  $\text{CO}_2$  durante la noche, la pérdida de agua por transpiración también ocurre en este momento por lo que reduce considerablemente la pérdida de agua, obteniéndose una alta tasa de eficiencia en el uso de este recurso, para estas plantas; la mayoría del  $\text{CO}_2$  fijado en la noche se difunde cuando sucede la apertura nocturna de estomas y es fijado en ácidos orgánicos por la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPCasa) usando como aceptor al fosfoenolpiruvato (PEP) produciendo oxalacetato, este es rápidamente reducido a malato a través de una reacción catalizada por la enzima malato deshidrogenasa, después el malato es transportado a las vacuolas donde se acumula durante la noche, causando acidificación típica de las plantas MAC (Luttge y Ball, 1979 citado por Cuevas, 1995). Durante el período de luz, el ácido málico fluye de la vacuola al citoplasma y después a los cloroplastos donde es descarboxilado para producir  $\text{CO}_2$  y piruvato, el cual es precursor del PEP que es el aceptor del  $\text{CO}_2$  en el mesófilo. El  $\text{CO}_2$  es fijado y reducido a través del ciclo de Calvin en los cloroplastos (Nobel y Jordan, 1983; Kalt *et al.* 1990).

Durante sequías prolongadas, se observan variaciones pequeñas en malato, lo cual representa el  $\text{CO}_2$  que se recicla en forma interna. Específicamente el  $\text{CO}_2$  que se libera durante la respiración, y que es incorporado en malato en la noche a través de la ruta MAC. Aunque no existe intercambio de gases con el ambiente durante la sequía debido al cierre de estomas, todas las rutas metabólicas y sus respectivas enzimas están presentes. De esta manera las cactáceas están disponibles para iniciar su metabolismo, tan pronto como la sequía es terminada por la lluvia.

Durante períodos húmedos el potencial hídrico se eleva arriba de  $-0.5$  MPa, y se reduce a  $-0.1$  MPa al final del periodo de sequía. Cuando el potencial de agua declina a  $-0.1$  MPa o menos, los estomas de las cactáceas permanecen cerrados (Gibson y Nobel, 1986).

La conservación del agua es la principal estrategia ecológica de las cactáceas para adaptarse y sobrevivir en ambientes áridos, en los cuales los periodos de sequía son prolongados, ya que pueden extenderse por varios meses (6-8 meses) y hasta varios años (3 años). Esta conservación ocurre en la región parenquimatosa de la médula, la cual es relativamente húmeda y los potenciales hídricos varían de  $-0.5$  a  $-0.1$  MPa. Estas planta pueden sobrevivir aún cuando el potencial de agua en el suelo llega a ser inferior a  $0.9$  MPa por varios meses. El agua almacenada en la corteza y en la médula permiten a las cactáceas sobrevivir a la sequía y continuar la apertura nocturna de estomas característica de las plantas MAC, 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 estas plantas conservan grandes volúmenes de agua con relación a su área superficial a través de la cual el agua se pierde por transpiración.

Las temperaturas bajas en la noche disminuyen la tasa de pérdida de agua en plantas MAC, en comparación con el mismo grado de apertura de estomas durante el día para plantas  $C_3$  y  $C_4$  (Nobel, 1991a; Salisbury y Ross, 1992). El costo de agua requerida para la fijación de  $CO_2$  en plantas MAC se puede representar en un periodo de 24 h y este es de 10 a 15 mmol  $CO_2$  (mol  $H_2O$ )<sup>1</sup>, que es resultado de la fijación de  $CO_2$  dividido entre la pérdida de agua que acompaña este proceso, siendo 3 a 5 veces mayor la eficiencia en el uso del agua en plantas CAM que en plantas  $C_3$  y  $C_4$ , en condiciones comparables (Nobel, 1991b).

### 2.11.2 Actividad Fotosintética de *Stenocereus*.

La actividad fotosintética es afectada por la temperatura nocturna y la duración del período de sequía. Cuando la temperatura diurna es de 35°C y la nocturna es de 18°C, la tasa fotosintética es 230 mmol m<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>, sin embargo se reduce 20% (177 mmol m<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>) cuando se mantiene la misma temperatura diurna y la nocturna se reduce a 8°C. Cuando el período de sequía es inferior a 15 días, la actividad fotosintética no es afectada, después de este tiempo la sequía empieza a reducir la tasa fotosintética; cuando los períodos de sequía son superiores a 50 días la actividad fotosintética de *Stenocereus* se reduce hasta el 90% (Nobel y Pimienta-Barrios, 1995).

Comparando la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> en *Stenocereus* y en especies perennes MAC nativas del desierto chihuahuense bajo condiciones similares, se ha registrado que esta varía de 158 a 285 mol m<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> (Nobel, 1988) y de 760 a 1170 mol m<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> en cinco de las especies MAC cultivadas consideradas como las más productivas (Nobel, 1991). Aunque *S. queretaroensis* también se encuentra en condición cultivada, su actividad fotosintética es parecida a la reportada en especies MAC perennes silvestres (Tabla 1)

CUCBA



BIBLIOTECA CENTRAL

Tabla 1. ASIMILACION NETA DE CO<sub>2</sub>, PERDIDA DE AGUA Y EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA EN PLANTAS C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> Y MAC (Nobel, 1994)

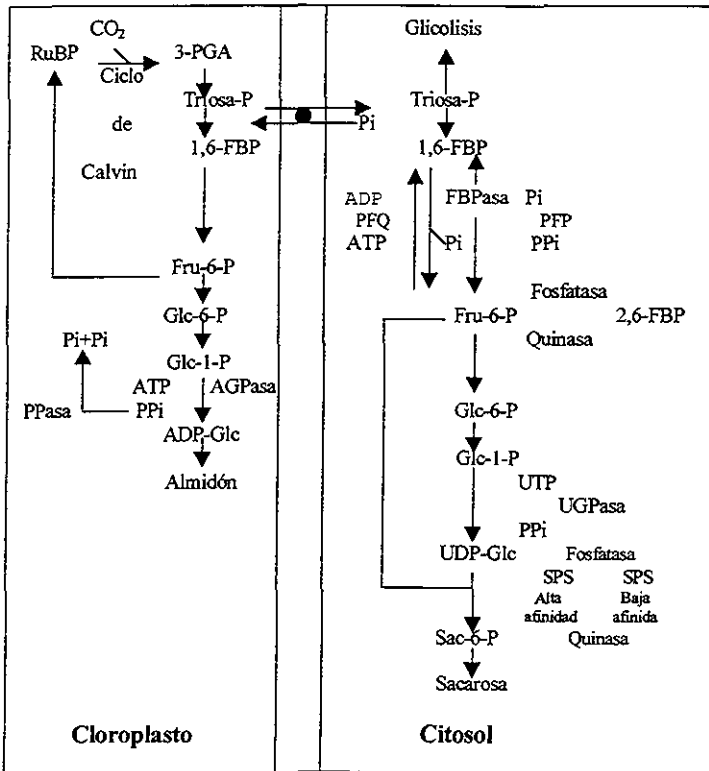
Intercambio de gases en 24 horas (moles m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )			
Especie	Asimilación neta de CO <sub>2</sub>	Pérdida neta de H <sub>2</sub> O	Eficiencia en el uso del agua (CO <sub>2</sub> /H <sub>2</sub> O)
Plantas silvestres			
<i>Agave deserti</i>	0.43	26	0.0165
<i>Ferocactus acanthodes</i>	0.28	17	0.0164
Plantas cultivadas			
C <sub>3</sub>	1.02	1130	0.0009
C <sub>4</sub>	1.26	740	0.0017
<i>Opuntia ficus-indica</i>	1.08	196	0.0055
<i>Agave mapisaga</i>	1.17	230	0.0051

Tal vez, la disminución en la tasa fotosintética, en el crecimiento de los tallos, y los bajos niveles de nitrógeno que se han registrado en esta planta (Nobel y Pimienta-Barrios, 1995; Robles, 1994; Domínguez, 1995), son parte de la estrategia metabólica de *Stenocereus*, que le permite a la planta mantener su actividad vegetativa y reproductiva en ambientes infértiles y expuestos a períodos de sequía prolongada, en los que se desarrolla esta planta.



## 2.12 Metabolismo de Carbohidratos

La fijación y reducción de CO<sub>2</sub> por las reacciones bioquímicas del ciclo de Calvin, previo a la producción de azúcares fosforilados localizados en el estroma del cloroplasto, representan la fuente de carbono necesaria para la síntesis de los componentes requeridos para el crecimiento y sustento de la planta (Lea y Leegood, 1995). La ruta de carbono para el paso inicial de la fijación de CO<sub>2</sub> a la traslocación para el destino final requiere de la intervención de diferentes organelos y órganos. La principal ruta bioquímica de fotoasimilación en los sitios de síntesis se observa en el siguiente diagrama que se ilustra abajo descrita por Sonniewald y Willmitzer (1992).



### 2.12.1 Azúcares Solubles.

Los patrones de acumulación de azúcares solubles en pitayo son similares a los reportados en especies leñosas caducifolias, las que presentan ciclos estacionales en la acumulación de reservas (Kozłowski *et al.*, 1991), este patrón en *S. queretaroensis*, se encuentra estrechamente relacionado con las principales fenofases, ya que el contenido de azúcares decrece previo al crecimiento vegetativo y reproductivo y tienden a incrementarse al principio del verano, después del crecimiento reproductivo y antes de que inicie el crecimiento primario en las ramas (Robles, 1994). Aparentemente, los azúcares solubles almacenados durante el verano en las ramas y en las raíces principales se utilizan para apoyar el crecimiento primario de las ramas, el inicio del crecimiento vegetativo es precedido por una disminución del contenido de azúcares totales e incremento de azúcares reductores. Los azúcares totales disminuyen en junio y diciembre y los azúcares reductores presentan un patrón opuesto, esto representa solamente el 2.5% de los azúcares totales en junio, y en el mes de diciembre su porcentaje se incrementa hasta el 72% (Nobel y Pimienta-Barrios, 1995).

### 2.12.2 Almidón.

Los productos primarios de la fijación de carbono son el almidón y sacarosa, el almidón es sintetizado en el cloroplasto y sirve principalmente como depósito intermediario de fotoasimilados, la sacarosa se sintetiza en el citosol y juega un papel central en la distribución de fotoasimilados a los órganos de la planta (Sonnewald y Willmitzer, 1992).

El almidón se almacena en forma de gránulos insolubles en agua que consisten en moléculas de amilopectina muy ramificadas, y de amilosa, casi sin ramificar. El almidón que se acumula en los cloroplastos durante la fotosíntesis, es el carbohidrato de reserva que más abunda en las hojas de la mayoría de las especies, en los granos de cereales y en tubérculos de papa este puede alcanzar el

80% del peso seco y es un producto importante de la fotosíntesis (Lea y Leegood, 1993). Sin embargo el almidón que forma los amiloplastos de los órganos de almacenamiento, a partir de sacarosa traslocada u otros azúcares no reductores, constituye un sustrato respiratorio importante para los órganos de almacenamiento. La degradación de almidón provee a la planta un aporte importante de energía, que se obtiene a través de la respiración.

En condiciones desfavorables (ambiente limitante o presencia de lesiones), los niveles de energía libre potencial presentes en el almidón mantienen el estado metabólico funcional por más tiempo, utilizando la energía liberada durante la descomposición del polisacárido, para ser utilizado en actividades anabólicas y catabólicas. Las células parenquimatosas de raíces y tallos por lo común almacenan almidón; en especies perennes, se acumula almidón durante los meses de invierno y se utiliza en la estación siguiente para reiniciar el crecimiento (Salisbury y Ross, 1992). La mitad de la triosa-fosfato producida por la fotosíntesis neta puede quedar en el cloroplasto y ser convertido a un transitorio o almidón metabólico para sostener la respiración y exportación de carbono. La triosa-fosfato destinada para la síntesis de almidón tiene que ser regulada por la síntesis de sacarosa para exportar, y esta tiene que poseer una adecuada reserva de carbono para su subsecuente metabolismo y exportación (Lea y Leegood, 1993).

El almidón suministra carbono para la síntesis de ácido málico durante el metabolismo, sin embargo no hay evidencias similares para el mucílago (Sutton, 1981).

### 2.12.3 Mucilago.

El mucilago es un polisacárido polieléctrico y soluble en agua. La estructura está compuesta por una cadena residual de ácido galacturónico que se encuentra en la estructura anillada de la galactofunoranos. A lo largo de una cadena básica compuesta existen cadenas laterales de galactosa, ramnosa, xilosa y arabinosa. Los mucilagos son geles hidrofílicos con una pequeña propiedad no higroscópica, son implicados en las relaciones de agua en la planta particularmente en plantas de ambientes desérticos como los cactus. El mucilago se encuentra en células especializadas de almacén de mucilago o libre dentro de las células o en espacios intracelulares, pero es más abundante en las células corticales (clorénquima) que en el parénquima medular (no fotosintético). Está presente en algas, células de coña, frutos, semillas, y en tallos vegetativos (Esau 1965, citado por Cuevas-Preciado, 1995).

La teoría de las pentosas de la succulencia basada en la presencia del mucilago, ha sido descartada. Esta teoría establece que la alta capacidad de almacenamiento de agua de las plantas succulentas está basada en su contenido de mucilago y de esto resulta la succulencia. La otra versión se basa en que el mucilago carece significativamente de una matriz potencial para la succulencia, ya que la capacidad del mucilago para el almacenamiento no es suficiente para contribuir en las relaciones hídricas de las cactáceas. Nobel (1995) al evaluar el papel del mucilago en el almacenamiento de agua cuando se estima como un cambio en el potencial de agua con respecto al contenido relativo de agua, concluye que el mucilago actúa como un buen capacitor. De esta manera colabora para evitar la pérdida de agua al nivel intracelular, en los periodos estacionales en los que hay mayor pérdida de esta durante el inicio de la sequía, proporcionando agua a los tejidos. El mucilago aislado tiene un contenido de solutos con significativo potencial osmótico que afecta la liberación de agua. La capacitancia relativa se correlaciona con la cantidad de tejido mucilaginoso

dando más crédito a la propuesta que el mucílago está íntimamente involucrado en las relaciones hídricas de las cactáceas. También se ha propuesto que es un factor que incrementa la resistencia al frío, ya que en *Opuntia ficus-indica* cuando baja la temperatura (*i.e.* 8-5 °C) el contenido de mucílago se incrementa en un 24-30% y en *Opuntia humifusa* es de aproximadamente el doble (Loik y Nobel, 1991). La presencia de mucílago con un elevado contenido de agua en el período frío, retarda la desecación celular cuando se forma el hielo (Irwing, 1994). El mucílago es similar a las pectinas y pueden tener usos comerciales similares.

#### **2.12.4. El mucílago como Producto de Almacenamiento.**

Durante la sequía, el mucílago y los glucanos tienden a incrementar su concentración hasta por nueve semanas en *Opuntia bigelovii*, debido a que hay una correlación entre la cantidad de glucanos y mucílago en el tejido, lo que sugiere que el mucílago en las cactáceas funciona en parte como carbohidrato de reserva al igual que los glucanos (Irwing, 1994). El mucílago es abundante en los tallos de *Stenocereus* y se encuentra en células especializadas o libre dentro de los tejidos, y llega a ocupar hasta el 30% o más del peso seco del tallo. Este polisacárido muestra variación estacional durante el año y aparentemente sus niveles son más altos durante el invierno.

Las observaciones fenológicas y fisiológicas realizadas en este *S. queretaroensis*, revelan que este presenta un comportamiento fisiológico particular, ya que en el verano la planta forrajea recursos del ambiente (CO<sub>2</sub>, minerales, agua y luz), para almacenar energía (carbohidratos) y agua, que le permiten llevar a cabo el crecimiento vegetativo y el reproductivo durante la estación seca del año y resistir los periodos prolongados de sequía que normalmente son de 7 a 8 meses. En este proceso de forrajeo, es probable que la relación simbiótica que se establece entre las raíces de lluvia

y las micorrizas desempeñen un papel importante para la obtención de recursos en los suelos pedregosos y de baja fertilidad (Arceta, 1997).

### 2.13 Biología Reproductiva de *Stenocereus queretaroensis*.

El crecimiento reproductivo incluye diferenciación floral, antesis y desarrollo del fruto, el cual empieza a mediados del invierno y termina al final de la primavera (Lomelí y Pimienta-Barrios, 1993).

La floración ocurre durante los meses secos del año (marzo, abril y mayo). Un aspecto distintivo es que las flores son efímeras (estas son comunes en especies de bosques tropicales secos), aparentemente, este comportamiento reduce la pérdida de agua por la transpiración de las flores: se abren y cierran el mismo día durante 8 horas; este comportamiento contrasta con el de la mayoría de las plantas, en que las flores que se abren permanecen abiertas hasta que se transforman en frutos u ocurre la abscisión. Es probable que la corta apertura de flores sea uno de los mecanismos que la planta usa para reducir la pérdida de agua, o a que el estigma es el del tipo húmedo; en este tipo de estigma la receptividad disminuye cuando prevalecen temperaturas altas y vientos secos durante la apertura de la flor 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-Barrios, 1986). En algunas especies de *Opuntia* la flor es polinizada poco antes de su apertura, ya que la dehiscencia de las anteras es antes de la apertura, lo cual puede tratarse de cleistogamia preantesis.

### 2.13.1 Diferenciación Floral

La iniciación de la diferenciación de las yemas florales de *S. queretaroensis* es durante la última semana de enero y primera semana del mes de marzo. La 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. La mayoría de las yemas florales que se diferencian en frutos están en los ápices de las ramas, ya que en la mitad superior de estas se diferencian el 90% de las flores en frutos, de los cuales el 67% es en la porción apical, y sólo el 10% de las flores se diferencia en la base de las ramas de la planta (Lomelí y Pimienta, 1993).

El crecimiento reproductivo es asincrónico, ya que en una misma fecha es posible observar diferentes estadios del desarrollo de yemas florales y frutos, que es común en especies silvestres nativas de zonas áridas y se considera como parte de la estrategia reproductiva en respuesta a ambientes con restricciones ambientales. Permitiéndole eludir con éxito la incidencia de factores adversos bióticos (plagas, enfermedades) y abióticos (sequía, temperaturas bajas). Resulta así que, las heladas tardías afectan sólo a las yemas que se encuentran en los estadios iniciales de la diferenciación, que son las más sensitivas a este estrés del ambiente.

El periodo de tiempo entre la iniciación floral y antesis es relativamente corto, ya que transcurre en un lapso que varía de 40 a 50 días y durante los primeros 3 días se presenta una fase de crecimiento logarítmico; después de este periodo, las flores muestran un crecimiento exponencial. Este comportamiento presenta similitud con especies frutales tropicales y subtropicales como naranja, aguacate, mango y el nopal.

En una gran diversidad de especies frutales perennes se ha encontrado que el sombreado y la reducción en la disponibilidad de agua durante el periodo de iniciación floral inhibe o reduce este

proceso. Como el pitayo es una planta que carece de follaje, el proceso fotosintético se lleva a cabo en los tallos por lo que el sombreado es menor, y no llega a ser un factor limitante para la iniciación floral. 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 a la habilidad de mantener su actividad fotosintética durante periodos secos, sosteniendo así las condiciones fisiológicas adecuadas para el crecimiento reproductivo.

### **2.13.2 Mecanismos de Polinización.**

La apertura de la flor en *S. queretaroensis*, se inicia a las 19 hrs. y termina el siguiente día a las 14 h. La dehiscencia de las anteras empieza a las 21 h y se prolonga hasta las 11 h del siguiente día. Se ha registrado una gran diversidad de visitantes florales, algunos con hábitos diurnos y otros nocturnos. Entre los diurnos es frecuente observar a miembros del orden Coleoptera y miembros de la familia Nitiduliadae y Aphidae y, particularmente *Apis mellifera*, y las familias Vespidae, Apoidea, Tiphidae y Formicidae. También de hábitos diurnos se han encontrado colibríes y abejorros, aunque su frecuencia de visita es baja. Entre los polinizadores de hábitos nocturnos destacan miembros del orden Quiroptera familia Filostomidae (murciélagos). Con las observaciones realizadas, sobre la producción de néctar en las flores de pitayo, se encontró que cada flor produce aproximadamente 1 mL. El olor que despiden las flores es mas fuerte durante la noche (Lomeli, 1991).

### **2.13.3 Desarrollo del Fruto.**

El periodo de desarrollo de los frutos desde antesis a la maduración de éstos varía de 55-60 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. El período de crecimiento del fruto del pitayo es de 60 y 70 días, el cual es corto comparado con el fruto del nopal (*Opuntia* spp.) que es de 120 días (Barbera y *et al.* 1992), y de frutales caducifolios como el durazno (120 días) y otros como el aguacate (180 días) (Lee y Young, 1983).

#### 2.14 Demografía Reproductiva.

*S. queretaroensis* presenta asincronía reproductiva, esto se debe en gran parte a que el período de iniciación floral se extiende por 60 días, lo cual a su vez alarga la ocurrencia en tiempo de los subsecuentes estadios, y explica la presencia de frutos maduros en la plantas por períodos que se prolongan hasta dos meses (Lomelí y Pimienta, 1993).

La abscisión o caída de flores y frutos ocurre en diferentes fechas, aunque el porcentaje mas alto de abscisión ocurre durante el proceso de diferenciación floral (60%). Entre las causas principales de la abscisión de estructuras reproductivas se encuentran los daños por bajas temperaturas ( $< 8^{\circ}\text{C}$ ) en las yemas florales de estadios iniciales de diferenciación, senescencia de óvulos en las flores al momento de la polinización y daños por larvas de escarabajos en el receptáculo de los frutos en desarrollo. También es probable que la 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 (*i.e.* fertilización, riego), que incrementen la actividad fotosintética y por consiguiente contribuyan a aumentar la disponibilidad de recursos maternos para soportar el crecimiento reproductivo.

El fruto de pitayo presenta un alto grado de perecibilidad, por lo que la cosecha se debe de llevar a cabo durante las primeras horas de la mañana, ya que su calidad de consumo se mantiene únicamente por dos días. Sin embargo, ante esta limitante comercial, la asincronía reproductiva es

una ventaja valiosa para el productor, ya que la maduración es gradual y no ocurre maduración simultánea como en otras especies frutales comerciales. Además que se considera como una estrategia ecológica, pues cuando las condiciones ambientales son adversas solamente una parte de las estructuras reproductivas son afectadas por factores bióticos y abióticos (*i.e* daños causados por insectos y depredadores, bajas temperaturas).

La aplicación de agua durante la estación seca afecta el desarrollo reproductivo del pitayo, ya que experimentalmente se comprobó que el suministro de agua reduce el número de flores que inician su diferenciación (170 flores en este caso), pues el testigo (al que no se aplicó agua) fue de 266 (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995). La aplicación de riego retarda la apertura de flores, ya que ésta ocurre 30 días después de la iniciación floral, en contraste con el tratamiento testigo, en el cual la apertura de las flores ocurre 24 días después. En general se observa, que las plantas que no recibieron agua formaron más frutos, que las del tratamiento en que se aplicó agua (Domínguez, 1995) (Tabla 2).

Tabla 2. NÚMERO DE FLORES INICIADAS, FLORES MADURAS Y FRUTOS MADUROS REGISTRADOS POR PLANTA EN RESPUESTA A LA APLICACIÓN DE AGUA EN PLANTAS DE 17 AÑOS *S. queretaroensis*.

TRATAMIENTO	NUMERO DE FLORES QUE INICIAN DIFERENCIACION	NUMERO DE FRUTOS MADUROS	PORCENTAJE DE FLORES QUE SE DIFRENCIARON EN FRUTOS
Agua	170.0 ± 1.3	27.4 ± 1.9	16.1
Testigo	266.2 ± 2.8	73.1 ± 3.2	27.5

(media ± e s, n=14)

### 2.15 Germinación de Semillas.

Las semillas de *S. queretaroensis*, son relativamente pequeñas ( $2.57 \times 10^{-3}$  g), ricas en lípidos y su germinación es promovida por la luz e inhibida por la obscuridad (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 semillas 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.

Holguín (1983), menciona que la germinación de las semillas se encuentra regulada por el

fitocromo, ya que encontró que la combinación de imbibición de las semillas en agua y la posterior irradiación con luz roja estimuló la germinación de las semillas. Concluyó que en las semillas de *S. griseus* la actividad del fitocromo depende de un mínimo de hidratación de la semilla. La máxima germinación se obtiene cuando se utiliza luz roja, y hay reversión con la aplicación de luz en el rojo-lejano, y la aplicación de luz azul y oscuridad no estimulan la germinación. El efecto de la luz roja se logró con un mínimo de 30 minutos de luz roja, el aumento en el tiempo de exposición con este tipo de luz no incrementó los porcentajes de germinación.

## **2.16 Aspectos Agronómicos.**

### **2.16.1 Zonas de Producción.**

En el estado de Jalisco, particularmente en los municipios de Chapala, Ciudad Guzmán, Sayula, Autlán, Atoyac, Techaluta, San Martín de Bolaños, Tecolotlán, Juchitlán, Autlán y en cañadas alledañas a Guadalajara, es donde se localizan las poblaciones más importantes de *S. queretaroensis* (Arreola, 1990). En los municipios localizados en la Subcuenca de Sayula, se encuentra la zona productora más importante de pitaya en el occidente de México, con una superficie cercana a 1000 ha (Pimienta-Barrios y Tomas, 1993). En esta región esta especie frutal, se encuentra tanto en condición silvestre como cultivada. Esta Subcuenca es considerada como el centro más importante de domesticación de esta especie, ya que durante los últimos 30 años se han establecido plantaciones comerciales modernas, usando una gran diversidad de variedades, que difieren en el tamaño y en el color de los frutos. Esta diversidad de colores y tamaño de los frutos, es una evidencia clara que los productores han llevado a cabo una selección exitosa de fenotipos sobresalientes, los cuales en su primera etapa fueron establecidos en los solares de las viviendas rurales, y recientemente llevados a las plantaciones modernas. En los dos últimos años los

productores de la zona se han organizado en una cooperativa, que ha sido de utilidad para la comercialización de los frutos en los mercados regionales.

Las poblaciones cultivadas se localizan bajo dos sistemas de producción: a) las más antiguas, de solar o de traspatio en las que su origen se remonta a finales del siglo pasado (Aldana, 1986) y; b). en plantaciones modernas bajo marcos definidos de plantación, que son de origen reciente. Estas últimas se ubican en tierras agrícolas aledañas a la laguna de Sayula, en altitudes que oscilan de 1100 a 1250 msnm. Las superficies de estas plantaciones varían de 0.5 a 1.5 ha<sup>-1</sup>, en densidades de plantación de 600 a 800 ha<sup>-1</sup>. Las de solar, se encuentran en superficies pequeñas (100 a 400 m<sup>2</sup>) en densidades variables.

Las poblaciones silvestres, se localizan en las laderas de las colinas aledañas al vaso de Sayula, en altitudes de 1400 a 1850 msnm. Las densidades de población son de 50 a 200 plantas ha<sup>-1</sup>, y forman parte de la selva baja caducifolia (Pimienta y Nobel, 1994). También de estas poblaciones silvestres se cosechan y colectan frutos (pitayas), que son comercializados en los mercados regionales.

Las poblaciones cultivadas que se desarrollan en la Subcuenca de Sayula, crecen en suelos aluviales profundos, de textura areno-limosos de buena calidad, aunque también algunas plantaciones se desarrollan en suelos pedregosos de baja fertilidad, que no son adecuados para otros cultivos convencionales. De hecho el cultivo de pitayo ha ayudado a convertir suelos marginales en productivos (Salcedo y Arreola, 1991).

#### 2.16.2 Establecimiento de Poblaciones Cultivadas de *Stenocereus queretaroensis* .

Las plantaciones de *Stenocereus queretaroensis* se establecen usando segmentos terminales

de ramas con una longitud que varía de 80 a 120 cm y de 6 a 8 años de edad. Estos segmentos se separan de plantas adultas maduras en plena producción. También se aprovechan los brazos que desprenden de las plantas por exceso de peso los cuales se dividen en segmentos de 60 a 150 cm. Una vez cortados los segmentos se dejan secar aproximadamente un mes para formar callo y después son plantados, generalmente al final de la primavera. Comúnmente éstos se siembran en cepas o agujeros de 40 a 50 cm de diámetro y 50 cm de profundidad. En cada cepa se siembran de 3 a 4 ramas, a distancias de 3 a 4 m entre plantas y de 4 a 5 m entre hileras. Con estas distancias se obtienen densidades de población, que varían de 500 a 650 individuos ha<sup>-1</sup>. Los segmentos de ramas se entierran o se cubren con suelo únicamente una tercera parte, ya que esto reduce las pudriciones (Salcedo y Areola, 1991). En Oaxaca se establece una sola rama de *Stenocereus stellatus* usando distancias más amplias, de aproximadamente 4 metros entre plantas y 6 entre hileras (Llamas, 1984). También es frecuente que el pitayo se establezca en cercos para delimitar solares y terrenos agrícolas (Sánchez-Mejorada, 1982), como es el caso de las poblaciones comerciales de pitayo que se explotan en el municipio de Amacueca, Jalisco.

Debido a que es relativamente lento el crecimiento de las plantas y por consiguiente tardado el inicio del período de producción comercial, es común que algunos productores siembren en los espacios libres cultivos de granos u hortalizas.

La producción de flores y frutos empieza un año después de que se siembran las ramas, sin embargo no es hasta el séptimo año cuando los productores empiezan a obtener una cosecha de valor comercial, y la productividad se mantiene hasta por un poco más de 100 años.

### **2.16.3 Labores Culturales Realizadas en las Plantaciones.**

Algunos productores de la Subcuenca de Sayula han encontrado que la aplicación de riego

en la época seca del año (marzo, abril) incrementa el vigor de las plantas antes de que inicie la producción de flor y fruto. Se aplican de 2 ó 3 riegos esporádicos, para aumentar el vigor de los brazos, la producción de flores y el tamaño del fruto, sin afectar su calidad (Pimienta y Nobel, 1985). En esta misma región los productores no aplican fertilizantes orgánicos ni químicos, pero en Puebla y Oaxaca han encontrado que la aplicación de estiércol incrementa el crecimiento de *S. queretaroensis* y *S. griseus* (Cruz, 1984; Llamas, 1984). La poda de los pitayos en los huertos es una de las actividades que caracterizan al cultivo y es una práctica cultural que ayuda a controlar la altura de las plantas, la longitud de las ramas y el número de brazos en menor tiempo, aumentando el área de producción y facilitando la cosecha. Por efecto de la poda las plantas comienzan a ramificarse desde la base adquiriendo la forma arbustiva con numerosos brazos de baja altura y sin tronco principal, sin embargo por motivos que se desconocen muchos productores no practican la poda.

El uso del injerto es una práctica común, empleada por los productores en las poblaciones de solar para tener una mayor diversidad de variedades en una misma planta. En algunos casos en una misma planta se injertan hasta cinco variedades. La facilidad con la que se realiza el injerto, puede ser considerada como una alternativa valiosa para la substitución de variedades en plantaciones adultas, en las que la variedad en producción tenga problemas con plagas o enfermedades o bien ya no tenga demanda en el mercado.

Relativamente pocas plagas y enfermedades afectan *S. queretaroensis*. La hormiga conocida como la "hormiga arriera" (*Ata sp.*) es la plaga más importante que afecta a las plantaciones de pitayo en la zona. Este insecto causa daños en los ápices tiernos de las ramas, destrozando los botones florales. Para su control se utiliza Folidol en polvo, que se aplica en los hormigueros y en la

base de los troncos de las plantas atacadas. Este insecto también afecta a los frutos en desarrollo y causa abscisión de éstos.

Los deshierbes se realizan en los meses del temporal lluvioso con azadón y al mismo tiempo o con anterioridad se realiza un cajeteo alrededor de los pitayos para la captación de agua.

#### 2.16.4 Cosecha de los Frutos.

La cosecha se realiza con ganchos de hierro formados por la unión de 3 ó 4 varillas soldadas en la base y abiertas hacia los extremos formando una canasta, los cuales se unen y se sujetan con alambre a una vara de carrizo, con estos ganchos se cortan y se bajan una o varias pitayas para no golpearlas.

El momento de la cosecha lo indican el color de la fruta, el desprendimiento de las aréolas o las pitayas reventadas y se realiza durante todo el período de producción comprendido entre los meses de abril y mayo, incluyendo la "privanza" (días de mayor producción); la cosecha normalmente se lleva a cabo a muy tempranas horas de la madrugada. Una diferencia importante entre las plantas silvestres y cultivadas, es que en las especies cultivadas las aréolas con sus espinas no persisten en el fruto maduro como es el caso de *Pachycereus*, por ese motivo, se menciona por los propios productores que son "peladoras", lo cual no ocurre con los frutos colectados en las poblaciones silvestres.

La pitaya es consumida a nivel familiar, local y regional y es comercializada en los grandes mercados de las ciudades cercanas a los centros "pitayeros". La "privanza" puede llegar de 1,000 a 2,000 pitayas diarias en los huertos de 15 a 20 años y de una a dos hectáreas, de la cual la mayor parte es comprada por los comerciantes que año con año la expenden en los centros de venta. Otra



parte de la producción la compran personas de los municipios que ahí mismo la comercializan en modestos puestos instalados a los costados de la carretera.

Es conveniente mencionar que buena parte de la población aun continúa realizando la venta de fruto silvestre. Existe la renta de terrenos para instalar “pitayeras”, en este caso el dueño del predio recibe  $1/5$  parte de la cosecha y el arrendatario que realiza las actividades desde la instalación del huerto, el cultivo, la cosecha y hasta la comercialización se queda con las  $4/5$  partes.

Otra forma de aprovechamiento del huerto consiste en el concesionamiento que el propietario de la pitayera en producción hace con un mediero que cultive, vigile y venda la producción de la cual el 50% será para el propietario y el otro 50% será para el mediero. En ocasiones cuando el dueño del huerto no puede cuidarlo, vende la producción de uno o varios años por una cantidad determinada y el comprador queda a expensas de la producción que pueda lograr y al precio que pueda venderla.

### 3. OBJETIVO E HIPOTESIS

#### OBJETIVO GENERAL

Determinar las diferencias y/o similitudes en el desarrollo y la actividad fisiológica de poblaciones silvestres y cultivadas de pitayo (*S. queretaroensis*), y su relación con factores climáticos.

#### HIPOTESIS

Cuando ocurre el proceso de domesticación en especies vegetales, comúnmente se mejora la capacidad de las fuentes y las demandas metabólicas, por lo que es de esperarse que las plantas cultivadas de pitayo presenten una mayor actividad metabólica que las plantas silvestres.

## 4. MATERIALES Y METODOS

### 4.1 Descripción de Plantas y Area de Estudio.

Las poblaciones silvestres y cultivadas de *Stenocereus queretaroensis* se localizan en la subcuenca de Sayula (Figura 1). La población cultivada se encuentra en las cercanías de la población Techaluta que se localiza en el Km. 98 al suroeste de Guadalajara, Jalisco, México a 20° 5' latitud norte, 103° 32' longitud oeste y 1 380 msnm; y la población silvestre en el municipio de Zacoalco de Torres cerca del Km 78, al suroeste de Guadalajara, Jalisco a 24° 14' latitud norte y 103° 34' longitud oeste, y a 1450 msnm. En la población cultivada se usaron plantas jóvenes de aproximadamente 8 años, estas plantas fueron propagadas usando segmentos de ramas de 80-100 cm de largo y las adultas (maduras) con una edad que varía de 30 a 50 años y fueron propagadas de la misma forma que las plantas jóvenes. Las plantas de la población silvestre provienen de semilla, y la edad de las plantas jóvenes es de aproximadamente 30 años y de las adultas es aproximadamente 60 años.

### 4.2. Datos Climáticos.

Los datos de temperatura diaria y precipitación pluvial se obtuvieron de la estación climatológica de la Comisión Nacional del Agua en la Cuenca de Sayula, Delegación Jalisco en Atoyac y Zacoalco, Jalisco. Los datos fueron colectados de febrero de 1993 a febrero de 1994 para la población cultivada y de febrero de 1995 a febrero de 1996 para la población silvestre.

### **4.3 Datos Fenológicos.**

Para estudiar la fenología de las poblaciones silvestres y cultivadas, se evaluó en el tiempo en que ocurren las principales fenofases vegetativas y reproductivas (crecimiento de tallo, floración y desarrollo de fruto), registrándose cada mes, a partir de febrero de 1993 a febrero de 1994 en la población cultivada y de febrero de 1995 a febrero de 1996 en la población silvestre, el tiempo de iniciación y finalización de las fenofases mencionadas. Estas observaciones se llevaron a cabo en 14 plantas de la población cultivada y en 10 plantas de la población silvestre.

### **4.4 Crecimiento Primario de las Ramas.**

En la población cultivada el crecimiento primario se registró en 7 plantas jóvenes y 7 plantas maduras, mientras que en la población silvestre se midió en 10 plantas jóvenes y 10 plantas maduras. El crecimiento de las ramas se midió del ápice, registrando el incremento en tamaño de cada corona, la cual se forma cada año, con la ayuda de un flexómetro calibrado. La medición se inició al final del verano y terminó al inicio del invierno, que es cuando ocurre la elongación o el crecimiento primario de las ramas de pitayo. Esta medición se llevó a cabo en ramas colocadas en los cuatro puntos cardinales, a intervalos mensuales, las mediciones se sometieron a una prueba de medición estándar para promediar los valores y graficarlos en los intervalos mensuales

### **4.5. Actividad fotosintética.**

El intercambio de gases se midió en una población cultivada en la localidad de Techaluta,

Jalisco en el verano, debido a que es el período cuando esta planta presenta su máxima tasa fotosintética, ya que las condiciones ambientales, particularmente la temperatura y la humedad son favorables para la fotosíntesis. La asimilación se determinó en 6 plantas adultas de aproximadamente 30 años y en 6 plantas jóvenes de 6-8 años aproximadamente. Esta medición se realizó empleando un sistema portátil para medir fotosíntesis (Li-Cor 6200). La evaluación se hizo midiendo en las ramas de las plantas considerando los 4 puntos cardinales, en intervalos de 2h durante un periodo de 24h. Para las mediciones se modificó la cámara, para que fuera posible registrar el intercambio de gases en tallos suculentos, en lugar de las hojas o superficie laminar (de 1 Litro), como originalmente fue diseñada, esta modificación se hizo cubriendo dos terceras partes de la abertura de la cámara con una lámina de acrílico, quedando una superficie de exposición de  $9\text{cm}^3$ . Cuando la medición se realizó la cámara se colocó sobre una superficie de las crestas del tallo con firmeza presionando contra ésta para evitar fugas de la cámara.

#### 4.6 Evaluación de la Variación Estacional de Carbohidratos de Reserva y Solubles.

La muestra de tejido para evaluar la variación en carbohidratos de reserva y solubles fueron tomadas de ramas vigorosas y activas de plantas adultas. En éstas se colectó un trozo de tejido por planta cada mes. El número de plantas para cada población fue de cinco y se eligieron al azar. Al coleccionar las muestras se realizó una incisión, en la cresta de las costillas de los tallos de aproximadamente 3 cm de largo con la ayuda de una navaja de rasurar. Las muestras se colectaron de junio de 1993 a febrero de 1994 en la población cultivada y de junio de 1995 a febrero de 1996 en la población silvestre. Cada muestra contenía cantidades iguales de tejido de parénquima medular y clorénquima.

#### **4.6.1. Extracción y determinación de azúcares reductores.**

Para la extracción de azúcares solubles se empleó el procedimiento que se describe a continuación. A un gramo de tejido homogeneizado se le añaden 5 mL de etanol al 80% y se coloca en un Baño María a 75 °C por cinco minutos. Posteriormente se centrifuga a 12,000 g durante cinco minutos. Se colecta el sobrenadante. Con el precipitado se repite el paso anterior y se colecta un segundo sobrenadante que se combina con el primero y se centrifuga a 27,000 g por 20 minutos a -4 °C. Se colecta el sobrenadante y se lleva a un volumen de 25 mL con etanol al 80% (Carnal y Black, 1989). De este se toman alícuotas y el contenido de azúcares reductores se evaluó por el método de Somogyi (1952).

Para la determinación del contenido de almidón y mucílago las muestras de tallo se secaron en una estufa de incubación a 80 °C aproximadamente durante 72 h, o hasta que estas alcanzaran un peso constante. Después las muestras se molieron en una moladora de café y se guardaron en bolsas glassine.

#### **4.6.2. Extracción y determinación del contenido de almidón.**

El contenido de almidón se evaluó por el método descrito por Haissig y Dickson (1979) y Hawker y Jenner (1993). A 0.02gr. de tejido se le añade 10 mL de la mezcla Metanol: Cloroformo: Agua ( 12:5:3 v/v ) y se centrifuga a 2,000g durante cinco minutos, se descarta el sobrenadante, al precipitado se repite el paso anterior; posteriormente al precipitado se le añade 10 mL de agua destilada , se centrifuga a 2,000g durante cinco minutos, este paso se repite; a la fracción insoluble se le adiciona 1 mL de agua destilada, se coloca en Baño María durante dos hrs. A 90 °C, después

se le agrega 1 mL de amilogucosidasa ( 50 unidades o  $\mu\text{L}$  de amilogucosidasa solubilizadas en 10 mL de acetato de sodio 100 mM pH 4.5 ) y se cubre el tubo para colocarlos en un Baño María a 55 °C durante toda la noche. A partir del sobrenadante se toman alícuotas, se colocan en tubos eppendorf, se añade 50  $\mu\text{L}$  de agua destilada y 100  $\mu\text{L}$  de PGO-dianisidina, se incuban durante 45 minutos y se registra la absorbencia a 460nm.

#### **4.6.3. Extracción y determinación del contenido de mucílago.**

La extracción y determinación de mucílago se realizó de acuerdo al método empleado por Goldstein y Nobel (1991). A un gramo de tejido seco, se le agrega 10 mL de etanol (80%) caliente y se centrifuga a 2,000g durante cinco minutos, se colecta el sobrenadante en un tubo al que previamente se le registro el peso; con el precipitado se repite el paso anterior y se combinan los sobrenadantes. Con el precipitado se repite dos veces más el paso anterior pero se adicionan 5 mL de etanol caliente. Posteriormente el tubo donde se colecta los sobrenadantes se coloca en agua caliente (75 °C) y se ponen en el flujo de aire hasta que queden algunos mililitros. Al precipitado se le adicionan 30 mL de acetona (75-80%); enseguida se extrae la acetona y los tubos se colocan en una estufa de aire circulante durante toda la noche, a continuación se registra el peso final del tubo. El cálculo de concentración de mucílago se realiza por diferencia de peso.





## 5. RESULTADOS Y DISCUSION.

### 5.1 Datos Climáticos

Los valores extremos de la temperatura promedio del aire del mes de febrero de 1993 a febrero de 1994 en Techaluta localidad donde se encuentra la población cultivada varió de 8.2 a 17.6 °C en la noche y de 28.3 a 33.7 °C durante el día. El mes más caliente fue mayo, justo antes de la época de lluvias (verano). La precipitación pluvial total para este período fue 628 mm, del cual el 70% se registró junio a agosto de 1994 (Figura 2a).

En Zacoalco donde se localiza la población silvestre los valores extremos de temperatura del aire de febrero de 1995 a febrero de 1996 fue de 8.0 a 18.4 °C en la noche y de 24.0 a 34.3 °C durante el día. Al igual que en la localidad de Techaluta el mes más caliente fue mayo de 1995, poco antes de iniciar el periodo de lluvia. La precipitación pluvial total en 1995 fue de 408 mm, 94% ocurrió de junio a septiembre; 8 mm en febrero y 16 mm en octubre (Figura 2b).

La principal diferencia entre Zacoalco y Techaluta, fue la cantidad de precipitación pluvial. Esta diferencia en la precipitación revela un gradiente común de lluvia. Siendo la parte norte de la Cuenca de Sayula más seca que la parte sur (Huerta, 1995). En ambas localidades la estación seca comenzó tarde en comparación con años anteriores y se extendió hasta principios de junio de 1995.

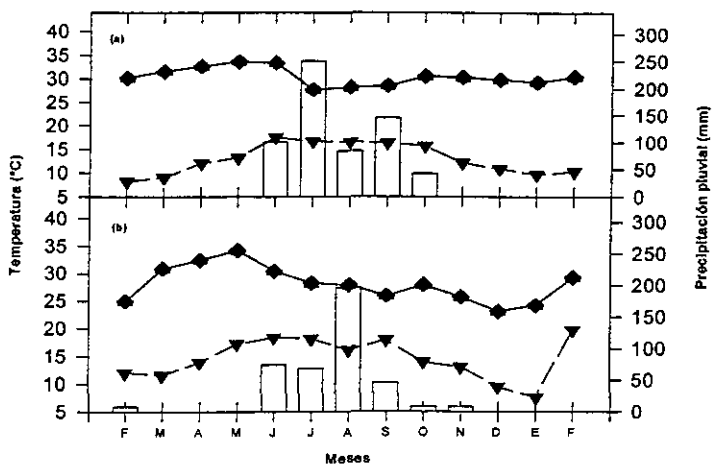


Figura 2. Temperatura promedio mensual máxima (♦), mínima (▼) y precipitación pluvial (barras) en Techaluta, Jalisco, 1993-1994 (a) y Zacoalco de Torres, Jalisco, 1995-1996 (b).

## 5.2. Fenología.

En las plantas cultivadas la diferenciación floral comenzó a finales de enero de 1993 y terminó a finales de marzo con una duración promedio de 50 días; el desarrollo del fruto tardó 81 días, el cual inició a principios de abril y terminó a finales de junio, antes del período de lluvias. El

crecimiento vegetativo inició a mediados de agosto y terminó a finales de noviembre (Figura 3a). En las poblaciones silvestres la diferenciación floral empezó a principios de febrero y terminó a principios de abril. El desarrollo del fruto comenzó en la primera semana de marzo y terminó en mayo. El crecimiento vegetativo inició a mediados de julio, y terminó hasta el comienzo del invierno (Figura 3b).

En la población silvestre y en la cultivada el crecimiento primario o elongación del tallo se inicia a mediados del verano y termina al empezar el invierno y cesa de este mes hasta el siguiente verano. Este crecimiento no coincide con el crecimiento reproductivo, el cual inicia a finales del invierno, y continúa durante la primavera. Esta asincronía o ausencia de traslape reduce el efecto de competitividad, regulando la distribución de recursos a diferentes órganos de la planta, lo cual puede ayudar a *S. queretaroensis* adaptarse a ambientes limitantes de agua (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995). *Stenocereus* se comporta similarmente a diversas especies de árboles de regiones secas tropicales, la etapa de floración y fructificación coincide con la estación seca y la etapa de crecimiento vegetativo no es iniciada hasta que cesa la floración (Jansen, 1967).

CUCBA



BIBLIOTECA CENTRAL

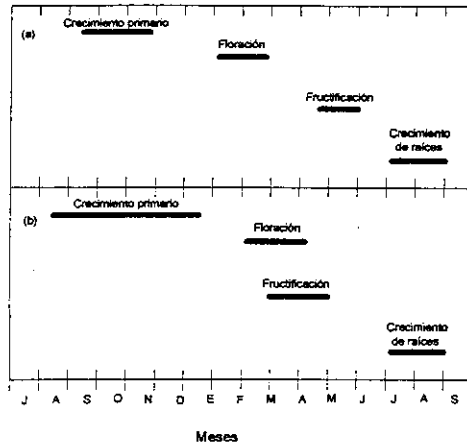


Figura 3. Fenofases de *Stenocereus queretaroensis* en las localidades de Techaluta, Jalisco durante 1993-1994 (a), y Zacoalco de Torres, Jalisco durante 1995-1996 (b).

### 5.3 Crecimiento Primario.

El crecimiento primario de las ramas ocurre en los ápices. En ambas poblaciones el crecimiento primario inicia a mediados del verano, aunque la velocidad más alta del crecimiento ocurre en el otoño. El crecimiento está restringido de enero a agosto en las plantas cultivadas y de enero a junio en las plantas silvestres. La velocidad de crecimiento anual de las plantas adultas cultivadas fue  $0.017 \text{ cm d}^{-1}$ , en las plantas jóvenes  $0.027 \text{ cm d}^{-1}$ ; en contraste con las plantas

silvestres, en las cuales la velocidad de crecimiento fue de  $0.049 \text{ cm d}^{-1}$  en las plantas adultas y  $0.028 \text{ cm d}^{-1}$  en plantas jóvenes. Con excepción de las plantas jóvenes cultivadas la curva de crecimiento tiene forma sigmoidea, en la cual la fase logarítmica ocurre a finales de verano, seguido por la fase lineal que ocurre al final de verano y principio de otoño, y la fase de senescencia, caracterizada por disminución del crecimiento durante el final de otoño y principios de invierno (Figura 4a y 4b).

En las plantas jóvenes de la población cultivada el crecimiento es lento, en contraste con las poblaciones silvestres la velocidad de crecimiento incrementa con la edad (Figura 4a y 4b). Estas diferencias pueden ser en parte debido a que las poblaciones silvestres invierten menos energía en estructuras reproductivas que la población cultivada, sobre todo porque en estas últimas el crecimiento es más alto en las plantas jóvenes, esto quizá se deba a que en las plantas jóvenes se realizan algunas actividades culturales ya mencionadas y la utilicen la energía para adaptación, resistiendo así el proceso de domesticación. En campo las plantas cultivadas pueden producir hasta  $15 \text{ ton ha}^{-1}$  (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995), mientras que la población silvestre, su producción es inferior a  $7 \text{ ton ha}^{-1}$  (Puente, 1997).

Se disponen de pocos datos para el crecimiento de especies superiores perennes, especialmente árboles, y éstos revelan que el crecimiento vegetativo en plantas de clima templado es más rápido durante los días largos de finales de primavera y principios de verano (Salisbury y Ross, 1992). *Stenocereus* pueden ser una excepción ya que la elongación del ocurre en otoño cuando la temperatura del aire se reduce y es menor la disponibilidad de agua en el suelo. Este es el principal contraste con la mayoría de especies que se desarrollan en el trópico y en el subtropico (Larcher, 1995). El crecimiento radical es el único evento vegetativo de *Stenocereus* que ocurre durante el verano (Arceta, 1997).

El pitayo puede ser considerado una planta de crecimiento lento y es similar a otros cactáceas columnares que producen frutos comestibles (Nerd *et al.*, 1993) y otros cactus en forma de barril (Gibson y Nobel, 1986). La velocidad de crecimiento de *Stenocereus* es mucho menor que la velocidad de crecimiento relativa para cladodios jóvenes de *Opuntia* dentro de condiciones similares (Robles, 1994) o para otras herbáceas y plantas leñosas (Grime y Hunt, 1975). El lento crecimiento de *Stenocereus* limita su manejo, ya que se requiere de 10 años para obtener una producción comercialmente lucrativa.

Las plantas silvestres y cultivadas de *Stenocereus* son semejantes a plantas perennes silvestres que crecen en suelos infértiles, por lo que tienden a ser de vida larga con lento crecimiento y poca capacidad para la fotosíntesis y absorción de nutrientes, permitiendo a tales plantas mantener el crecimiento y reproducción aún durante períodos de poca disponibilidad de agua (Grime, 1979; Chapin, 1980). Comúnmente estas plantas presentan menor plasticidad morfológica y fisiológica, comparando con las plantas con mayor tasa de crecimiento (Grime y Hunt, 1975).

La baja plasticidad es también una característica común de poblaciones cultivadas, ya que la aplicación de agua no afectó marcadamente el desarrollo vegetativo y reproductivo, aún cuando otros factores ambientales como la temperatura e irradianza fueron favorables para la fotosíntesis y el crecimiento (Pimienta y Nobel, 1995).

CUCBA



BIBLIOTECA CENTRAL

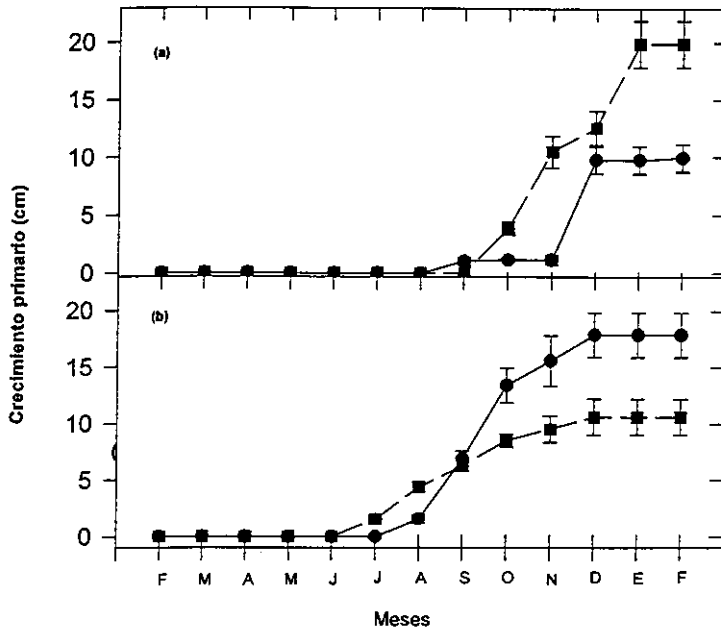


Figura 4. Crecimiento de plantas adultas (●) y plantas jóvenes (■) para la localidad de Techaluta, Jalisco (a) durante 1993-1994; plantas adultas (●) y plantas jóvenes (■) para la localidad de Zacoalco de Torres, Jalisco (b) durante 1995-1996.

## 5.4 Fotosíntesis

La asimilación neta de CO<sub>2</sub> de las plantas adultas (7.2 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) (Figura 5a) es menor que la de las jóvenes de 6 a 8 años (11.2 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) (Figura 5b). La asimilación neta diaria obtenida por la integración del CO<sub>2</sub> asimilado en un periodo de 24h fue 30 mmol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para las plantas adultas y 303 mmol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para las plantas jóvenes. Esta asimilación de CO<sub>2</sub> de las plantas jóvenes de *S. queretaroensis* en campo es similar que las plantas de la misma edad en invernadero (Nobel y Pimienta-Barrios, 1995). La asimilación de CO<sub>2</sub> depende del nivel de luz, la orientación de los tallos y su superficie, esta asimilación se incrementa linealmente con el flujo de fotones fotosintéticos (PPF, en una longitud de onda de 400 a 700nm). La temperatura y la duración de la época de sequía afecta la asimilación de CO<sub>2</sub> por las plantas de invernadero con un PPF total moderado (Nobel y Pimienta-Barrios, 1995). La asimilación de CO<sub>2</sub> no cambia cuando la temperatura en la media noche se reduce de 18 a 13 °C, pero disminuye un 33% después de 27 días, un 69% después de 41 días y 89% después de 56 días (Nobel y Pimienta-Barrios, 1995). La asimilación en *S. queretaroensis* puede ser 340 mmol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> en condiciones parecidas en el verano. Y los rangos de asimilación son de 158 a 285 mmol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para 4 especies MAC nativas del desierto chihuahuense o sonoreño (Nobel, 1988), esto es para especies cultivadas y para especies silvestres la asimilación es parecida probablemente reflejando su reciente domesticación y como un factor de selección basado en la calidad del fruto, fenología y resistencia a condiciones adversas que en producción de biomasa (Nobel y Pimienta-Barrios, 1995).

La máxima velocidad de asimilación neta de CO<sub>2</sub> diaria por *S. queretaroensis* son mas altos dentro de una doble atmósfera de concentración de CO<sub>2</sub> (720 μmol mol<sup>-1</sup>), que dentro de la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub>, especulado por las últimas dos centurias. El intercambio de gases es positivo al medio día dentro de concentraciones dobles de CO<sub>2</sub>. Debido a que la



asimilación diaria es de 36% mas alta en doble concentración de CO<sub>2</sub> que las concentración atmosférica actual, *S queretaroensis* podrá responder favorablemente cuando la concentración atmosférica incremente de CO<sub>2</sub> en el futuro, al igual que otras plantas MAC, que se puedan proliferar de manera cultivada (North *et al.*, 1995).

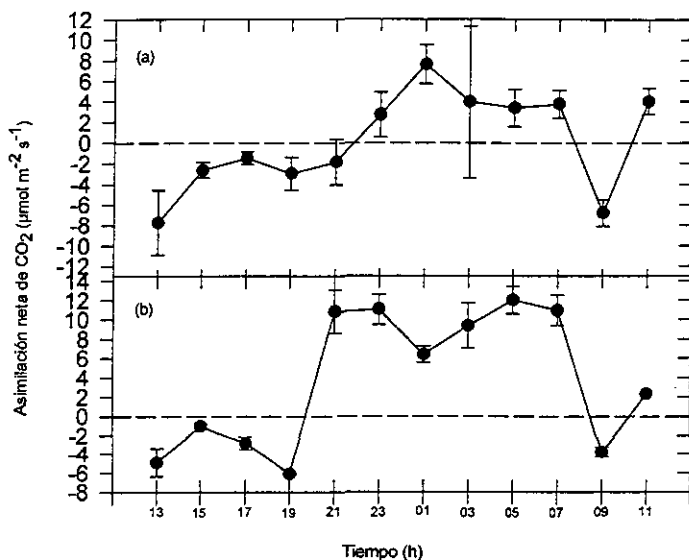


Figura 5. Asimilación neta de CO<sub>2</sub> de plantas adultas de *S queretaroensis* (a) y plantas jóvenes (b), en la localidad de Techaluta, Jalisco.

## 5.5 Variación Estacional de Carbohidratos.

Los azúcares reductores en la población cultivada muestran patrones estacionales de acumulación. De junio a septiembre de 1993 se incrementan, y permanecen altos de octubre a diciembre de 1993; disminuyendo durante el principio de 1994 (Figura 6a), por el contrario en la población silvestre los azúcares reductores se incrementan de junio y durante septiembre de 1995, y disminuyen significativamente de septiembre de 1995 a febrero de 1996 (Figura 7a).

En el verano es común la acumulación de almidón, que se inicia al principio del verano, y termina al final de ésta estación. Al empezar el otoño se observa una reducción gradual en el contenido de almidón, el cual coincide con el inicio del crecimiento primario, observándose una segunda reducción durante la primavera cuando se presenta el crecimiento reproductivo.

Ambas poblaciones mantienen patrones similares de variación estacional de almidón. En la población cultivada, de junio a agosto el contenido de este carbohidrato eleva su concentración, disminuyendo de septiembre a diciembre (cuando se lleva a cabo el crecimiento primario) para después incrementarse en enero (Figura 6b), para su subsecuente degradación, y así proveer a la planta de energía -a través de la respiración para utilizarla en actividades anabólicas y catabólicas y soportar el inicio del periodo reproductivo. Mientras que en la población silvestre la concentración es menor, pero esta se mantiene constante y elevada de junio a agosto, y disminuye considerablemente de septiembre a noviembre para incrementarse después en el invierno (figura 7b).

El mucílago es abundante en los tallos de *Stenocereus* y se encuentra en células especializadas o libre dentro de los tejidos, y llega a ocupar hasta el 30% o más del peso seco del tallo. Este polisacárido muestra variación estacional durante el año y aparentemente sus niveles son más altos durante el invierno cuando la temperatura es baja, por lo que se le relaciona con la

resistencia de la planta al frío y con el almacenamiento de agua. En la población cultivada hay un ascenso en el contenido de mucílago de junio a agosto en el verano actuando como un capacitor de agua, evitando la pérdida de esta al nivel intracelular, y a partir de septiembre hasta diciembre el nivel de concentración disminuye considerablemente coincidiendo con el período de crecimiento primario, después se incrementa en enero (invierno), que es cuando se inicia el crecimiento reproductivo (Figura 6c). Por el contrario, en la población silvestre la concentración se mantiene baja en comparación con la cultivada, y también de junio a agosto el mucílago muestra un incremento, el cual disminuye en septiembre y parte enero que es cuando hay desarrollo (crecimiento) vegetativo para continuar con ligero incremento cuando comienza el crecimiento reproductivo (Figura 7c).

# CUCBA



BIBLIOTECA CE...

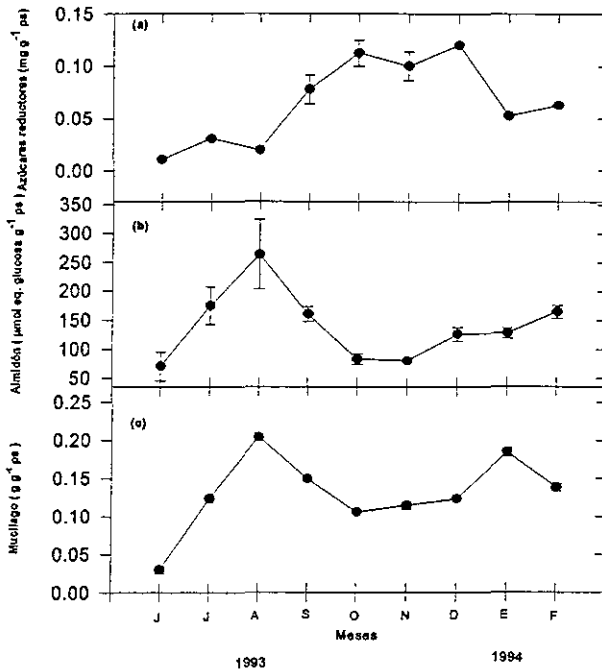


Figura 6. Variación estacional de azúcares reductores (a), almidón (b), y mucilago (c) en una población cultivada de *S. queretaroensis* en Techaluta, Jalisco, México.

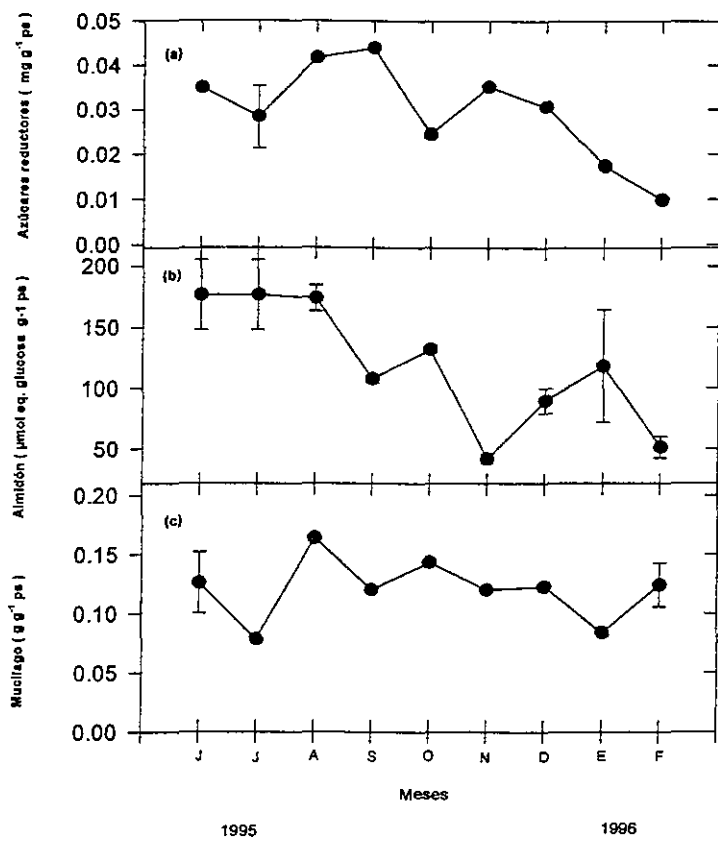


Figura 7. Variación estacional de azúcares reductores (a), almidón (b), y mucilago (c) en una población silvestre de *S. queretaroensis* en Zacoalco de Torres, Jalisco, México.

## 6. Conclusiones

Las poblaciones cultivadas se asemejan a las plantas silvestres en las características fenológicas, pero no en la velocidad del crecimiento primario entre las plantas adultas y las jóvenes y en los patrones estacionales de azúcares solubles.

Las plantas adultas silvestres presentan una mayor tasa de crecimiento que las cultivadas, por lo que se atribuye que la población silvestre invierte menos energía en estructuras reproductivas que la cultivada, ya que en las plantas silvestres se forman un menor número de éstas estructuras.

En ambas poblaciones el crecimiento vegetativo no coincide con el crecimiento reproductivo. Esta asincronía reduce el efecto de competitividad por las fuentes, regulando la proporción a diferentes órganos, lo cual puede ayudar a *S queretaroensis* adaptarse a ambientes limitantes de agua.

En ambos tipos de poblaciones, las plantas acumulan mayor cantidad de almidón al principio del verano, lo cual coincide con el período del año en que es menor la actividad de las demandas vegetativas y reproductivas, la acumulación se relaciona con los periodos de crecimiento radical y primario en *S. queretaroensis*, lo que favorece que la planta almacene esta energía para después trasladarla a energía cinética (azúcares reductores) para utilizarla en la producción de flores y frutos. El mucílago sigue un comportamiento similar de acumulación que el almidón y se cree que tiene la misma función que este, aunque no se tienen evidencias sobre su relación con la formación de flores y frutos.

La ausencia del crecimiento vegetativo y reproductivo durante el verano en *S queretaroensis* aunado a las condiciones ambientales favorables para la fotosíntesis, permite el almacenamiento de carbohidratos y el desarrollo del sistema radical para absorber mas agua y minerales. Esto hace

posible que en las plantas ocurran las principales fenofases vegetativas y reproductivas durante el período seco del año que se extiende de noviembre a mayo.



## 7. BIBLIOGRAFIA

- Aldana, R. M. 1986.** El Campo Jalisco Durante el Porfiriato. Instituto de Estudios Sociales. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco.
- Arceta, G.I.E., 1997.** Caracterización fisiológica de una población silvestre de pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum) asociada con micorrizas vesículo-arbuscular. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara, México.
- Arreola, N.H.J., 1990.** Inventario de las cactáceas de Jalisco. Cact. Suc. Méx. 35 (1): 3-12.
- Arreola, N.H.J., 1996.** Contribución al Conocimiento de las Cactaceas de los municipios de Lagos de Moreno y Ojuelos de Jalisco, México. Tesis Licenciatura en Biología. UNAM.
- Barthlott, W y Hunt D.R., 1993.** The families and genera of vascular plants. Vol. II: Flowering Plants. Dicotyledons (edited by Kubitzki K., J.G. Rohwer and Bittrich V.). 161-197.
- Berry, L.P., P Ting y E Zeiger. 1983.** The Biology of Desert Plants: Opportunities and Needs for Basic Research. Amer. Soc. Plant Physiologists, Rockville MD.
- Bravo, H.H., 1978.** Las Cactáceas de México. Universidad Nacional Autonoma de Mexico. México, D.F. 747.



**Carnal W.C. y Black C. C., 1989.** Soluble sugars as the carbohydrates reserve for CAM in pineapple leaves. *Plant Physiol* 90: 91-100.

**Cruz, H. P. 1984.** Algunas características del cultivo de la pitaya *Stenocereus* spp. en el Estado de Puebla. In: *Memorias del Simposio sobre Aprovechamiento del Pitayo*. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. Oaxaca, Oaxaca. 49-62.

**Cuevas-Preciado J.F., 1995.** Influencia de los factores físicos y bioquímicos en la senescencia de segmentos de ramas de *Stenocereus queretaroensis* (Web.) Buxbaum. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara.

**Chapin S. F., 1980.** The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review Ecology and Sistemactic* 11: 233-260.

**Domínguez-De la Torre, A. 1995** Efecto del suministro de agua en el desarrollo y esfuerzo reproductivo de pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara.

**Esau, K., 1976.** *Anatomía Vegetal*. 3ra. ed. Ed. Omega.

**Esau, K., 1977.** *Anatomy of Seed Plants*. 2a. ed. Ed. John Wiley & Sons.

Fisher, A.R. y N.C. Turner. 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Ann Rev Plant Physiol.* 29: 277-317.

Flores, V.E.M., 1976. Apuntes sobre anatomía y morfología de las semillas de cactáceas II. Caracteres de valor taxonómico. *Rev. Biol. Trop.* 24(2): 231-299.

Flores, V.E.M. y E.M. Engleman, 1976. Apuntes sobre anatomía y morfología de las semillas de cactáceas. I. Desarrollo y estructura. *Rev. Biol. Trop.* 24(2):199-227.

Gibson, A. C., 1989. The systematic and evolution of the subtribe *Stenocereae* 6. *Stenocereus stellatus* and *Stenocereus treleasei*. *J. Cac. And Succ.* 61:26-32

Gibson, A.C. 1990. The systematics and evolution of subtribe *Stenocereinae*: *Stenocereus queretaroensis* and its closest relative. *Cactus Succ. J. (Los Angeles)* 62: 170-176.

Gibson, A. C., y K. E., Horak, 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. *Ann. Missouri Bot. Garden.* 65: 999-1057.

Gibson, C.A. y Nobel, P.S. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press. London.

Goldstein, G y P. S. Nobel. 1991. Changes in osmotic pressure and mucilage during low temperature acclimation of *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiol.* 97:954-961.



- Grime, J.P. y Hunt R. 1975.** Relative growth rate: its range and adaptative significance in a local flora. *Journal of Ecology*. 63: 393-422.
- Grime, P.J. 1979.** *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley. New York.
- Haissig, B.E., y R.E. Dickson. 1979.** Starch measurements in plant tissue using enzymatic hydrolysis. *Plant Physiol*. 47: 151-157.
- Hawker J. S. y C. F. Jenner. 1993.** High temperature affects the activity of enzymes in the committed pathway of starch synthesis in developing wheat endosperm. *Aust. J. Plant Physiol*. 20:197-209.
- Holguin, M. E. 1983.** Germinación de semillas de *Stenocereus griseus* (Haworth) Buxbaum (Pitaya de Mayo). *Cact. Suc. Mex*. 38: 51-57.
- Huerta, G. M. 1995.** Aspectos ecologicos del "pitayo" y "cardon", en la cuenca de Sayula, Jalisco, Mexico. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Chapingo, Mexico.
- Irwing, P.T. 1994.** Carbohydrate metabolism in cacti: gums and mucilage. In: Felker, E.P. (edit) *Proceedings 5th . Ann. Texas Prickly Pear Council*.

- Jansen, H. D. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central American. *Evolution*. 21: 620-637.
- Jiménez, L.G.M., E Pimienta-Barrios y A Muñoz U. 1995. Estudio anatómico del pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Web) Buxbaum). *Cact. Suc. Mex.* 40 (3): 51-57.
- Kalt, W., C.B. Osmond y J.N. Siedow. 1990. Malate metabolism in the dark after CO<sub>2</sub> fixation in the crassulacean plant *Kalanchoe tubiflora*. *Plant Physiol.* 94: 826-832.
- Kozłowski, T.T., Kramer, P.J. & Pallardy, G.S. 1991. *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, San Diego.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag. Berlin.
- Lea J. P. y Leegood C. R., 1993. *Plant Biochemistry and Molecular Biology*. John Wiley & Sons Press, England.
- Lee, S. K. y R.E. Young. 1983. Growth measurements as an indication of avocado maturity. *J Amer Soc Hort Sci* 108: 395-397.
- Loik, M.E. y P.S. Nobel 1991. Water relations and mucopolysaccharide increases for a winter hardy during acclimation to subzero temperature. *Oecology*. 88: 340-346.

Loechle, C. 1988. Tree life history strategies. The role of defenses. Canadian Journal of Forest Research. 18: 209-227.

Lomelí, M. E. 1991. Demografía reproductiva y fenología floral en pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara.

Lomelí, M.E. y E., Pimienta-Barrios. 1993. Demografía reproductiva del pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Web) Buxbaum). Cact. Suc. Mex. 38(1): 13-20.

Longino, T.J. 1986. The causes and consequences of synchronous flushing in dry tropical forest. Biotropica 16:193-201.

Llamas, L. J. 1984. El cultivo del pitayo en Huajapan de León, Oaxaca. Revista de la Sociedad Mexicana de Cactología 29: 62-65.

Mauseth, J.D. 1991. Botany : an introduction to plant biology. Saunders College Publishing

Mc Cue, K.F. y A.D. Hanson. 1990. Trends in Biotechnology. 8: 358-362.

Nilsen, E. T., F.C. Meinzer y P.W. Rundel. 1990. Stem photosynthesis in *Psoralea argemone* (smoke tree) in the Sonoran Desert of California. Oecologia. 79: 193-197.



Nerd, A., E. Raveh, y Y. Mizrahi. 1993. Adaptation of five columnar species to various conditions in the Negev Desert of Israel. *Economic Botany*. 47: 304-311.

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. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press, New York.

Nobel, P.S. 1991a. Tansley Review 32. Achievable productivities of certain Cam plants: basis for high values compared with C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *New Phytologist*. 119: 183-205.

Nobel, P.S. 1991b. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press. San Diego, CA.

Nobel, P.S. 1994. *Remarkable Agaves and Cacti*. Oxford University Press, New York.

Nobel, P.S. 1995. Environmental biology. In: G. Barbera, P. Inglese y E. Pimienta-Barrios (eds). *Agro-ecology, cultivation and uses of cactus pear*. FAO Plant Production and Protection Paper 132, Rome, Italy. 36-48.

Nobel, P. S. y P.W. Jordan. 1983. Transpiration stream of desert species resistances and capacitances for a C<sub>3</sub>, a C<sub>4</sub> and CAM plant. *J Exp. Bot.* 34: 1379-1391.

Nobel, P. S. y E. Pimienta-Barrios. 1995. Monthly stem elongation *Stenocereus queretaroensis*: relationships to environmental conditions, net CO<sup>2</sup> uptake and seasonal variation in sugar content. *Environmental and Experimental Botany* 35: 17-24.

OIES (Office for Interdisciplinary Earth Studies ). 1991. *Ecosystems Interactions*. OIES. Boulder.

Parker, K. C., 1988. Growth rates of *Stenocereus hurberi* and *Lophocereus schottii* in southern Arizona. *Bot.* 149:335-346

Perez, R.C. 1993. Viabilidad de semillas y poliembrionia en morfoespecies cultivadas y silvestres de nopal tunero (*Opuntia* spp.). Tesis Licenciatura. Universidad de Guadalajara, Mexico.

Pimienta- Barrios, E. 1990. Fase progámica en angiospermas. *Ciencia* 41: 319-332.

Pimienta-Barrios, E. 1993. El nopal (*Opuntia* spp): una alternativa ecológica productiva para las zonas áridas y semiáridas. *Ciencia*. 44(3): 339-350

Pimienta-Barrios, E. y P.S. Nobel. 1994. Pitaya (*Stenocereus* spp., CACTACEA): an ancient and modern fruit crop of México. *Economic Botany* 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. Journal of the American Society for Horticultural Science 120: 1082-1086.
- Pimienta, E. y Tomas, M.L. 1993.** Caracterización de la variación en el peso y la composición química del fruto en variedades de pitayo (*Stenocereus queretaroensis*). Revista de la Sociedad Mexicana de Cactología. 38: 82-88.
- Pimienta-Barrios, G. Hernández E., A. Domínguez, y P.S. Nobel, 1998.** Growth and development of a columnar cactus (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). Tree Physiology. 18:59-64.
- Piña-Lujan, I. 1977.** Pitayas y otras cactáceas afines del estado de Oaxaca. Cact. Suc. Mex. 2: 3-15.
- Primack, B. R. ,1987.** Relationship among flowers, fruit and seeds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18: 409-436.
- Puente, P. 1997.** Caracterización de los sistemas de producción de pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum en el municipio de Autlán, Jalisco. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad de Guadalajara, México.



**Robles, M.C. 1994.** Estudio anatómico-fisiológico comparativo entre el nopal (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller) y el pitayo *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad de Guadalajara. México.

**Rosas, C. M. P y E. Pimienta, 1986.** Polinización y fase programática en nopal (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller) tunero. Fitotecnia. 8: 164-176.

**Robinson, D. 1991.** Strategies for optimizing growth in responses to nutrient supply. Plant Growth Interactions with Nutrition and Environment. In: Porter, R.J. and D.W. Lawlor (eds). Society for Experimental Biology, Seminar Series 43. Cambridge University Press, U.K.. 107-205.

**Ryugo, K. 1988.** Fruit culture. Wiley, New York.

**Sachs, M.R. y W.P. Hackett., 1983.** Source-sink relationships and flowering. In: Meudt J (ed.). BARC Symposium number 6. Strategies of Plant Reproduction. Allanheld, Osmumm, Totowa. 263-272.

**Salisbury, B. F. y C. W. Ross. 1992.** Plant Physiology. 4th. ed. Wadsworth, Belmont, California.

**Sánchez-Mejorada, R.H. 1982.** Algunos usos prehispánicos de las cactáceas entre los indígenas de México. Secretaria de Desarrollo Agropecuario. Gobierno del Estado de México. Toluca, México.

**Salcedo, P.E. y Arreola, H. 1991.** El cultivo del pitayo en Techaluta, Jalisco. *Revista de la Sociedad Mexicana de Cactología*. 36: 84-91.

**Sajeva, M. Y J.D. Mauseth. 1991.** Leaf-like structure in the photosynthetic, succulent stems of cacti. *Annals of Botany*. 68: 405-411.

**Sifton, H.B. 1957.** Air-space tissue in plants. *Botanical Review* 11: 108-143.

**Somogyi, M. 1952.** Notes of sugar determination. *J. Biol. Chem.*, 195: 19-23.

**Sutton, B.G., I.P. Ting and R. Sutton. 1981.** Carbohydrate metabolism of cactus in a desert environment. *Plant Physiology* 68 : 784-787.

**Sonnwald, U. y Willmitzer, L, 1992.** Molecular Approaches to sink-source interactions. Uptake on Molecular Physiology. *Plant Physiol*. 99: 1267-1270.

**Yoder, B.J., M.G. Ryan, R.H. Waring, A.W. Schoettle y M.R. Kaufman, 1994.** Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. *Forest Science*. 40: 513-527.