

## Fotosíntesis MAC en *Escontria chiotilla* (F.A.C. Weber ex k. Schum) Rose, de la localidad de Coxcatlan, Puebla

Mandujano Piña Manuel\*, Trujillo Hernández Antonia, Arriaga Frías Alberto, Ortiz Montiel Juan Gerardo,  
De La Cruz Guzmán Gumercindo H.

<sup>1</sup>Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, Av. De lo barrios No. 1 Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla Edo, de México, C.P. 54090

\*Autor para correspondencia: manuelm@unam.mx

### Recibido:

16/julio/2019

### Aceptado:

20/octubre/2019

### Palabras clave:

Jiotilla,  
cambios diurnos,  
planta endémica

### Keywords:

Jiotilla,  
diurnal changes,  
endemic plant

### RESUMEN

*Escontria chiotilla* es una planta endémica de nuestro país, que crece en agrupaciones llamadas Jiotillales en zonas áridas y semiáridas de los estados de Puebla, Oaxaca y Michoacán. Estos ambientes favorecen la vegetación con fotosíntesis tipo Metabolismo Acido de las Crasuláceas (MAC), el cual exhiben cambios en la concentración de ácidos orgánicos. El objetivo de este trabajo fue evaluar la actividad MAC en ramificaciones con orientación norte-sur y condición joven-madura de *Escontria chiotilla*, así como el patrón de crecimiento del fruto en Coxcatlán, Puebla. El diseño fue completamente al azar con las variables de acidez titulable, fenología y crecimiento del fruto, adicionalmente se registró la temperatura y precipitación. Coxcatlán resulto óptimo para la fisiología MAC, la orientación sur y la zona joven de la planta presentaron los valores de acidez más altos. El fruto presento un patrón de crecimiento doble sigmoide, así como asincronía reproductiva y un amarre del 8.2%.

### ABSTRACT

*Escontria chiotilla* is an endemic plant of our country, which grows in forests called Jiotillales in arid and semi-arid zones of the state of Puebla. These environments favor the vegetation with photosynthesis type Metabolism Acid of the Crassulaceae (MAC), which exhibits changes in the concentration of organic acids. The objective of this work was to evaluate the activity of MAC in branches with north-south orientation and young-mature plant condition (*Escontria chiotilla*), as well as the growth pattern of its fruit in Coxcatlán, Puebla. The design was completely randomized with the variables of titratable acidity, phenology and fruit growth, in addition temperature and precipitation were recorded. Coxcatlán was optimal for the physiology of MAC, the southern orientation and the young area of the plant had the highest acid values. The fruit presented a double sigmoid growth pattern, reproductive asynchrony and the fruit setting was 8.2%.

## Introducción

El entendimiento de las adaptaciones vegetales a su ambiente, no solo se deben a sus posibilidades fisiológicas, también interviene adaptaciones morfológicas para complementar el proceso, entre estas cualidades o aptitudes destaca la asimilación de carbono en forma de CO<sub>2</sub>. Esta última es la expresión más pura del proceso fotosintético el cual tiene tres manifestaciones básicas conocidas como: Fotosíntesis C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>, y el proceso conocido como Fotosíntesis MAC (Metabolismo Ácido de las Crasuláceas), que se caracteriza por presentarse en plantas de zonas áridas y semiáridas principalmente, entre las que se encuentran las Cactáceas. La fijación nocturna de CO<sub>2</sub> es una de las características que tipifican el metabolismo MAC (Taiz y Zeiger, 2006; Salisbury y Ross, 1992; Osmond, 1978). Este mecanismo, fue descubierto en artículos de *Platyopuntia* durante el siglo pasado por Teodoro Nicolás de Saussure y también fue estudiado intensivamente por Benjamín Heyne en *Kalanchoe pinnata* (Nobel, 1998) y *Bryophyllum calycinum* (Cushman, 2001) suculentas de la familia Crassulaceae, por los trabajos realizados por Heyne, al proceso se le conoce como Metabolismo Ácido de las Crassulaceas (MAC), y es identificado, por intensas fluctuaciones diarias de la acidez tisular (Cushman, 2001; Nobel, 1998; Osmond, 1978).

Este metabolismo, se presenta en 15,000 a 20,000 especies, perteneciente a 33 familias tanto de dicotiledóneas como de monocotiledóneas lo que representa un 7% de la vegetación. Siendo la familia con mayor número de especies la *Orchidaceae* seguida de la *Cactaceae*, *Crasulaceae*, *Aizoaceae*, *Bromeliaceae*, *Asclepiadaceae* y *Euforbiaceae*. (Salisbury y Ross, 1992; Winter et al., 1982; Barber y Baker, 1985; Cushman, 2001).

Algunos de Los criterios para determinar plantas MAC pueden ser de tipo morfológico, no obstante, se ha buscado la caracterización ecofisiológica de este metabolismo con los siguientes aspectos: 1) suculencia, pero no en el sentido horticultural: Parece ser un requerimiento de grandes células del clorénquima suculento con grandes vacuolas para el almacenamiento central, acompañadas por un reducido espacio aéreo intercelular. Las vacuolas y la suculencia están relacionadas con el almacenamiento de ácidos orgánicos y no necesariamente al almacenamiento de agua; 2) los estomas se abren en la noche y se cierran durante el día, y así la mayor absorción de CO<sub>2</sub> y pérdida de agua ocurren en la noche; 3) una masiva fluctuación diurna de acidez titulable la cual se atribuye al ácido málico, con una recíproca fluctuación de almidón y 4) una alta actividad de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa y de

las enzimas de descarboxilación como son la enzima málica y fosfoenolpiruvato carboxiquinasa (Ting, 1989; Andrade et al., 2007).

Para estudiar el ciclo de flujo de carbono durante el día y la noche es conveniente discutirlo en términos de las cuatro fases de intercambio de gas (Osmond, 1978; Cushman y Bohnert, 1999): Fase I; período de oscuridad en el que la fijación nocturna de CO<sub>2</sub> se convierte en ácido málico, vía oxalacetato almacenándolo en la vacuola, la carboxilación inicial es catalizada por la PEP-C. Durante esta fase, la resistencia estomática alcanza sus valores más bajos. Fase II; comienzo del período de iluminación e inicio de un incremento en la conductancia estomática, durante este tiempo, tanto la PEP Carboxilasa y la RubisCO están activas para la carboxilación. El volumen de ácido málico concentrado en los tejidos permanece constante por un corto tiempo, resultando una combinación de la fijación de CO<sub>2</sub> incorporándose directamente a la vía fotosintética y al mismo tiempo experimentando una descarboxilación del ácido málico. Fase III: Período de baja conductancia estomática. El malato es descarboxilado en el citoplasma por una enzima málica o por la PEP carboxiquinasa, dependiendo de la planta en cuestión. Con los estomas cerrados las concentraciones de CO<sub>2</sub> pueden alcanzar valores sobre 4% (v/v) en los espacios intracelulares. La actividad carboxilante de la RubisCO es máxima y su actividad de oxigenasa (fotorrespiratoria) es suprimida. Fase IV; Bajo condiciones ambientales adecuadas, por ejemplo, un adecuado suministro de agua, intensidad luminosa suficiente, los estomas pueden abrirse nuevamente hacia el final del período de luz, cuando la descarboxilación del ácido málico continúa, la presión parcial interna de CO<sub>2</sub> declina y la conductancia estomática después puede incrementarse. El CO<sub>2</sub> puede ser tomado directamente del medio por la RubisCO, por lo que la transpiración se ve incrementada, generándose una carboxilación doble similar a lo que sucede en la fase II. La sensibilidad al O<sub>2</sub> testifica de una actividad fotorrespiratoria en ésta fase (Osmond, 1978). Sin embargo, PEP-C es también activa catalíticamente en esta fase, como indican datos de espectrometría de masas en patrones clasificados (Osmond, 1978; Cushman y Bohnert, 1999), aunque la acumulación vacuolar de malato no inicia hasta el período nocturno (Tobin, 1992). El flujo metabólico cambiante de carbono en estas cuatro fases de MAC está asociado con el complejo orden de controles cinéticos en la actividad enzimática. Esto se aplica tanto a las enzimas clave de las vías de carboxilación y descarboxilación, así como del transporte del metabolito mediador entre los compartimientos intracelulares. Bajo el entendimiento, aún incompleto de estos mecanismos de control, pero recientemente determinadas las características metabólicas de las plantas MAC que se distinguen de las

plantas convencionales C3, se han iniciado una serie de estudios a nivel molecular que buscan explicar la regulación genética de este mecanismo (Caushman y Bohnert, 1999). Un aspecto interesante de algunas plantas MAC es su habilidad de cambiar la forma de fijación de CO<sub>2</sub> dentro del mismo individuo, dependiendo de la disponibilidad de agua y la edad de los tejidos fotosintéticos. Diferentes formas de expresión de la fisiología MAC. La primera ha sido descrita como "MAC idling" en *Opuntia basilaris* (Szarek y Ting, 1975). Estas plantas durante la sequía cierran sus estomas completamente y detienen la fijación nocturna de CO<sub>2</sub>, pero continúa presentando fluctuaciones en las concentraciones de ácido orgánico como un resultado de la reasimilación de CO<sub>2</sub> generado por la respiración. Otras plantas suculentas pueden presentar fluctuaciones en las concentraciones de ácidos orgánicos, aunque la fijación de CO<sub>2</sub> se lleve a cabo durante el día. El incremento nocturno de ácido aparece como resultado de la reasimilación del CO<sub>2</sub> producido por la respiración. Esta variante llamada "MAC cycling", la cual parece ser intermedia, en términos evolutivos, entre las plantas con metabolismo C3 estricto y las "MAC estrictas". (Ting y Rayder, 1982). El término MAC, facultativa puede ser usado de preferencia, para describir el potencial para poder alcanzar una expresión en su equipamiento bioquímico de MAC en respuesta a los cambios en el ambiente en un periodo corto, comparado con el ciclo de vida de los tejidos fotosintéticos (Barber y Baker, 1985). La mayoría de las especies MAC se encuentran en ambientes semidesérticos y epifitos. Ambos tipos de hábitats son caracterizados por una regular sucesión de períodos de sequía y períodos de lluvias intermitentes y otros factores, los cuales pueden limitar el crecimiento y productividad, entre los que se encuentran el contenido de agua en el suelo, temperatura y luz por lo que se mencionan a continuación (Barber y Baker, 1985; Nobel, 1998).

La conservación del agua es una de las ventajas ecológicas potenciales más importantes de los agaves y cactáceas. Los tallos almacenan típicamente grandes volúmenes de agua en relación con su superficie (Nobel, 1998). La epidermis controla la pérdida de agua por los estomas, a través de los cuales el vapor de agua y el CO<sub>2</sub> se puede difundir con facilidad en las plantas con metabolismo MAC; La densidad estomática en estas plantas es menor si la comparamos con las C3 y las C4 donde se reportan de 10 a 200 estomas por milímetro cuadrado en dicotiledóneas, de 50 a 200 para monocotiledóneas y de 15 a 60 para cactáceas (Osmond y Holtum, 1981; Nobel, 1998), por lo que la economía de agua en este tipo de plantas se debe a la asimilación de CO<sub>2</sub> durante la noche, cuando la temperatura es baja y las diferencias de presión de agua sobre las hojas también

son bajas (Osmond, 1978; Ting, 1985). Se ha demostrado que el agua juega un papel fundamental en el comportamiento del metabolismo MAC, como lo muestra Szarek y Ting (1975) sobre la respuesta fisiológica que se da en *Opuntia basilaris* después de un período de lluvias, ya que se presenta un marcado aumento de la acidez, así como un incremento en la eficacia sobre el uso del agua y la asimilación del CO<sub>2</sub>, dando como resultado que las variaciones día-noche de acidez titulable, de hasta un 170%, por lo que se establece que las plantas MAC presentan una rápida respuesta a pequeñas cantidades de precipitación, no obstante los grandes períodos de sequía por los que pasan (Osmond, 1978). En plantas con metabolismo MAC la transpiración es prácticamente nula durante el día, con un incremento durante la noche a causa de la apertura estomática, la cual presenta una relación con la temperatura, ya que por la noche no debe ser tan alta como en el día (Gibson y Nobel, 1986).

El efecto de las temperaturas sobre el proceso de fijación del CO<sub>2</sub> en las plantas MAC, ha sido muy discutido. Sin embargo, en muchos estudios de regulación estomática se ha encontrado que la temperatura es uno de los factores más importantes, ya que al incrementarse ésta, promueve el cierre de los estomas y baja la eficiencia de asimilación de CO<sub>2</sub> (Nobel y Hartsock, 1978, 1979). En los tallos de cactáceas este factor depende de la morfología y de otras condiciones ambientales, entre las que se encuentra la radiación incidente, ya que el área expuesta al sol, puede presentar una temperatura más alta que el lado opuesto, otros elementos importantes son: la presencia de espinas y la pubescencia. Se ha observado en ausencia de éstas, durante un día caluroso, que en el ápice del tallo de *Carnegia gigantea* puede llegar hasta 50°C. No obstante, la presencia de espinas puede reducir la temperatura en 10°C, mientras que la pubescencia de unos 10 mm de espesor, reduce hasta 12°C la temperatura máxima durante el verano; para el caso de los ápices que presentan las dos estructuras (espinas y pubescencia), la reducción de la temperatura puede ser de 14°C. Un efecto similar puede ser observado en las temperaturas mínimas, por lo que estas plantas pueden evitar el congelamiento a temperaturas de -10°C. (Gibson y Nobel, 1986; Nobel, 1998), se ha encontrado que la temperatura óptima para la captación de CO<sub>2</sub> en las cactáceas es cerca de los 10 °C durante la noche; las temperaturas internas de la planta durante el día no parecen tener mucha influencia en el intercambio de CO<sub>2</sub> como las temperaturas durante la noche. El calentamiento excesivo del tallo de las cactáceas, causa una gran liberación de CO<sub>2</sub>, pero en condiciones normales la liberación del CO<sub>2</sub> durante el día puede ser compensada por la captación de este gas durante la noche, siempre y cuando la temperatura interna de la planta sea baja durante la noche, éste último factor

probablemente es el de mayor importancia para el control de la captación de CO<sub>2</sub>, así como para la distribución de las especies de las cactáceas (Nobel y Hartsock, 1979).

Muchos caracteres morfológicos de las cactáceas pueden influir en la luz que incide sobre la superficie de los tallos. Las espinas sombrean el tallo, lo que disminuye la luz disponible para la fotosíntesis. Se ha observado que las espinas en *Opuntia bigelovii* reducen del 30% al 40% la DFF incidente sobre el tallo, las costillas y otras características tridimensionales de la superficie del tallo aumentan el área de esta e influyen en la difusión de la luz. Rodríguez (1998) encontró que la cubierta de espinas de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* pueden influir en la ocupación del hábitat, aunque su efecto en las temperaturas superficiales de la planta no fue considerable, sí se observó un efecto sobre el potencial hídrico. Es conocido, que las plantas MAC, se ven estimuladas en la producción de ácido málico durante la oscuridad como resultado de la cantidad de radiación recibida durante el período de luz (Nobel y Hartsock, 1978; Barrow y Cockbum, 1982).

La familia Cactaceae es originaria del continente americano y se encuentra preferentemente en las zonas áridas y semiáridas. En México, estas plantas están ampliamente representadas, por lo que nuestro país es un centro muy importante de diversificación, estimándose que se concentran más del 50% del total de las especies conocidas (Bravo, 1978; Bravo y Sánchez, 1991).

*Escontria chiotila* es una planta endémica de nuestro país, que se puede observar en agrupaciones llamadas Jiotillales o quiotillales en las zonas áridas y semiáridas de los estados de Puebla, Oaxaca y Michoacán, representando una alternativa de manejo en las localidades donde crecen de manera silvestre, sus frutos pueden constituir una fuente adicional de ingresos para los habitantes de estas comunidades, por lo que es muy importante el conocimiento de este recurso, estableciéndose en el presente trabajo el objetivo de evaluar la actividad del Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (MAC) en ramificaciones con orientación norte-sur y condición joven y madura de *Escontria chiotilla* (F.A.C. Weber ex k. Schum) Rose, así como el patrón de crecimiento del fruto en organismos silvestres, de la localidad de Venta Salada, municipio de Coxcatlán, Puebla, durante un ciclo de producción.

### Metodología

La presente investigación se realizó en la localidad de Venta Salada, municipio de Coxcatlán, Edo. de Puebla (97°11'48" y 97°12'13" longitud oeste 18°16'45" y

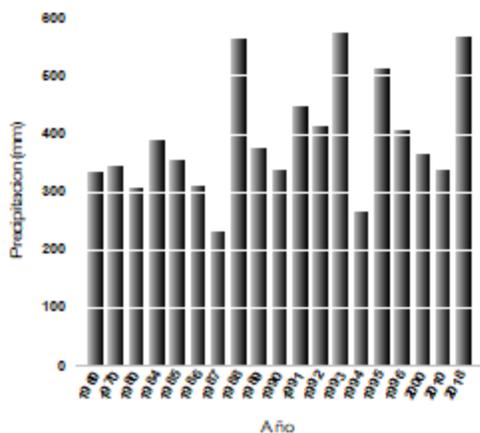
18°17'9" latitud norte), el cual forma parte del Valle de Tehuacán, este último está situado en la porción sureste del estado de Puebla y se extiende en la parte norte del estado de Oaxaca hasta Cuicatlán. En general el terreno corresponde al Terciario Inferior, durante el cual se desarrolló un ciclo de sedimentación pluvio-lacustre, interrumpido por la actividad volcánica del Pleistoceno y del Plioceno. Las rocas sedimentarias corresponden a calizas y evaporitas del Cretácico Inferior y Medio (Meyrán, 1980).

Se aplicó un diseño factorial completamente al azar, donde se tomaron como factores la orientación y la zona de la planta, estableciéndose dos niveles para cada uno, Norte y Sur para la orientación, Joven (zona terminal de la rama donde se desarrollan estructuras florales de organismos adultos) y Madura (zona más vieja sin estructuras florales), para la zona de la planta. Se tomaron como variables de respuesta la acidez titulable mediante la técnica de Mathur (1978) modificada. En la cual se tomó un gramo de tejido fresco de la planta con un horador, esta cantidad de tejido se maceró con agua destilada previamente hervida y posteriormente se filtró en cuatro capas de gasa; el filtrado se afora a 25 ml con agua destilada, y se tituló con una solución de Hidróxido de Sodio (NaOH) 0.004 N hasta un pH de 8.3 con un potenciómetro, para facilitar la lectura y de esta manera cada mililitro de Hidróxido de Sodio es correspondiente a 1 miliequivalente (meq) de ácidos orgánicos por cada 100 gramos de peso fresco de la planta. Temperatura de la planta y ambiental con un termómetro de columna de mercurio Taylor. Humedad Relativa, con un higrómetro marca cole palmer.

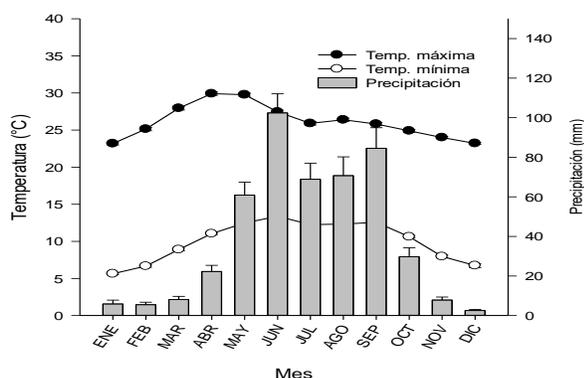
La intensidad lumínica se registró con un medidor de luz Lutrón LX-103 en unidades lux posteriormente se transformaron a PPF (μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) por un factor de conversión (fc=54). Estas mediciones se realizaron a las 07:00, 10:00, 13:00, 16:00 y 19:00 horas, con una periodicidad mensual durante un ciclo de producción en el año de 1995, excepto en los meses de junio, agosto y adicionalmente en el mes de enero no se registró la luz, los datos ambientales fueron actualizados al 2018. Se realizó el conteo de estructuras reproductivas. en ramificaciones de la planta designada al azar con orientación Norte, Sur, Este y Oeste, se dio un seguimiento a la presencia de yemas, brotes florales, flores abiertas y frutos, de febrero a junio para cubrir un ciclo de producción. Para los frutos se registró su diámetro ecuatorial y polar, con estas mediciones se obtuvo el Volumen del fruto aplicando la siguiente formula; A= 0.5236 d<sup>3</sup>, donde; A= Volumen en cm<sup>3</sup>, 0.5236 = constante y d = diámetro del fruto en cm (Westwood, 1982)

## Resultados y discusión

En este trabajo se encontró que la localidad de Coxcatlán, Puebla presentó una precipitación pluvial que oscila entre 223 y 572 milímetros de precipitación anuales, por lo que puede ser caracterizada como una región semiárida propia para vegetación Xerofítica (Figura 1). Adicionalmente se tomaron los valores de precipitación mensual de 1980 al 2018 donde se identificó claramente un periodo de sequía y uno de lluvias, que inicia en mayo para finalizar en septiembre (Figura 2), comportamiento



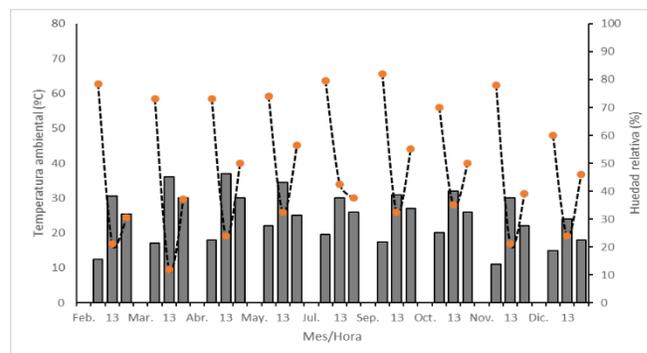
**Figura 1.** Precipitación pluvial de la zona de estudio (datos tomados de la bitácora del Ingenio de Calipan) de 1984 a 2018.



**Figura 2.** Precipitación y temperatura máxima y mínima en Coxcatlán, Puebla

estacional, propio de ambientes áridos, y semiáridos, presentes en una zona importante del país, el cual Cushman (2001) reporta como un hábitat propio de estas plantas. Por otra parte, Nobel (1998) considera a estas condiciones ambientales como las óptimas en su Índice de Productividad Ambiental, por lo que esta zona se puede considerar como propicia para la vegetación con esta estrategia fotosintética. Otra variable registrada en este trabajo fue la humedad relativa (Figura 3), con valores en la época de lluvias de 90 y 30 % HR al inicio y

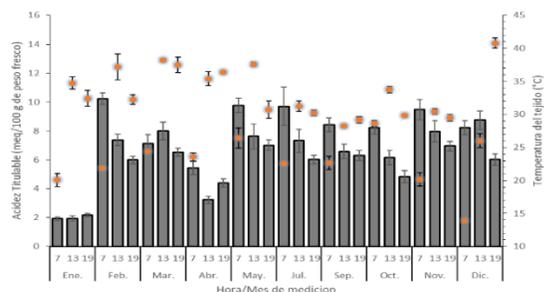
final del día respectivamente, mientras que durante los meses de sequía el valor más alto fue del 70% HR, y el más bajo 9 % HR. Un comportamiento similar puede observarse en la temperatura ambiental (Figura 3) con valores que van de 10 °C a las 07:00 horas y 40°C o más a las 16:00 horas en el mes de abril (Sequía). Los valores de estos parámetros ambientales son determinantes de acuerdo a los criterios ecofisiológicos para tipificar la localidad de Coxcatlán, Puebla como óptima para plantas que presenten el Metabolismo Ácido de las Crasuláceas.



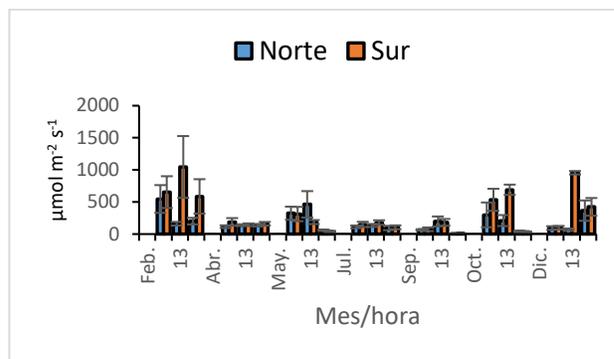
**Figura 3.** Humedad relativa y temperatura ambiental registradas en la localidad de Coxcatlán, Puebla durante este trabajo

Si consideramos las características bioquímicas del metabolismo MAC y describimos de manera breve las cuatro fases tipificadas por Osmond (1978). La primera, como la fijación nocturna de CO<sub>2</sub> y su acumulación en forma de ácido málico en la vacuola, con los estomas abiertos. La segunda que inicia al amanecer con el periodo de iluminación y la fijación de CO<sub>2</sub> por la vía C<sub>3</sub> y MAC con una descarboxilación, así como, los estomas en proceso de cierre. La tercera fase se caracteriza por el cierre de los estomas y la salida del ácido málico de la vacuola y su descarboxilación, lo que provoca una fluctuación en la acidez titulable, y cambios en el pH durante el ciclo. Finalmente, la cuarta fase se da cuando al atardecer se repite el esquema del amanecer (fase dos), los estomas se abren y la incorporación de CO<sub>2</sub> se da por la vía C<sub>3</sub> y MAC dominando la C<sub>3</sub>, antes del periodo de oscuridad. Esta descripción permite puntualizar la acidez titulable como una de las variables de respuesta de apalancamiento del presente trabajo, ya que la fluctuación diaria de ácidos orgánicos se utiliza como un indicador en trabajos ecofisiológicos sobre esta vía fotosintética, (Altesor, 1992; Martín y Wallace 2000). Los valores registrados (figura 4) al amanecer (fase II o III) y al atardecer (fase III ó IV), permitieron establecer que *E. chiotilla* presenta la fisiología MAC, considerando los criterios señalados por Osmond, (1978). En consecuencia, los tejidos con este tipo de metabolismo exhiben cambios drásticos en la concentración de ácidos

registrados como acidez titulable, el cual buscó responder si la orientación Norte o Sur o bien si la ubicación del tejido fotosintético, en las zonas joven o madura es determinante para la inducción o adopción de esta vía fotosintética, al tiempo de pasar por las etapas fenológicas de un ciclo reproductivo. Los resultados del ciclo anual evaluado, que van de enero a diciembre de 1994 y posteriormente complementados durante el año 2012, encontrando las fluctuaciones típicas de la fase III de Osmond (1978) (Figura 4). Adicionalmente se registró la temperatura interna de la planta, debido a las consideraciones sobre la temperatura alta como una señal ambiental moduladora de este metabolismo (Osmond, 1978; Nobel 1998). Una vez identificadas las fluctuaciones que validan este metabolismo en *E. chiotilla*, se confirmó mediante el análisis estadístico las diferencias entre la acidez matutina y vespertina con un valor de 8.34 y 5.85 meq de ácidos orgánicos respectivamente con difenecias significativas ( $P=0.05$ ). las cuales pueden ser el reflejo de las condiciones ambientales que gobiernan la fisiología MAC (Nobel, 1998; Ting, 1985; Cushman, 2001). Para discriminar cual es la condición más favorable y establecer el peso relativo de los factores ambientales que influyen en este metabolismo se encontró que, la parte norte y sur de la planta no reporta diferencias significativas en la acidez, a pesar de sí encontrar diferencias en la cantidad de luz incidente esto parece contrario a lo reportado por Nobel (1998) y Pimienta-Barrios et al., (2000). Sin embargo, el análisis estadístico mezcla indistintamente los datos obtenidos durante todo un ciclo anual y al hacer un desglose por estación del año como lo hace Nobel, (1988) y Pimienta-Barrios et al., (2000), quienes reportan que la incorporación de  $CO_2$  disminuye durante el verano lo cual se refleja en la acidez, esto por las condiciones de agobio hídrico presentes en esta época y se incrementan durante el invierno, reflejándose en diferencias temporales. Para Jiotilla la orientación sur de la planta presentó los valores más altos en la actividad fotosintética, lo que puede estar reflejando un efecto de la cantidad de luz incidente (Figura 5).



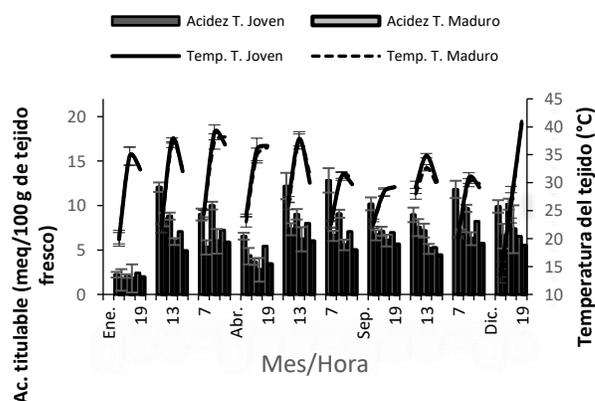
**Figura 4.** Acidez titulable y temperatura del tejido de *E. chiotilla*



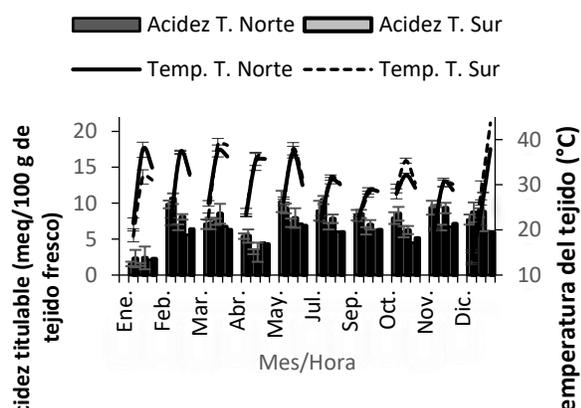
**Figura 5.** Densidad de flujo fotosintético registrado en la superficie de *E. chiotilla* con la orientación norte y sur durante los muestreos.

La condición de tejido Joven, el cual presentó un valor de 8.38 meq de acidez mientras que el tejido maduro alcanzó un valor promedio de 5.64 meq de acidez, lo cual se puede apreciar en la figura 6. Los valores más altos de esta variable, se registraron en la zona joven, donde incide la mayor cantidad de luz, además también son las zonas productivas de la planta, estos datos sugieren algunos de los elementos fisiológicos para crear la necesidad de una mayor actividad fotosintética, ya que es la zona de demanda definida que será la responsable de la floración y del crecimiento y desarrollo del fruto en el momento decisivo de la producción. Así, se encontró en esta planta, que una condición óptima para la fisiología MAC es la orientación sur y zona joven, como la más eficiente para mostrar las fluctuaciones con valores extremos a las 07:00 y 19:00 horas.

Al comparar los datos, mediante el estadístico para la condición lluvia (mayo, julio y septiembre) y sequía se encontraron diferencias significativas en la época de lluvias.



**Figura 6** Acidez titulable y temperatura del tejido en la zona madura (vieja) y joven (meristemática) de *E. chiotilla*



**Figura 7** Acidez titulable y temperatura del tejido en la zona norte y sur de *E. chiotilla*

La temperatura ambiental es más baja con relación a la temperatura del tejido (Figura 3, 6 y 7). No obstante, se encontró que la condición joven aunada a la orientación sur, mostraron los valores más altos en los registros de la temperatura interna, aunque sin diferencias significativas. Pero es importante destacar que la temperatura tiene un efecto sobre los estomas como apuntan Nobel, (1983); Nobel y Hartsock. (1983) que definen a este como uno de los factores más importantes, ya que al incrementarse ésta, promueve el cierre de los estomas y como consecuencia la baja eficiencia de asimilación de CO<sub>2</sub>, sobre todo si consideramos el final de la fase II, fase III y algunas veces el inicio de la fase IV.

La luz fue otra variable del ambiente que es determinante para la fisiología fotosintética de las plantas que habitan las zonas áridas. Nobel (1982) ha realizado algunos estudios identificando la importancia que tiene la radiación sobre la acumulación de ácido málico, estableciéndose una relación directa entre la cantidad de luz recibida y la acumulación de ácido málico. Para esta variable se observó que febrero es el único mes que presentó diferencias con todos los meses de muestreo (octubre, diciembre, abril, mayo, julio, septiembre) como el mes de mayor incidencia de luz sobre la planta en estudio y nuevamente la orientación sur y la zona joven como las áreas más expuestas a la luz solar (Figura 5). También se destaca el mes de febrero, el cual coincide con la época donde se observaron yemas, brotes y flores, (Cuadro 1).

Se ha definido una relación entre luz y acidez Nobel, (1998); Woodhouse, (1980) establece que la geometría del tallo y la orientación en ciertas cactáceas pueden ser respuestas adaptativas a la luz, pues para el caso de *E. chiotilla* las ramas presentaron un patrón dicotómico.

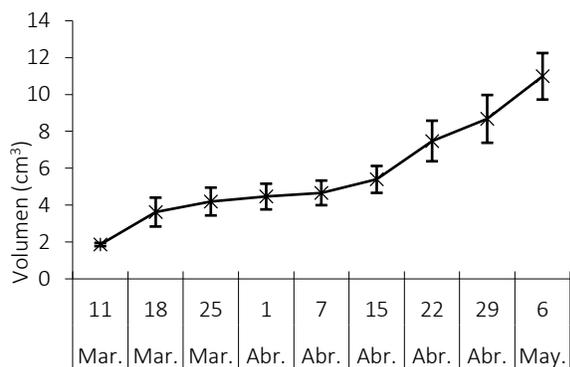
El conocimiento del desarrollo de las estructuras reproductivas de *Escontria chiotilla* es de vital importancia para su manejo y planeación, ya que éste permite establecer los tiempos de cosecha y producción, encontrando que, durante los meses de septiembre, octubre y noviembre, no se aprecian estructuras en las ramas productivas como; yemas de floración, brotes, flores y frutos (Cuadro1).

**Tabla 1.** Presencia y ausencia de estructuras reproductivas durante un ciclo anual enero-Diciembre de *Escontria chiotilla* en la localidad de Coxcatlan, Puebla.

Estructuras	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
Sin Estructuras (SE)											SE	SE	SE
Yemas (Y)		Y	Y										Y
Brotes floral (B)		B	B	B	B	B							
Flores (F)		F	F	F	F	F	F						
Frutos Inmaduros (FI)					FI								
Frutos Maduros (FM)					FM	FM	FM	FM					
Flores tardías (Ft)										Ft			
Frutos Tardíos (FT)										FT	FT		

Otro aspecto interesante de los frutos de esta planta es el conocimiento de las etapas de crecimiento con las cuales se describe el modelo o patrón de crecimiento (Figura 8), donde se aprecian dos períodos de crecimiento rápido y uno lento. El primer incremento de volumen se registra antes del 11 y hasta el 18 de marzo (8 días) y posteriormente una etapa de lento crecimiento hasta el 15 de abril (28 días) y al final un segundo periodo de crecimiento con un incremento significativo hasta el 6 de mayo (19 días), lo que sugiere un patrón de crecimiento doble sigmoide, comportamiento encontrado también por Huerta, (1998). Para el fruto de *E. chiotilla* se asoció, por el incremento de volumen, el primer periodo con una división celular activa. Una vez que esta condición se alcanza, se inicia la lignificación de la semilla, por lo que el crecimiento del fruto es más lento y finalmente el segundo período de crecimiento rápido, se da por la elongación de las células del mesocarpo, espacios intercelulares y la acumulación de agua y fotoasimilados; en esta última etapa se lleva a cabo la maduración del fruto.

Considerando las dos etapas de crecimiento rápido y una lenta en *E. chiotilla* se obtiene un tiempo de 88 a 95 días (Huerta, 1998), el cual es un tiempo relativamente corto si lo comparamos con otros frutales como la tuna que oscila entre 120 y 180 días (Pimienta 1990).



**Figura 8.** Patrón de crecimiento del fruto de *E. chiotilla*

Esta especie presenta una floración asincrónica, esto es, que se puede encontrar diferentes estadios del desarrollo en la misma fecha (Cuadro 1). Este comportamiento aunado a un tamaño pequeño de las semillas, se identifica como una estrategia ecológica ventajosa y frecuente en especies silvestres de las zonas áridas y semiáridas (Nobel y Pimienta, 1995). La asincronía reproductiva se debe en gran parte a que el periodo de iniciación floral se extiende lo cual, a su vez, alarga la ocurrencia en tiempo de los subsecuentes estadios y explica la presencia de frutos maduros en la planta por periodos largos (Pimienta y Nobel 1994). Pimienta et al., (1995) sugiere la conveniencia de aplicar periodos de sequía prolongados durante el desarrollo floral para obtener una mayor eficiencia en la producción de frutos, esto último se puede apreciar en *E. chiotilla* ya que el desarrollo floral se da durante los meses de sequía (enero - abril) (Cuadro 1).

Cuando se habla de eficiencia y producción de frutos, o bien el amarre de fruto, se deben considerar una serie de factores internos (fisiológicos) y externos (plagas, factores ambientales) que pueden modificar esta condición, por lo que en *E. chiotilla* se establece una eficiencia del 8.25% resultado obtenido también por Huerta (1998) en un trabajo sobre la misma especie.

El potencial reproductivo o el número de frutos que pueden ser producidos por un organismo, depende de la cantidad de flores polinizadas, óvulos fecundados, depredación de frutos, condiciones climáticas y la habilidad del progenitor femenino para proporcionar los recursos necesarios para el desarrollo de frutos. La caída de flores y frutos ocurre en diferentes estadios del crecimiento reproductivo, registrándose hasta un 60% de abscisión durante la diferenciación de la flor. No obstante, para ser una planta silvestre sin prácticas

culturales puede representar una eficiencia muy alta con un gran potencial para su manejo.

La producción mayor de frutos se da durante la época de sequía, registrándose la producción más alta en el mes de mayo (inicio de lluvias) cuando la planta no tiene la necesidad de desarrollar un aparato radicular importante para la toma de agua, por lo que la fisiología MAC representa una estrategia fotosintética óptima en estas condiciones ya que evita la pérdida de agua y favorece la ganancia del CO<sub>2</sub>, que se canaliza hacia el crecimiento y desarrollo del fruto.

Al buscar una relación entre la actividad fotosintética y la floración de la planta se observó que sólo durante tres meses (septiembre, octubre y noviembre) la planta experimenta ausencia de estructuras florales, siendo la etapa que precede a la época de lluvias y el tiempo restante lo utiliza para la generación de estructuras reproductoras lo cual puede sugerir una especie con potencial frutícola por desarrollar.

## Conclusiones

En base a los valores de precipitación y temperatura se estableció que, la localidad de Coxcatlán, Puebla, es una zona con las condiciones óptimas para el Metabolismo Ácido de las Crasuláceas en *Escontria chiotilla*.

La evaluación de la acidez titulable en *Escontria chiotilla* mostró que la orientación sur y la zona joven presentaron las fluctuaciones de acidez más pronunciados, fase III del metabolismo MAC.

La orientación sur y la zona joven de *Escontria chiotilla* mostró valores de incidencia de luz más altos.

Se identificó en el fruto de *Escontria chiotilla*, un patrón de crecimiento doble sigmoide, estableciéndose dos etapas de crecimiento rápido y una lenta.

Se estableció un comportamiento asincrónico durante los meses de diciembre hasta agosto de las estructuras reproductoras de *Escontria chiotilla* para la localidad de Coxcatlán, Puebla.

Se encontró una eficiencia de Amarre de fruto de 8.2% para *Escontria chiotilla*, en la Localidad de Coxcatlán, Puebla.

## Agradecimientos

Se agradece al M. en C. Alejandro Cruz Monsalvo Reyes su apoyo en el procesamiento de muestras, así como a la FES Iztacala, por el apoyo con transporte para los muestreos.

## Referencias

- Altesor A., Ezcurra E., Silva C. (1992). Changes in the photoynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Ecológica*, 13(6): 777-785.
- Andrade J. L., Barrera E., Reyes-García C., Ricalde M. F., Vargas-Soto G., Cervera J. C. (2007). El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Bol. Soc. Bot. Mex.*, 81:37-50.
- Barber J., Baker N.R. (1985). *Topics in Photosynthesis Vol. 6 "Photosynthetic Mecanisms and the Enviroment"*. Ed. Elsevier. USA, p. 327-384, 501-534.
- Barrow R. S., Cockburn W. (1982). Effects of light quantity and quality on the decarboxylation of malic acid in crasulacean acid metabolism photosynthesis. *Plant Physiol.*, 69: 568-571.
- Bermejo G. S. (1993). *Ecofisiología de plantulas de Epiphyllum phyllanthus en la Isla de Barro Colorado, República de Panamá. Tesis de Licenciatura UNAM Iztacala. México.*
- Bravo H. H. (1978). *Las Cactáceas de México. Vol. I 2a. Ed. UNAM. México.p. 743.*
- Cushman J. C. (2001). *Crassulacean Acid Metabolism. A plastic photosynthetic. Adaptation to arid enviroments. Plant Physiol.*, 127: 1439-1449.
- Cushman J. C., Bohnert H.J. (1999). *Crassulacean acid metabolism: molecular genetics. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol.*, 50: 305-332.
- Gibson A.C., Nobel P.S. (1986). *The cactus primer. Harvard University Press. U.S.A. p 286.*
- Huerta P. C. (1998). *Crecimiento y análisis químico del fruto de Escontria chiotilla (Weber) Rose y Stenocereus pruinosus (Otto) Buxbaum; en Venta Salada, Puebla. Tesis (Biólogo). E.N.E.P.I. U.N.A.M. México.*
- Meyran G. J. (1980). *Guia Botánica de cactáceas y otras suculentas del valle de Tehuacán. Segunda edición. ED. Sociedad Mexicana de Cactología A.C. México. p. 50*
- Nobel P.S., Hartsock L. (1979). *Enviromental influences on Open Stomates of a Crassulacean Acid Metabolism, Agave deserti. Plant Physiol.*, 63: 63-66.
- Nobel P. S., Hartsock L. T. (1978). *Resistance analysis of nocturnal carbon dioxide uptake by a Crassulacean acid metabolism succulent, Agave deserti. Plant Physiol.*, 61: 510-514.
- Nobel P. S., Hartsock L. T. (1979). *Shifts in the optimal temperature for nocturnal CO<sub>2</sub> uptake caused by changes in growth temperature for cacti and agave. Plant Physiol.*, 53: 523-527.
- Nobel P. S. (1982). *Interaction between morphology, PAR interception, and nocturnal acid acumulation in cacti. "Proceedings of the Fifth Annual Symposium of Botany". University of California, Riverside. USA. P. 260-277.*
- Nobel P. S., Hartsock L. T. (1983). *Relationships between photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation, and CO<sub>2</sub> uptake for crassulacean acid metabolism plant, Opuntia ficus-indica. Plant Physiol.*, 71: 71-75.
- Nobel P. S. (1983). *Nutrient lebelns in cacti-relation to nocturnal acid acumulation and growth. Amer.J. Bot.*, 70(8): 1244-1253.
- Nobel S. P. (1998). *Los Incomparables Agaves y Cactus. Ed. Trillas. México. p 60-211*
- Nobel P. S., Pimienta E. (1995). *Montly stem elongation for Stenocereus queretaroensis: relationships to enviromental conditions, net CO<sub>2</sub> uptake and seasonal variations in sugar content. Enviromental and experimental Botany*, 35 (1):17-24
- Osmond C.B. (1978). *Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. Annu. Rev. Plant Physiol.*, 29: 379-414.
- Osmond C.D., Holtum J.A.M. (1981). *Crassulacean acid metabolism. In the Biochemistry of plant: A Comprehensive.Treactise, ed: M.D. Hatch, N.K. Boardmand London/New York: Academic. p :283-328*
- Pimienta-Barrios E. (1990). *El nopal tunero. Universidad de Guadalajara. Tiempos de ciencia.*, 55-111.
- Pimienta-Barrios E., Nobel P. S. (1994). *Pitaya (Stenocereus spp; Cactaceae): an ancient and modernm fruti crop of México. Economic Botany.*, 48(1):76-83
- Pimienta B. E., Robles M. C., Domínguez T.A. (1995). *Estrategias Fisiològicas y reproductivas de Adaptación del Pitayo a la Aridez.Ciencia.*, 46, 339-349.
- Pimienta-Barrios E., Zanudo J., Yépez E., Nobel P. (2000). *Seasonal variation of net CO<sub>2</sub> uptake for cactus pear (Opuntia ficus-indica) and pitayo (Stenocereus queretaroensis) in semi-arid enviroment. J. Arid Environment.*, 44: 73-83.

- Rodríguez O, C. (1998). ¿Explica la morfología de la cubierta de espinas la distribución espacial en el hábitat de algunas especies de cactáceas?: Los casos de *Mammillaria pectinifera* y *M. Carnea* en el valle de Zapotitlan Salinas. Puebla. Tesis de licenciatura. UNAM-Iztacala. México.
- Salisbury B. F., Roos W. C. (1992). Fisiología Vegetal. Grupo Editorial Iberoamericano S.A. de C. V. México. 759 pp
- Szarek S.R., Ting I.P. (1975). Physiological. response to Rainfall in *Opuntia basilaris* (Cactaceae). Amer. J. Bot., 62 (6): 602-609.
- Taiz L. and Zeiger E. 1991. Plant Phyiology. The Benjamin/ Cummings, Publishins Co. Inc., USA. p. 179-264.
- Taiz L., Zeiger E. (2006). Plant Phyiology. 4<sup>nd</sup> Ed. Sinauer Associates, Inc., Publishers, USA. p. 179-264.
- Ting P. I. (1989). Photosynthesis of arid and subtropical succulent plants. Aliso 12(2): 387-406.
- Ting I. P. (1985). Crasulacean Acid Metabolism. Ann. Rev. Plant Physiol., 86:595-622.
- Ting I.P., Rayder L. (1982). Regulation of C3 to CAM shifts: in Crasulacean Acid Metabolism, Ed. I. P. Ting, M. GIBBS. p 193-207.
- Tobin A.K. (1992). Plant organelles. Society for experimental Biology. Seminar Series 50. Cambridge University Press.USA. p140-167.
- Westwood M. N. (1982). Fruticultura de zonas templadas. Ed. Mundi-Prensa. Madrid. p. 461.
- Winter K, Joyce G. F., Gerald E. E., Holtum A. M. (1982). Intracellular localization enzymes of carbon metabolism in *Mesembryanthemum crystallinum* exhibiting C3 photosyntetic characteristics or performing crassulacean acid metbolism. Plant Physiol., 69: 300-307.
- Woodhouse R.M., Williams J.G., Nobel P.S. (1980). Leaf orientation, radiation interception, and nocturnal acidity increases by the CAM plant *Agave deserti* (Agavaceae). Amer. J. Bot., 67(8): 1179-1185.