



**COLEGIO DE POSTGRADUADOS**  
INSTITUCION DE ENSEÑANZA E INVESTIGACION EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

**CAMPUS MONTECILLO**

**POSTGRADO DE BOTÁNICA**

**Características bioquímico-fisiológicas de  
*Ferocactus histrix* y *F. pilosus* y su relación con  
el potencial de agua del suelo**

**MARIA ESTHER ROMERO HERNÁNDEZ**

**T E S I S**

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

**MAESTRA EN CIENCIAS**

**MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO**

**2015**

La presente tesis, titulada “**Características Bioquímico-fisiológicas de *Ferocactus histrix* y *F. pilosus* y su relación con el potencial de agua en el suelo**”, realizada por la alumna: **María Esther Romero Hernández**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRA EN CIENCIAS  
BOTÁNICA**

**CONSEJO PARTICULAR**

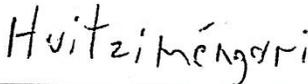
CONSEJERA

  
\_\_\_\_\_  
Dra. Cecilia Beatriz Peña Valdivia

ASESOR

  
\_\_\_\_\_  
Dr. José Rodolfo García Nava

ASESOR

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Huitziméngari Campos García

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Junio de 2015

# **CARACTERÍSTICAS BIOQUÍMICO-FISIOLÓGICAS DE *Ferocactus histrix* Y *F. pilosus* Y SU RELACIÓN CON EL POTENCIAL DE AGUA EN EL SUELO**

**María Esther Romero Hernández  
Colegio de Postgraduados, 2015**

Las plantas de la familia Cactaceae tienen características morfológicas y fisiológicas, como tallos suculentos, espinas, que les permiten reducir la transpiración y son auxiliares en la economía de agua, y el metabolismo ácido del tipo de las Crasuláceas (MAC), que les han permitido adaptarse a ambientes áridos. *Ferocactus histrix* es una cactácea globosa y *F. pilosus* tiene el tallo columnar, ambas especies se encuentran en la norma NOM-059-SEMARNAT 2010, en la categoría de riesgo “Sujetas a protección especial”. El objetivo de este estudio fue evaluar características bioquímicas-fisiológicas de las plantas de 10 años de edad de ambas especies, cultivadas en invernadero, y sus modificaciones en dependencia del  $\Psi_A$  del suelo por 1 año. Ya que las cactáceas son resistentes a ciertas condiciones ambientales extremas, como humedad restringida en el suelo, la hipótesis fue que las plantas de *F. histrix* y *F. pilosus* mantienen su morfo-fisiología estable durante los meses con humedad edáfica restringida. Plantas de ambas especies se mantuvieron en condiciones de invernadero con y sin riego semanal; después de 3, 6 y 12 meses se evaluaron 19 características, morfológicas en la planta (altura, diámetro, número de costillas, número de areolas por costilla y totales, número de espinas por areola y totales, longitud de una espina central, peso total de las espinas, profundidad de las costillas) y fisiológicas (biomasa seca, mucílago, pectinas, hemicelulosas débilmente y fuertemente unidas, celulosa, ácido málico, potencial de agua ( $\Psi_A$ ) y potencial osmótico ( $\Psi_{\pi}$ )).

en el clorénquima y el parénquima. El diseño experimental fue completamente al azar con una planta como unidad experimental y seis repeticiones por muestreo y los tratamientos resultaron de la combinación de la especie y la condición de humedad del suelo. El  $\Psi_A$  de los tejidos con riego de *F. hystrix* fue -1.51 y -1.55 MPa y en *F. pilosus* fue -1.93 MPa en ambos tejidos. En general, las características morfológicas de ambas especies fueron homogéneas durante el primer año de desarrollo en condiciones de invernadero. Ambas especies después de la suspensión temporal del riego y su reanudación mostraron incremento significativo ( $P < 0.001$ ) en todas las características morfológicas. El  $\Psi_A$  del clorénquima y del parénquima de *F. hystrix* sin riego disminuyó a -3.23 y -4.61 MPa ( $P < 0.001$  y  $P = 0.03$ ). En *F. pilosus* el  $\Psi_A$  del clorénquima y del parénquima disminuyó hasta -9.29 y -4.38 MPa. El porcentaje de ácido málico a los doce meses con riego mostró disminución significativa ( $P \leq 0.05$ ) en comparación con las plantas con riego a los tres y seis meses del inicio del estudio. El contenido de los cinco polisacáridos estructurales disminuyó por influencia de la disminución del  $\Psi_A$  del suelo, tanto en el clorénquima como en el parénquima en ambas especies. Las plantas de *F. hystrix* y *F. pilosus* permanecen vivas y mantienen su fisiología estable durante intervalos relativamente prolongados, de varios meses, con humedad edáfica restringida.

**Palabras clave:** cactáceas, *Ferocactus*, morfología, ácido málico, polisacáridos estructurales.

**BIOCHEMICAL AND PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF  
*Ferocactus histrix* AND *F. pilosus* AND ITS RELATIONSHIP WITH SOIL  
WATER POTENTIAL**

**María Esther Romero Hernández  
Colegio de Postgraduados, 2015**

Plants of the Cactaceae family have succulent stems and thorns, which allow them to reduce transpiration and as a consequence, it helps to water use efficiency. In addition, the acid metabolism of the Crassulaceae (MAC) has allowed this plants to adapt to arid environments. *Ferocactus histrix* is a barrel cactus-type and *F. pilosus* is a columnar one, both species are "subject to special protection" in the category of risk. The objective of this study was to assess morphological and physiological characteristics of 10 years old plants growth without watering for one year in a greenhouse. Cacti are resistant to soil moisture restriction and the hypothesis was that *F. histrix* and *F. pilosus* plants maintain stable their morphological and physiological characteristics growing with restricted soil moisture during one year. Plants of both species were grown with and without weekly irrigation; after 3, 6 and 12 months. There were measured 19 morphological characteristics in the cacti plants (height, diameter, number of ribs per stem, number of areoles by ribs, total number of thorns per areole and total per plant, length of the central thorn, thorns total weight, ribs depth). Also, there were asses nine physiological characteristics in chlorenchyma and the parenchyma (dry biomass, mucilage, pectins, weakly and loosely bound hemicelluloses, cellulose, malic acid, water potential ( $\Psi_w$ ) and osmotic potential ( $\Psi_\pi$ )). The experimental design was completely random, with a plant as experimental unit, and six

replications per sampling and treatments resulted from the combination of the species and soil moisture condition. The  $\Psi_w$  of the tissues of *F. hirtix* with irrigation was -1.51 and -1.55 MPa and in *F. pilosus* was -1.93 MPa in both tissues. The morphological characteristics of both species were generally homogeneous during the first year of development in greenhouse conditions. Both species after the temporary suspension of irrigation and its recovery showed significant increase ( $P < 0.001$ ) in all morphological characteristics. The  $\Psi_w$  of the chlorenchyma and parenchyma of *F. hirtix* without irrigation decreased to -3.23 and - 4.61 MPa ( $p < 0.001$  and  $p = 0.03$ ). In *F. pilosus* the  $\Psi_w$  of the chlorenchyma and parenchyma decreased to -9.29 and -4.38 MPa. The percentage of malic acid after twelve months with irrigation showed significant decrease ( $P \leq 0.05$ ) compared with plants with irrigation at three and six months after starting the study. The *CAM-idling* arose in both species; in *F. pilosus* was detected at 3 months without irrigation, and in *F. hirtix* after 6 months without irrigation. The five structural polysaccharides content decreased by influence of the soil  $\Psi_w$ , in chlorenchyma and parenchyma of both species. Plants of *F. hirtix* and *F. pilosus* remain alive and maintain their stable physiology during relatively long intervals, for several months, with restricted soil moisture.

**Keyword:** Cactus, *Ferocactus*, morphology, structural polysaccharides, malic acid.

*A dios por acompañarme y guiarme a lo largo de mi vida.  
Gracias por darme la fortaleza para cumplir una más de mis  
metas.*

*A mis padres Magdalena y Roberto por todo su apoyo, paciencia  
y cariño, gracias por alentarme en seguir adelante y lograr  
una meta más en mi vida, los quiero mucho.*

*A todos mis tíos, en especial a Juan, Roberto, Lupe y mi abuelita  
Esther, por su apoyo, cariño y por siempre estar conmigo en las  
buenas y en las malas, los quiero.*

*Al amor de mi vida, Cristian por llegar a mi vida en el  
momento justo para llenarla de alegría y amor, gracias por tu  
paciencia, comprensión y por darme la fortaleza para concluir  
un sueño más, y por todo lo que nos queda por vivir juntos.*

*Te amo.*

## **Agradecimientos**

A los ciudadanos de México que gracias al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por otorgarme la beca que me permitió llevar acabo mis estudios y formarme como Maestra en Ciencias.

Al Colegio de Postgraduados, a sus profesores y trabajadores que me apoyaron en mi formación de posgrado y por permitirme ser parte de esta comunidad.

A la Dra. Cecilia Peña, mi consejera, gracias por todo su apoyo, paciencia, calidez humana, por regalarme parte de su tiempo para corregir mi trabajo, y por compartir sus conocimientos y experiencia en la investigación.

Al Dr. Rodolfo García, agradezco su tiempo, asesoría y recomendaciones para la investigación. Y por su apoyo y calidez humana desde el primer momento que lo conocí.

Al Dr. Huitzimengari Campos, agradezco su tiempo, recomendaciones y asesoría para la investigación.

Al Dr. Carlos Trejo, agradezco su apoyo y calidez humana desde el primer momento que lo conocí. Por compartir sus conocimientos y aconsejarme en todo momento que lo necesité.

A Javier y las señoras Irma y Lety por todo su apoyo en el trabajo de invernadero y laboratorio, y por hacer mi estancia más amena en el laboratorio.

A la M.C Ana por facilitarme el material de laboratorio para llevar acabo mi trabajo de investigación.

Al M.C Patricio Sánchez, del posgrado de Edafología, por apoyarme en el estudio de análisis de suelo de mis plantas.

Al cuasi Ing. Bioquímico David Mejía, mi gran amigo por apoyarme incondicionalmente en el trabajo de laboratorio durante los muestreos, gracias por tu tiempo y ayuda en esas largas noches de desvelo, sin ti no sé cómo lo habría hecho, por tu sincera amistad y cariño incondicional, te quiero mucho amigo.

Al cuasi Dr. Erasmo Vázquez, gracias por tu amistad y por compartirme sus conocimientos y cariño hacia la familia de las cactáceas. Por las buenas y malas experiencias vividas, que solo nos dejan un aprendizaje y una sonrisa al recordarlas.

A todos mis compañeros de laboratorio Elena, Violeta, Carlos, Martha, Karina, Etelberto, Bernardo y Anita con lo que pase buenos y malos momentos, gracias.

A mi prima Paty y su linda familia que siempre están para escucharme y darme ánimos para seguir, las quiero mucho.

A mis amigos Daniel, Christian, Joanna y Julio que a pesar del tiempo y la distancia siempre están para darme ánimos y compartir grandes momentos y alegrías.

A todos aquellos que en estos momentos no traigo en mente, pero que me apoyaron para concluir esta etapa, gracias.

## Contenido

<b>CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....</b>	<b>1</b>
<b>Literatura citada .....</b>	<b>5</b>
<b>CAPÍTULO 2. REVISIÓN DE LITERATURA .....</b>	<b>7</b>
<b>Aspectos generales de las cactáceas .....</b>	<b>7</b>
Características del genero <i>Ferocactus</i> .....	9
<b>Morfología del género <i>Ferocactus</i>.....</b>	<b>11</b>
<b>Metabolismo Acido de las Crasuláceas (MAC).....</b>	<b>16</b>
<b>Polisacáridos de origen vegetal y lignina .....</b>	<b>19</b>
Mucilagos.....	20
Pectinas .....	21
Hemicelulosas.....	22
Celulosas .....	23
Lignina .....	24
<b>Potencial osmótico .....</b>	<b>25</b>
<b>Potencial hídrico .....</b>	<b>25</b>
<b>Literatura citada .....</b>	<b>27</b>
<b>CAPÍTULO 3. DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA DE PLANTAS DE <i>Ferocactus</i></b> <b><i>histris</i> Y <i>F. pilosus</i> CULTIVADAS EN INVERNADERO .....</b>	<b>34</b>
<b>Resumen .....</b>	<b>34</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>36</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>37</b>
<b>Material y Métodos.....</b>	<b>43</b>
<b>Resultados y Discusión.....</b>	<b>46</b>
Crecimiento del tallo .....	46
Características de las costillas.....	49
Características de las espinas .....	51

Características generales de <i>F. hystrix</i> en etapa reproductiva .....	52
Crecimiento de las plantas después de la suspensión temporal de riego.....	55
Tejidos primarios.....	57
<b>Conclusiones.....</b>	<b>69</b>
<b>Literatura citada .....</b>	<b>69</b>
<b>CAPÍTULO 4. EFECTOS DEL POTENCIAL DE AGUA DEL SUELO EN LOS CAMBIOS DE LA ACIDEZ DIURNA Y NOCTURNA DE PLANTAS DE <i>Ferocactus hystrix</i> Y <i>F. pilosus</i>. .....</b>	<b>74</b>
<b>Resumen.....</b>	<b>74</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>76</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>78</b>
<b>Material y Métodos.....</b>	<b>85</b>
<b>Resultados y Discusión.....</b>	<b>88</b>
<b>Conclusión.....</b>	<b>107</b>
<b>Literatura citada .....</b>	<b>107</b>
<b>CAPÍTULO 5. CONTENIDO DE POLISACÁRIDOS ESTRUCTURALES DE PLANTAS DE <i>Ferocactus hystrix</i> Y <i>F. pilosus</i> EN CONDICIONES DE INVERNADERO, CON RIEGO Y SU SUSPENSIÓN POR UN AÑO.....</b>	<b>116</b>
<b>Resumen.....</b>	<b>116</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>118</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>120</b>
<b>Material y Métodos.....</b>	<b>126</b>
<b>Resultados y Discusión.....</b>	<b>130</b>
Mucílago .....	130
Pectinas .....	137
Hemicelulosas débilmente unidas.....	141
Hemicelulosas fuertemente unidas .....	147
Celulosa.....	152

<b>Conclusiones.....</b>	<b>159</b>
<b>Literatura citada .....</b>	<b>159</b>
<b>CAPÍTULO 6. DISCUSIÓN GENERAL.....</b>	<b>165</b>
<b>Literatura citada .....</b>	<b>168</b>
<b>CAPÍTULO 7. CONCLUSIONES GENERALES .....</b>	<b>172</b>

## Lista de cuadros

### Capítulo 3

- Cuadro 3.1** Análisis de laboratorio realizado a una muestra del suelo contenido en las macetas de ambas especies..... 45
- Cuadro 3.2** Crecimiento de plantas de *Ferocactus histrix* y *F. pilosus*, de 10 años de edad, en etapa vegetativa y en condiciones de invernadero durante un año. .... 47
- Cuadro 3.3** Características morfológicas de plantas de 10 y 11 años de edad, en etapa vegetativa, de *Ferocactus histrix* y *F. pilosus*, en condiciones de invernadero durante un año..... 49
- Cuadro 3.4** Características morfológicas de plantas de *Ferocactus histrix* y *F. pilosus*, de 10 años de edad, en etapa vegetativa, con suspensión intermitente del riego por 9 meses y se reanudación por 8 meses, en condiciones de invernadero..... 57

### Capítulo 4

- Cuadro 4.1** Análisis de laboratorio realizado a una muestra del suelo contenido en las macetas de ambas especies..... 86
- Cuadro 4.2** Tratamientos muestreados cada 4 h en los periodos diurno/nocturno, a los 3, 6 y 12 meses..... 88
- Cuadro 4.3** Contenido de ácido málico, diurno (D) y nocturno (N), en tejido seco de clorénquima y parénquima de plantas de *Ferocactus histrix* de 10 años de edad, cultivadas en invernadero, con riego semanal y después de 3, 6 y 12 meses sin riego. .... 102

<b>Cuadro 4.4</b> Contenido de ácido málico, diurno (D) y nocturno (N), en tejido seco de clorénquima y parénquima de plantas de <i>Ferocactus pilosus</i> de 10 años de edad, cultivadas en invernadero, con riego semanal y después de 3, 6 y 9 meses sin riego .....	103
---	-----

## Capítulo 5

<b>Cuadro 5.1</b> Potencial de agua ( $\Psi_A$ ) y contenido de humedad del suelo de crecimiento de <i>Ferocactus histrix</i> y <i>F. pilosus</i> , con y sin riego durante 3, 6 y 12 meses.....	132
--	-----

<b>Cuadro 5.2</b> Potencial de agua ( $\Psi_A$ ) de los tejidos primarios (clorénquima y parénquima) de <i>Ferocactus histrix</i> y <i>F. pilosus</i> , con y sin riego durante 3, 6 y 12 meses.....	132
--	-----

## Lista de figuras

### Capítulo 2

**Figura 2.1** Distribución de *Ferocactus histrix* en la república mexicana ..... 13

**Figura 2.2** Distribución de *Ferocactus pilosus* en la República Mexicana ..... 14

### Capítulo 3

**Figura 3.1** Corte transversal del tallo de una cactácea (*Ferocactus pilosus*) con los nombres de cada tejido. .... 42

**Figura 3.2** Flores de *Ferocactus histrix*, expuestas en marzo de 2014, en plantas de 10 años de edad, cultivadas en invernadero, con numerosos lóbulos del estigma y estambres..... 53

**Figura 3.3** Frutos de *Ferocactus histrix* producidos en el mes de mayo (A) de 2013 y (B) de 2014, por plantas de 10 y 11 años de edad cultivadas en invernadero. .... 54

**Figura 3.4** Altura (A) y diámetro (B) de *Ferocactus histrix* y *F. pilosus* con riego (cr) y con reanudación de riego (rr) después de 9 meses sin riego, en condiciones de invernadero..... 56

**Figura 3.5** Corte transversal del tallo de una planta en etapa vegetativa, de 10 años de edad, de *Ferocactus histrix* cultivada en condiciones de invernadero, con riego semanal. .... 61

**Figura 3.6** Corte transversal del tallo de una planta de 10 años de edad, en etapa vegetativa, de *Ferocactus pilosus* cultivada en condiciones de invernadero, con riego semanal. .... 62

**Figura 3.7** Corte transversal del tallo de una planta en etapa vegetativa, de 11 años de edad, de *Ferocactus histrix* cultivada en condiciones de invernadero, sin riego durante un año. .... 63

**Figura 3.8** Corte transversal del tallo de una planta en etapa vegetativa, de 11 años de edad, de *Ferocactus pilosus* cultivada en condiciones de invernadero, sin riego durante un año. .... 64

**Figura 3.9** Corte transversal del tallo de plantas de *Ferocactus histrix* (A) y *F. pilosus* (B) con riego semanal de 10 años de edad, en etapa vegetativa y cultivadas en invernadero. (a) Haces vasculares (floema secundario), (b) rayos primarios y (c) médula. .... 67

**Figura 3.10** Corte transversal del tallo de plantas de *Ferocactus histrix* (A) y *F. pilosus* (B) sin riego un año. (a) parénquima con ausencia de los haces vasculares (floema secundario), (b) rayos primarios y (c) médula. .... 68

#### Capítulo 4

**Figura 4.1** Acidez diurna y nocturna en clorénquima (cuadros) y parénquima (círculos) de plantas de 10 años de edad, en etapa vegetativa, de *Ferocactus histrix*, con riego (símbolos azules) y después de 3 meses sin riego (símbolos rosas). .... 90

**Figura 4.2** Acidez diurna y nocturna en clorénquima (cuadros) y parénquima (círculos) de plantas de 10 años de edad, en etapa vegetativa, de *Ferocactus histrix* con riego (símbolos azules) y después de 6 meses sin riego (símbolos rosas). .... 91

<b>Figura 4.3</b> Acidez diurna y nocturna en clorénquima (cuadros) y parénquima (círculos) de plantas de 10 años de edad, en etapa vegetativa, de <i>Ferocactus histrix</i> con riego (símbolos azules) y después de 12 meses sin riego (símbolos rosas).....	92
<b>Figura 4.4</b> Acidez diurna y nocturna en clorénquima (cuadros) y parénquima (círculos) de plantas de 10 años de edad de <i>Ferocactus pilosus</i> con riego (símbolos azules) y después de 3 meses sin riego (símbolos rosas).....	93
<b>Figura 4.5</b> Acidez diurna y nocturna en clorénquima (cuadros) y parénquima (círculos) de plantas de 10 años de edad de <i>Ferocactus pilosus</i> con riego (símbolos azules) y después de 6 meses sin riego (símbolos rosas).....	94
<b>Figura 4. 6</b> Acidez diurna y nocturna en clorénquima (cuadros) y parénquima (círculos) de plantas de 10 años de edad de <i>Ferocactus pilosus</i> con riego (símbolos azules) y después de 12 meses sin riego (símbolos rosas).....	95

## Capítulo 5

<b>Figura 5.1</b> Contenido de mucilago en clorénquima y parénquima de plantas de <i>Ferocactus histrix</i> , de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.....	133
<b>Figura 5.2</b> Contenido de mucilago en clorénquima y parénquima de plantas de <i>Ferocactus pilosus</i> , de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.....	135

<b>Figura 5.3</b> Contenido de pectinas en clorénquima y parénquima de plantas de <i>Ferocactus histrix</i> , de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.....	138
<b>Figura 5.4</b> Contenido de pectinas en clorénquima y parénquima de plantas de <i>Ferocactus pilosus</i> , de 10 años de edad, c riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.....	140
<b>Figura 5.5</b> Contenido de hemicelulosas débilmente unidas en clorénquima y parénquima de plantas de <i>Ferocactus histrix</i> , de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.....	142
<b>Figura 5.6</b> Contenido de hemicelulosas débilmente unidad en clorénquima y parénquima de plantas de <i>Ferocactus pilosus</i> , de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.....	144
<b>Figura 5.7</b> Contenido de hemicelulosas fuertemente unidas en clorénquima y parénquima de plantas de <i>Ferocactus histrix</i> , de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.....	148
<b>Figura 5.8</b> Contenido de hemicelulosas fuertemente unidas en clorénquima y parénquima de plantas de <i>Ferocactus pilosus</i> de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.....	150
<b>Figura 5.9</b> Contenido de celulosa en clorénquima y parénquima de plantas de <i>Ferocactus histrix</i> , de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.....	153

**Figura 5.10** Contenido de celulosa en clorénquima y parénquima de plantas de *Ferocactus pilosus*, de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero..... 155

## CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Las cactáceas son plantas dicotiledóneas pertenecientes al orden Caryophyllales y a la familia Cactaceae. Se distribuyen en el continente americano desde Canadá hasta Argentina y Chile, y desde el nivel del mar hasta 5100 m de altitud. Son una familia de plantas diversas, típicas de las zonas áridas, semiáridas y en los bosques tropicales, donde viven como epífitas, con cerca de 1900 especies clasificadas en 125 géneros (Rzedowski, 2005). La familia Cactaceae agrupa a una gran diversidad de plantas, entre las que destacan los cactus columnares, los cactus candelabrifformes, las biznagas, algunas trepadoras como las pitahayas, la gran variedad de nopales y otras (Jiménez, 2011).

México es el país con la diversidad y grado de endemismo de cactáceas mayor; pues cuenta con 850 especies, cerca de 73 % de los géneros y 78 % de las especies (Arias *et al.*, 2012). Por esto México es reconocido como centro principal de diversificación (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993).

Entre las regiones mexicanas con diversidad florística alta de estas plantas está: el valle de Tehuacán–Cuicatlán en Puebla y varias zonas de Hidalgo, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca, Querétaro, San Luis Potosí y Zacatecas (Becerra, 2000).

Las cactáceas poseen características morfológicas y fisiológicas que les han permitido colonizar exitosamente los ambientes cálidos y áridos; sus tallos suculentos pueden almacenar el agua; sus espinas, sustitutas de las hojas, las protegen y les permiten reflejar parte de la luz solar directa; y el metabolismo ácido

del tipo de las Crasuláceas (MAC) de la mayoría de las cactáceas les posibilita mantener sus estomas cerrados en el día, con lo que disminuyen la transpiración cuando las temperaturas ambientales son altas, y capturar el CO<sub>2</sub> ambiental durante la noche, almacenarlo principalmente en moléculas de ácido málico y realizar el ciclo de Calvin durante el día, después de descarboxilar los ácidos orgánicos almacenados durante la noche (Gibson y Nobel, 1986). Así, la mayoría de las cactáceas (por ser plantas MAC), crecen en sitios con poca agua, como las regiones áridas y semiáridas y en las copas de los árboles, pues tienen una eficiencia de uso del agua dos a cinco veces mayor que las plantas con metabolismo fotosintético tipo C<sub>3</sub> (la mayoría de las especies vegetales) y C<sub>4</sub> (plantas con anatomía Kranz como el maíz y la caña de azúcar), en condiciones ambientales similares (Nobel y De la Barrera, 2002).

Las plantas MAC realizan fotosíntesis aún en condiciones de disponibilidad limitadas de agua y concentraciones altas de sales en el suelo, que inhiben la fotosíntesis en las plantas C<sub>3</sub>. Así, en esas condiciones la asimilación de carbono por las plantas MAC es menor que en las C<sub>3</sub> en condiciones óptimas, y su eficiencia mayor en el uso del agua les permite continuar fotosintetizando durante la escasez de agua y la planta puede completar su desarrollo reproductivo (Hernández, 2006). La reacción de los tejidos vegetales a los factores ambientales también incluye modificaciones en las características físicas y químicas de las paredes celulares (Gigon *et al.*, 2004) y de las membranas (Sánchez-Urdaneta *et al.*, 2004).

Las paredes celulares de las plantas no son un esqueleto inerte y estático, tiene función mecánica y protectora, así mismo actúan como matriz extracelular que interactúa con las proteínas de la superficie celular aportándole información sobre su posición y grado de desarrollo (Cosgrove, 1997). Los principales componentes de la pared celular son polisacáridos, proteínas, compuestos fenólicos, agua e iones (Hématy *et al.*, 2009). La composición en las plantas vasculares es aproximadamente 30 % celulosa, 30 % hemicelulosas y 35 % de pectinas (Ochoa-Villareal *et al.*, 2012).

Las paredes celulares primarias establecen las bases para la forma de la célula y proporcionan resistencia a las fuerzas de atracción ejercidas por la presión de turgencia; también deben ser capaces de controlar la expansión y permitir el crecimiento celular. Las células rodeadas de paredes secundarias, cuya función principal es resistir la fuerza de compresión y de expansión de las células, generalmente están reforzadas con la presencia de lignina (Fangel *et al.*, 2012).

Las membranas son estructuras macromoleculares, compuestas por una doble capa lipídica, que funcionan como barreras selectivas permeable al agua y a la diversidad de moléculas celulares orgánicas e inorgánicas y del ambiente que rodean a las células. Su principal función es controlar la entrada y salida de materiales de la célula y de cada región subcelular (Stumpf y Conn, 1980).

Las funciones generales y específicas de las membranas celulares son variadas. Estas estructuras han sido reconocidas como sitios de reacción a las condiciones bióticas (parásitos patógenos) y abióticas (déficit de humedad y nutrimentos, calor, frío, exceso de sales, y otros) inductoras de estrés. Entre los

cambios membranales evaluados experimentalmente están las modificaciones en sus lípidos y proteínas, las cuales repercuten en la funcionalidad, la integridad (regulación de la liberación del contenido celular) y las propiedades fisicoquímicas de cada membrana particular (Sánchez-Urdaneta *et al.*, 2004).

*Ferocactus histrix* y *F. pilosus* son especies que se encuentran en la norma NOM-059 2010, en la categoría de riesgo “Sujetas a protección especial” (Pr); esto significa que son todas aquellas que podrían llegar a encontrarse amenazadas por factores que inciden negativamente en su viabilidad; por esto, surge la necesidad de propiciar su recuperación y conservación de poblaciones de especies asociadas (NOM-059, 2010).

Por lo anterior, el estudio de la fisiología de estas plantas parece indispensable para identificar las condiciones en las que después de ser multiplicadas, pueda mantenerse su desarrollo óptimo y ser transferidas a ambientes donde se asegure su supervivencia y su conservación sea posible (Jiménez, 2011).

El objetivo de este estudio fue evaluar algunas características fisiológicas y bioquímicas de plantas de *F. histrix* y *F. pilosus*, cultivadas en invernadero, y sus modificaciones dependientes del  $\Psi_A$  del suelo. Ya que las cactáceas son resistentes a ciertas condiciones ambientales extremas, como humedad restringida en el suelo, la hipótesis planteada es que las plantas de *F. histrix* y *F. pilosus* mantienen su fisiología estable durante intervalos relativamente prolongados, de varios meses, con humedad edáfica restringida.

### **Literatura citada**

- Arias, S.; A. García; G. Sánchez. 2012. Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología UNAM. CONBIO. México D.F.
- Becerra, R. 2000. Las cactáceas, plantas amenazadas por su belleza. CONABIO. Biodiversitas 32. 1- 5 pp.
- Bravo-Hollis, H.; Sánchez-Mejorada H. 1993. Las cactáceas de México. Volumen 2. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Cosgrove, D. J. 1997. Assembly and enlargement of the primary cell wall in plants. Annual Review of Cell Developmental Biology 13: 171-201
- Fangel, J.N.; Ulvskov, P.; Knox, J. P; Mikkelsen, M. D.; Harholt, J.; Popper, Z. A. y Willats, W. G. 2012. Cell Wall evolution and diversity. Frontiers in Plant Science 3:
- Gibson A.C.; Nobel P. S. 1986. The cactus Premier. Harvard University Press, London.
- Gigon G.; Matos A.; Laffray P.; Zuily F. 2004. Effect of drought stress on lipid metabolism in the leaves of *Arabidopsis thaliana*. Ecotype Columbia. Annals of Botany. 94. pp 345-351.
- Hématy, K.; Cherk, C.; Somerville, S. 2009. Hostpathogen warfare at the plant cell Wall. Current opinion in Plant Biol. 12: 406-413.
- Hernández H. 2006. La vida en los desiertos mexicanos. Fondo de Cultura Económico. Secretaría de Educación Pública. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Convenio Andrés Bello. México.

- Jiménez, S.C. 2011. Las cactáceas mexicanas y los riesgos que enfrentan. Revista Digital Universitaria. Vol. 12. Núm. 1
- Nobel, S.; De la Barrera, E. 2002. Stem water relations and net CO<sub>2</sub> up take for a hemiepiphyti cactus during short-term drought. Environmental and experimental Botany 48. pp 129-137.
- NOM-059-ECOL-2011. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de Riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 30 Diciembre 2010, México.
- Ochoa-Villareal, M.; Aispuro-Hernández, E.; Vargas-Arispuro, I.; Martínez-Téllez, M.A. 2012. Plant cell Wall polymers: function, structure and biological activity of their derivatives. Chapter 4. INTECH open science.
- Rzedowski, G. C. de, J. Rzedowski y colaboradores, 2005. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán.
- Sánchez-Urdaneta, A.; Peña-Valdivia C.B.; Aguirre, R. J. R.; Trejo, C.; Cárdenas, E. 2004. Efectos del potencial de agua en el crecimiento radical de plántulas de *Agave salmiana* Otto Ex Salm Dyck. Interciencia 29. pp. 626-631.
- Stumpf; Conn. 1980. The biochemistry of plant. A comprehensive treatose. Vol.1. The plant cell N.E tabert (eds) Michigan State University USA. pp. 166-181.

## CAPÍTULO 2. REVISIÓN DE LITERATURA

### Aspectos generales de las cactáceas

La familia de las cactáceas incluye aproximadamente 2000 especies, es endémica de América, y está distribuida desde Peace River, en el norte de Canadá (59° N), hasta la Patagonia, en Argentina (52° S), y desde el nivel del mar, en las dunas costeras hasta los 5100 m de altitud en Perú. Las cactáceas se encuentran principalmente en las zonas áridas y semiáridas, pero también crecen en las zonas subtropicales y en las tropicales húmedas donde algunas viven como epífitas (Bravo-Hollis y Sheinvar, 1995; Wallace y Gibson, 2002).

La familia de las cactáceas agrupa un conjunto de plantas nativas del continente americano, su origen se remonta a cerca de 80 millones de años (Gibson y Nobel, 1986; Nobel, 1998).

La causa de su endemismo es explicada con base en la historia de estas plantas que es relativamente reciente en comparación con las Pteridofitas las primeras plantas con tallo, hojas y raíz, que aparecieron hace 400 millones de años (Fernández de Tejada *et al.*, 2012); evolucionaron ya como cactáceas, a partir de sus antecesores africanos después de que el continente Americano quedo separado de África por el océano Atlántico, por lo que no hubo oportunidad para su dispersión, establecimiento y evolución en otros continentes (Bravo-Hollis y Sheinvar, 1995).

La familia Cactaceae comprende tres subfamilias: *Pereskioideae*, *Opuntioideae* y *Cactoideae*; la primera, por tener hojas con limbo laminar, es considerada la más antigua; de sus ancestros, que por invasión a las zonas áridas

redujeron el limbo de las hojas, se derivó la segunda subfamilia *Opuntioideae* (nopales), que tiene hojas pequeñas, subuladas cuando su tallo empieza a crecer y después se marchitan y caen, y poseen glóquidas; y la tercera subfamilia *Cactoideae*, en ella la reducción de las hojas, por la sequía extrema, se transformaron en escamitas muy pequeñas o en vestigios microscópicos (Bravo-Hollis y Sheinvar, 1995).

Las plantas de la familia Cactaceae tienen una estructura suculenta o crasa derivada de la presencia de tejidos que acumulan agua, y una cantidad reducida o ausencia de hojas que minimizan o evitan la transpiración a través del follaje; al carecer de hojas, la fotosíntesis la realiza el tallo, que además tiene la función de sostén de la planta y acumula agua; el peciolo, que es una estructura que normalmente sostiene a la hoja en otras plantas, forma la estructura llamada podario o tubérculo y las yemas de crecimiento forman las areolas, en las que se desarrollan espinas, lana, cerdas y pelos; la abundancia, número y tamaño de estas últimas cuatro estructuras varían con la especie.

En las areolas también se desarrollan las estructuras reproductoras, flores y frutos. Una función de las espinas es básicamente la protección, contra la depredación y los daños derivados de exposiciones prolongadas a la radiación solar directa (Glafiro y Velazco, 2008).

Cannon (1913), citado por Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada. (1993), en su estudio acerca de las raíces de plantas de las zonas desérticas, observó tres tipos de raíces: 1) la raíz principal con desarrollo mayor que las secundarias; 2) las

raíces secundarias con crecimiento mayor que la principal; 3) y las secundarias con desarrollo similar al de la raíz principal.

Al menos 30 % de las especies de cactáceas mexicanas se encuentran en situación de riesgo y entre las principales causas están el cambio de uso del suelo, que provoca que los ambientes naturales sean completamente transformados a áreas agrícolas, ganaderas o urbanas. Lo anterior puede generar la pérdida de poblaciones completas de especies silvestres; además, la introducción de especies exóticas y la recolecta directa de ejemplares han conducido a la disminución o desaparición de las poblaciones de cactáceas (Jiménez, 2011).

La tolerancia de las cactáceas a la sequía se observa (al microscopio) en las células parenquimatosas, pues pueden tolerar pérdidas de agua de 70 a 95 % de su volumen antes de sufrir un daño irreversible, como la contracción de la membrana celular. Además sus células también toleran concentraciones relativamente altas de solutos y cambios en su morfología celular, antes de que los procesos celulares se afecten por ejemplo la fotosíntesis. Durante las fases iniciales de la sequía el parénquima puede disminuir de 30 a 40 % su espesor, en tanto que el del clorénquima disminuye menos de 10 % (Nobel, 2011).

### **Características del género *Ferocactus***

El género *Ferocactus* fue establecido en 1922 por Britton y Rose, pertenece a la familia de las cactáceas por el carácter perene y suculento de sus tallos. Comprende alrededor de 27 especies. Los integrantes de este género están

distribuidos en dos grandes áreas en México: una en el desierto sonorense, que abarca Arizona, Sonora y Baja California e islas adyacentes, y otra en el desierto chihuahuense del estado de Hidalgo hasta Tamaulipas, y se extiende hacia el sur por la región de Tehuacán, Puebla, Sierra de las Mixtecas, Oaxaca y parte baja de la cuenca del Río Balsas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993).

Las plantas de *Ferocactus* spp. se conocen comúnmente como cactus barril o biznagas. Algunas especies pueden alcanzar 3 m de altura, exhiben una coadaptación entre sus flores y agentes polinizadores, como abejas (*Apis mellifera*) y abejorros (*Bombus terrestris*).

Los atributos florales son el tipo de flor (diurnas), los colores y el tamaño (mediano o grande), la forma (de embudo acampanado), provistas de néctar y en ocasiones fragantes (Cota-Sánchez, 2008).

Se distribuyen en regiones áridas y semiáridas del sureste de Estados Unidos y norte y centro de México, particularmente bien representado en la península de Baja California (Anderson, 2001).

La clasificación taxonómica de *Ferocactus* es la siguiente:

Dominio: Eucarya

Reino: Plantae

Subreino: Embryophyta

División: Magnoliophyta

Clase: Magnoliopsida

Subclase: Caryophyllidae

Orden: Caryophyllales

Familia: Cactaceae

Subfamilia: Cactoideae

Tribu: Cacteae

Género: *Ferocactus*

### **Morfología del género *Ferocactus***

Las plantas del género *Ferocactus spp.* tienen tallos simples, en algunas especies son cespitosos, en otras poco ramosos, globosos, discoideos o cilíndricos. Tienen entre 13 y 20 o más costillas, más o menos tuberculadas, rectas, y en ocasiones algo espiraladas. Presentan areolas monomorfas, circulares o elípticas, con espinas radiales y centrales en la mayoría de las especies, frecuentemente aplanadas y anchas, anilladas, duras, rectas o con la punta curva o ganchadura, y color rojo, rojo purpúreo, amarillento o castaño, y cambian a gris con la edad.

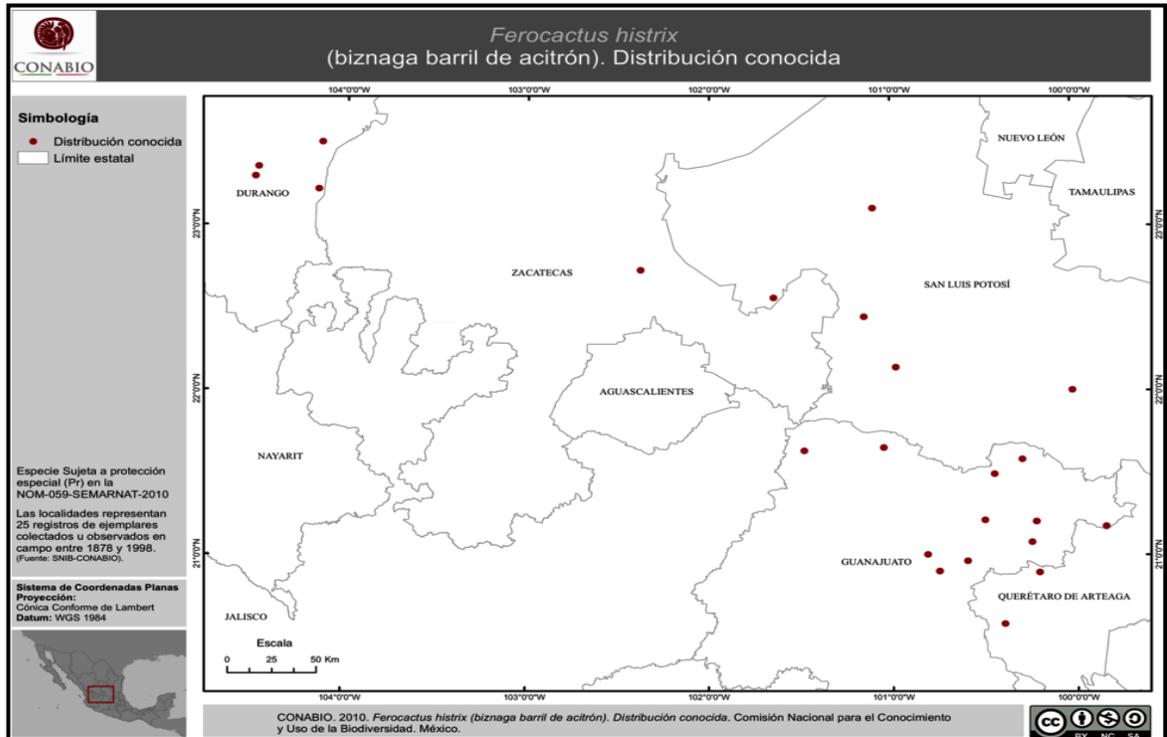
Las flores se presentan en las aréolas jóvenes del ápice del tallo, son grandes, infundibuliformes o campanuladas, su pericarpelo y tubo receptácular casi siempre es grueso, con estambres numerosos y cortos, con estilo grueso y estriado longitudinalmente, los lóbulos del estigma son numerosos, y los óvulos están en funículos cortos.

Los frutos son más o menos ovoides, muy escamosos, al principio con paredes y pulpa carnosas, y después secas; las semillas son globosas-alargadas y algo curvas, su testa es negra o castaño rojizo oscuro, el embrión es curvo y el perispermo grande (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993).

### *Ferocactus histrix*

*Ferocactus histrix* son plantas con tallo globoso a ampliamente subovoide, alcanza alrededor de 50 cm de altura y de diámetro, pero a veces puede tener cerca de 1 m de altura cuando son adultas; su ápice es algo aplanado y tomentoso, presentan de 20 a 38 costilla rectas, agudas de 2 a 3 cm de altura y poco tuberculadas; las areolas están cada 2 a 3 cm, son ovales y alcanzan 2 cm de longitud; la plantas jóvenes muestran tomento amarillento, y después se torna grisáceo, están provistas también de algunas glándulas, tiene espinas gruesas de color amarillo o con tinte rojizo en la base y a veces, con el tiempo, cambian a color castaño; sus espinas son radiales con longitud de 8 cm o más, las radiadas son ligeramente curvas, y más cortas que la central; la planta presenta espinas glandulíferas de 3 mm de longitud y están en las aréolas con flores; sus flores tienen forma campanulada, con longitud y diámetro de 3.5 y 2.5 cm y color amarillo. Sus frutos son comestibles, ligeramente elipsoidales, alcanzan unos 2 cm de diámetro, su color es blanco, son delicuescente y sus paredes delgadas y traslúcidas; sus semillas miden 1 mm de longitud y su color es castaño oscuro (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993; Del Castillo y Trujillo, 1991; Anderson, 2001).

Las plantas de *F. histrix* se distribuyen ampliamente en los cerros de la altiplanicie central mexicana, en los estados de Puebla, Hidalgo, Querétaro, Guanajuato, Aguascalientes, Durango, Zacatecas y hasta Jalisco; han sido recolectadas, también en San Luis Potosí (Figura 2.1) (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993; Anderson, 2001).

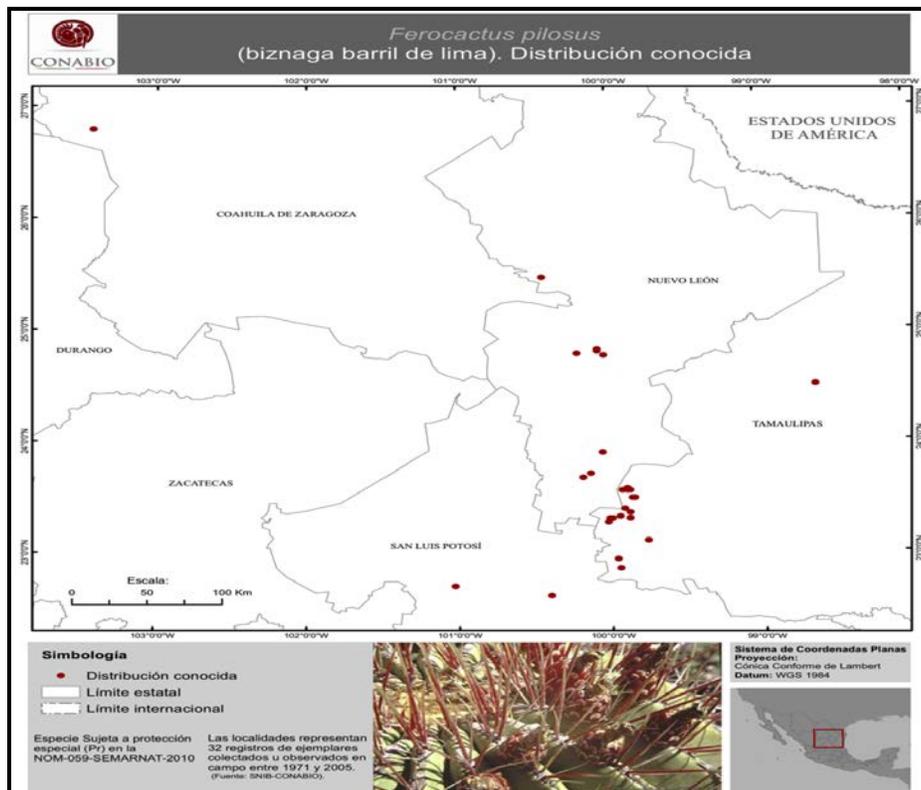


**Figura 2.1** Distribución de *Ferocactus histrix* en la república mexicana (CONABIO, 2010).

### *Ferocactus pilosus*

Las plantas de *F. pilosus* son simples o cespitosas, con tallos columnares que pueden alcanzar hasta de 3 m de altura y 50 cm de diámetro, con 13 a 20 costillas algo agudas no tuberculadas en las plantas adultas; sus aréolas ovadas pueden tener hasta 20 mm de longitud y 8 mm de anchura; presentan espinas no diferenciadas radiales y centrales, cuatro son centrales, de 5 cm de longitud, dispuestas en cruz, y la superior y la inferior frecuentemente están aplanadas dorsiventralmente, su color es rojo, amarillo o ambos; también presentan espinas glandulares persistentes (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993; Anderson, 2001).

Las flores de *F. pilosus* cuando está en floración son numerosas, dispuestas en corona cerca del ápice del tallo, con 4 cm de longitud, son amarillas o rojas, incluidas entre las espinas y no abren ampliamente; su fruto es ovoide, de 3 a 4 cm de longitud, amarillo, con paredes carnosas y succulentas, cubiertas por escamas circulares, y conservan adheridos los restos secos del perianto (Anderson, 2001). Las semillas miden 1.5 a 2 mm de longitud, su testa es foveolada, negra o de color castaño oscuro (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993). *Ferocactus pilosus* se distribuye (Figura 2.2) en los estados del Norte del altiplano mexicano, incluyendo San Luis Potosí, Zacatecas, Durango, Tamaulipas, Nuevo León (Hernández, 2006) y Coahuila (Anderson, 2001).



**Figura 2.2** Distribución de *Ferocactus pilosus* en la República Mexicana (CONABIO, 2010).

Las plantas de *F. pilosus* crecen en suelos calizos o aluviales en las faldas de los cerros y en planicies y son parte del matorral desértico micrófilo de *Larrea tridentata*, *Flourensia cernua* y otras especies, como del matorral desértico rosetófilo con *Agave stricta*, *Hechtia glomerata*, *Dasyllirion* spp., *Yucca carnerosana* y otras cactáceas, como *Astrophytum myriostigma*, *Echinocactus platyacanthus*, *Leuchtenbergia principis*, *Lophophora williamsii* y *Mammillaria candida*.

En estos matorrales, *F. pilosus* destaca por la intensa coloración roja de sus espinas y sus flores de color amarillo anaranjado. Los botones florales son comestibles, y se les expende bajo el nombre de "cabuches". Sus frutos, aunque ácidos, también son comestibles y se les conoce con el nombre de "limón de biznaga" (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993).

*Ferocactus histrix* y *F. pilosus* son especies que se encuentran en la norma NOM-059 2010, en la categoría de riesgo "sujetas a protección especial" (Pr); en el convenio sobre comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestre (CITES) se encuentra en el apéndice II; esto indica que todas ellas podrían llegar a encontrarse amenazadas por factores que inciden negativamente en su viabilidad; por esto, surge la necesidad de propiciar su recuperación y conservación o la recuperación y conservación de poblaciones de especies asociadas (NOM-059, 2010).

### **Metabolismo Acido de las Crasuláceas (MAC).**

Las cactáceas se distinguen de la mayoría de las plantas verdes porque su fotosíntesis sigue una ruta metabólica distinta, conocida como “Metabolismo Ácido Crasuláceo” o MAC, en la que el intercambio gaseoso se realiza durante la noche, en lugar del día. Esta adaptación les permite economizar agua, pues al abrir sus estomas por la noche cuando la temperatura ambiental es menor, se reduce sustancialmente la evaporación (Yáñez *et al.*, 2009).

Las plantas MAC están protegidas por una cutícula engrosada que les permite cierta resistencia a la pérdida del agua. Todas las superficies emergentes presentan estomas con densidades bajas. El tejido fotosintético (clorénquima) lo forman células vacuoladas grandes con numerosos cloroplastos grandes. Las células relacionadas con el metabolismo MAC se caracterizan por la presencia de una vacuola grande, que puede ocupar cerca de 90 % del volumen celular y que almacena ácidos, fosfato y agua (Andrade *et al.*, 2007; Foyer, 1987). Durante este proceso las plantas MAC almacenan en sus vacuolas ácido málico (o malato), y realizan la fotosíntesis durante el día, con los estomas cerrados y con el CO<sub>2</sub> liberado por descarboxilación del ácido málico almacenado durante la noche (Hernández, 2006).

El ciclo MAC puede dividirse a lo largo del día en cuatro fases. La fase I es la que tiene lugar durante la noche. En ella la resistencia estomática es baja y la concentración de ácido málico aumenta simultáneamente con la tasa de fijación del CO<sub>2</sub> (Bronson *et al.*, 2011). Al final de la noche, la concentración de malato

alcanza un estado estacionario debido al agotamiento del complejo de fosfoenolpiruvato (PEP)-fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPcase).

A partir de ese momento, la fijación de  $\text{CO}_2$  desciende rápidamente. La fase II tiene lugar durante las primeras horas del día, tras el amanecer. En esta fase, la resistencia estomática es todavía baja, debido a que en la mañana la demanda evaporativa de agua sigue siendo baja. Durante esta fase la tasa de fijación de C incrementa y la concentración de malato disminuye, ya que en esta fase la fijación de C tiene lugar mediante la vía  $\text{C}_3$  dentro de los cloroplastos. La fase III es la fase MAC típica, que tiene lugar durante las horas centrales del día, en las que la iluminación es intensa. Durante ella, la resistencia estomática aumenta hasta llegar al cierre estomático completo.

La incorporación de  $\text{CO}_2$  por la planta, se reduce hasta anularse prácticamente. En su lugar, se producen la descarboxilación del ácido málico acumulado durante la noche y se expresa la actividad de la ribulocarboxilasa-oxigenasa (rubisco) sobre el C liberado y la ribulosa de los cloroplastos. La fase IV tiene lugar al atardecer, cuando el almacén de malato celular va disminuyendo hasta casi desaparecer (Azcon-Bieto, *et al.*, 2008).

En estas condiciones, la tasa de reducción del  $\text{CO}_2$  se eleva progresivamente con respecto a la tasa de liberación interna de malato, de manera que la presión parcial de  $\text{CO}_2$  alrededor de la rubisco disminuye. Esto puede inducir la apertura de los estomas, con el consiguiente incremento de la tasa de fijación de  $\text{CO}_2$ , en triosas fosfato que tiene lugar en esta fase mediante la vía normal  $\text{C}_3$ , igual que en la fase II. Si la planta con metabolismo MAC se encuentra en alguna condición

generadora de estrés (hídrico, salino) pueden modificarse estas fases (Azcon-Bieto, *et al.*, 2008).

Las plantas MAC utilizan cantidades de energía y de enzimas semejantes a las que utilizan las plantas con metabolismo fotosintético tipo C<sub>4</sub> más dos costos adicionales (Black *et al.*, 2003). Específicamente, por la noche requieren ATP para el transporte del malato al interior de la vacuola, y durante el día sintetizan un polisacárido, que utilizarán durante la noche como fuente PEP; el costo neto es 0.5 ATP por cada PEP. Por tanto el camino MAC requiere 2 moles adicionales de ATP por mol de CO<sub>2</sub> fijado inicialmente con respecto al camino C<sub>3</sub>; este consumo mayor de energía, representa entre 740 y 790 kJ por mol de CO<sub>2</sub> fijado (Nobel, 1998).

El metabolismo fotosintético MAC puede ser modificado por factores genéticos y ambientales, como la temperatura, la humedad relativa, la intensidad luminosa, el estado nutricional de las plantas y la disponibilidad de humedad (Dodd *et al.*, 2002) y existen varios tipos de plantas con metabolismo MAC. Así, las plantas “MAC cíclicas” se caracterizan por abrir los estomas y asimilar CO<sub>2</sub> durante las primeras horas del día, con una fluctuación pequeña de ácidos orgánicos de cuatro carbonos (Cushman, 2001).

Las “MAC facultativas” probablemente son las de mayor plasticidad fisiológica porque poseen la capacidad inherente de inducir el metabolismo C<sub>3</sub>-MAC en dependencia de los factores ambientales, con la característica de abrir los estomas y fijar CO<sub>2</sub> durante el día y la noche (Cushman y Borland, 2002). Las plantas “MAC obligadas” abren los estomas durante el día y la noche, en

dependencia del estado hídrico de la planta, pero asimilan el CO<sub>2</sub> principalmente durante la noche y las primeras horas del día y presentan fluctuaciones amplias de ácidos orgánicos de cuatro carbonos (Cushman, 2001).

En las plantas MAC el déficit hídrico genera alteraciones fisiológicas y morfológicas como el cierre de estomas, la disminución o inhibición de la fijación neta de C, por inhibición de la actividad de la PEPcase, disminución de la acumulación de ácidos orgánicos, captación y utilización limitada de la energía luminosa, incremento de la abscisión de órganos (como defoliación), detención del crecimiento (como disminución del área foliar) y translocación de agua del tejido medular al tejido clorenquimatoso (Nobel, 1995), modificación del contenido de los pigmentos fotosintéticos y su fluorescencia inducida por la luz (Aguilar y Peña-Valdivia, 2006).

### **Polisacáridos de origen vegetal y lignina**

Los polisacáridos son macromoléculas constituidas por unidades de monosacáridos y en la célula se clasifican: de reserva, como el almidón, y estructurales, como las pectinas, hemicelulosas y celulosas. Los polisacáridos estructurales a su vez se dividen en dos grupos: los solubles, como las pectinas, los mucilagos y un grupo de hemicelulosas (clasificadas como gomas), y los insolubles en agua como algunos tipos de hemicelulosas y celulosas (Álvarez y Peña-Valdivia, 2009; Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2004).

Con base en las características de solubilidad, debida a su composición química, en disolventes acuosos de los constituyentes de la pared celular es

frecuente documentar la composición de esta estructura extracelular en forma muy general; así las paredes celulares primarias de diversos tejidos vegetales frecuentemente contienen 90 % de polisacáridos de su biomasa seca (García y Peña-Valdivia, 1995) y las secundarias entre 65 y 85 % (Azcon-Bieto, *et al.*, 2008).

Con excepción de la celulosa, cada clase de polisacárido está constituido por subclases variadas. Por ejemplo, por su composición química pueden ser reconocidas entre los polisacáridos pécticos: las arabinanas, galactanas, arabinogalactanas y ramnogalacturonanas, constituidas principalmente por arabinosa, galactosa, arabinosa y galactosa, ácido galacturónico y ramnosa, respectivamente. Entre las hemicelulosas se tienen a: las xilanas, glucomananas, mananas, galactomananas (constituidas casi exclusivamente por xilosa y ácido metilglucurónico, glucosa y manosa, manosa y manosa con galactosa, respectivamente (Brett y Waldron, 1990; Covarrubias y Cassable, 2003). Además, la composición de las subclases cambia en función del tejido, la etapa de desarrollo, la especie, el género, el ambiente, el genotipo y de otros factores (Álvarez y Peña-Valdivia, 2009; López Palacios *et al.*, 2012; Peña-Valdivia *et al.*, 2012).

### **Mucilagos**

El mucílago está formado por un grupo de polisacáridos altamente ramificado, que contienen azúcares variados. Estas moléculas son de tamaño molecular grande, complejas y adhesivas, por lo que es un poco difícil extraerlos y purificarlos (García *et al.*, 2010; Gibson y Nobel, 1986). En general, las moléculas

de estos polisacáridos poseen una cadena hidrocarbonada central formada por ácido- $\beta$ -D- galacturónico (1,4) y  $\alpha$ -L-ramnosa (1,2) y proporciones variables de L-arabinosa, D-galactosa y D-xilosa, las cadenas laterales contienen  $\beta$ -D-galactosa (1-6) y residuos de L-ramnosa (Cárdenas *et al.*, 1997; Medina-Torres y Brito de la fuente, 2000); cuando están hidratadas tienen consistencia viscosa y son solubles en agua.

Los mucílagos son sintetizados en células especializadas que los excretan al apoplasto y contribuyen a la retención de agua durante la fase inicial de deshidratación de los tejidos (Nobel, 1995), desempeñan un papel importante en la regulación del contenido de calcio en las plantas y su contenido fluctúa entre variantes de un mismo género y entre las especies (López Palacios *et al.*, 2012; Peña- Valdivia, 2012).

Es relevante que una de las funciones más importantes de los mucílagos en las plantas sea la retención de agua y de acuerdo con Sutton *et al.* (1981) su contenido en cactáceas se incrementa variablemente con la sequía.

### **Pectinas**

Las pectinas son un grupo de heropolisacáridos, están constituidas por proporciones variables de azúcares ácidos y neutros, se encuentran en las paredes celulares de todas las plantas, aunque su proporción varía, en las paredes primarias de las dicotiledóneas representan alrededor de 35 % (Azcon-Bieto, *et al.*, 2008;). En cladodios de *Opuntia ficus-indica* y *O. megacantha* el contenido de pectinas se encuentra entre el 1.4 % y el 2.9 % (López-Palacios, 2011).

Con base en la composición de su cadena principal las pectinas se han clasificado en seis tipos de estructuras. Es decir, la cadena principal de las sustancias pécticas de la pared primaria puede ser un polímero de ácido galacturónico, por lo que también se les conoce como ácidos poliurónicos, y por la abundancia relativa de los residuos de ramnosa, arabinosa y galactosa, se identifican tres estructuras químicas denominadas: ramnogalaturonanas tipo I y II y homogalacturonanas; también pueden estar presentes otros tres polímeros: arabinanas, galactanas y arabinogalactanas (Rodríguez-García, 2007).

Las arabinanas son polímeros ramificados, su cadena lineal está constituida por residuos de L-arabinosa con uniones  $\alpha$  1 - 5 y cadenas laterales constituidas por un solo residuo de L-arabinosa en posición  $\alpha$  1 - 3. Las galactanas u homogalactanas son cadenas largas no ramificadas, de residuos de galactosa con uniones  $\beta$  1 - 4 (García y Peña-Valdivia, 1995).

### **Hemicelulosas**

Las hemicelulosas son heteropolisacáridos; están constituidas por una cadena lineal relativamente larga sobre la que pueden presentarse cadenas laterales cortas (Azcon-Bieto, *et al.*, 2008). Son polímeros heterogéneos formados principalmente por cadenas  $\beta$ -(1-4) de ácido metilglucurónico, arabinosa, fucosa, galactosa, glucosa, manosa o xilosa. Son clasificadas en dependencia de la composición; así, se dividen en galactanas, mananas y xilanas (Clifford *et al.*, 2002; Vibe y Ulvskov, 2010).

Las xilanas incluyen a las arabinoxilanas, xiloglucanas y a las mananas, éstas incluyen a las glucomananas, glucoromananas y galactanas en las que se

localiza a las galactomananas y arabinogalactanas tipo II, que se distinguen del tipo I porque tienen una estructura basada en una cadena principal de galactosa con uniones  $\beta$  (1-3) (García y Peña-Valdivia, 1995).

Las hemicelulosas incrementan la plasticidad y porosidad de la pared celular por sus características fisicoquímicas, lo que permite que se lleve a cabo el intercambio de metabolitos y el flujo de moléculas de agua entre las células (García y Peña-Valdivia, 1995). Por ejemplo en *Opuntia streptacantha* una especie silvestre contiene entre 4.7 y 8.7 % de hemicelulosas y *O. megacantha* y *O. ficus-indica* especies domesticadas tienen un contenido del 24 y 89% (López-Palacios, 2011).

### **Celulosas**

La celulosa es un homopolisacárido con una cadena lineal, polimétrica, con peso molecular elevado, y formada por unidades de D-glucosa unidas entre sí por puentes  $\beta$  (1 - 4). Es el componente fundamental de la pared celular y se considera que es el polisacárido más abundante en la naturaleza. Es una sustancia relativamente inerte, que solo puede quedar completamente degradada hasta glucosa después de un tratamiento químico muy enérgico, como ácido sulfúrico o clorhídrico concentrados, o hidróxido de sódico concentrado y calor (Devlin, 1982; Mikshina *et al.*, 2013).

En la pared celular un número variable de cadenas o moléculas individuales de celulosa se unen y forman agregados, así originan las estructuras denominadas microfibrillas, éstas a la vez forman la que se conoce como la fase microfibrilar de la pared celular (Hopkins *et al.*, 2003). Las microfibrillas pueden

contener o estar constituidas por  $10^3$  cadenas o macromoléculas, ser de 10 a 25  $\mu\text{m}$  de ancho y de longitud variable (más de 15,000 residuos), su estructura, tamaño y orientación modifica las propiedades de las paredes celulares (García y Peña-Valdivia, 1995).

Las microfibrillas de celulosa están en las paredes de todas las plantas superiores, constituyen entre 30 y 40 % del peso de las paredes de los tejidos leñosos, y en las paredes primarias se encuentran en porción menor. La separación entre las microfibrillas es de unos 30 nm, ese espacio está ocupado por los polisacáridos matriciales y por lignina o suberina, lo que confiere gran resistencia mecánica a las paredes celulares (Azcon-Bieto, *et al.*, 2008; Johnson *et al.*, 2003).

### **Lignina**

La lignina no es un polisacárido, pero generalmente se incluye en la descripción de las paredes celulares porque forma paredes de ellas. Esta macromolécula es un polímero complejo constituido por los alcoholes aromáticos p-cumarílico, coniferílico y sinapnilico, unidos entre sí por enlaces éster o carbono-carbono (Dikeman *et al.*, 2006).

La estructura polimérica de la lignina se entrelaza con la microfibrillas de celulosa, y también se une a las hemicelulosas y a las pectinas mediante enlaces éster a través de sus restos hidroxicinámicos (Azcon-Bieto, *et al.*, 2008).

Aunque la lignina no es polisacárido, es importante por su abundancia en algunos tejidos vegetales y su relación con los polisacáridos de las paredes celulares (Peña-Valdivia *et al.*, 2004). En especies de nopalitos (*Opuntia spp.*) no

se reporta la presencia de ligninas en sus paredes celulares (López-Palacios, 2011).

### **Potencial osmótico**

El potencial osmótico ( $\Psi_o$ ) se refiere también a la presión osmótica y es la presión necesaria para contrarrestar el paso de agua pura al interior de una solución acuosa a través de una membrana semipermeable, evitando así un incremento del volumen de la solución (Devlin, 1982; Lira-Méndez, 2006).

El  $\Psi_o$  está determinado por la concentración de sustancias osmóticamente activas en la vacuola y es idéntico a la presión osmótica del jugo vacuolar (Díaz, 2002; Molinos *et al.*, 2004). En una célula vegetal, el  $\Psi_o$  siempre posee valores negativos que varían con el volumen celular y son más próximo a cero en las células totalmente hidratadas que en las deshidratadas (Salisbury y Ross, 1994).

### **Potencial hídrico**

El estado hídrico de los tejidos vegetales, suelo y atmósfera es comúnmente medido y expresado como potencial hídrico ( $\Psi_A$ ). Matemáticamente, el  $\Psi_A$  es el potencial químico del agua dividido entre el volumen molar parcial (Díaz, 2002; Kramer y Boyer, 1995):

$$\Psi_A = \frac{\mu_w - \mu_o}{V_w}$$

Donde  $\mu_w$  es el potencial químico del agua en la solución,  $\mu_o$  es el potencial químico del agua pura a la misma temperatura y  $V_w$  es el volumen molar parcial del agua ( $\text{m}^3/\text{mol}$ ) lo que da como resultado energía en unidades de  $\text{J}/\text{m}^3$  que es equivalente a presión en  $\text{N}/\text{m}^2$  o MPa en el sistema internacional de unidades.

Así, la energía libre del agua y la turgencia de las células vegetales pueden ser expresadas en unidades de presión (como el pascal, Pa) y por lo tanto se puede realizar una valoración sencilla de la dirección del movimiento del agua en el sistema suelo-planta. Si el agua fluye hacia adentro o afuera de las células de la planta es dependiente del gradiente de  $\Psi_A$  entre la célula y sus alrededores. El  $\Psi_A$  de una célula con pared celular, como la célula vegetal, está dado por la ecuación:

$$\Psi_A = \Psi_o + \Psi_p$$

Donde  $\Psi_o$  es el potencial osmótico y  $\Psi_p$  es el potencial de presión (o de turgencia) (Argentel *et al.*, 2013):

El  $\Psi_A$  de las células debe ser menor al del suelo para que pueda obtener agua de él. La disminución del  $\Psi_A$  del suelo (disminución de la energía libre del agua) incrementa la dificultad para que la planta tome el agua y esto crea una serie de respuestas que le permiten a la planta disminuir la pérdida de agua, y que la toma de agua continúe aún con  $\Psi_A$  reducidos e incrementa la posibilidad de que la planta tolere la disminución del contenido de agua de sus tejidos. Un panorama general de estas respuestas incluye cambios en el flujo de agua y en las relaciones hídricas celulares y de la planta (Verslues *et al.*, 2006).

## Literatura citada

- Aguilar, B. G.; Peña-Valdivia, C. B. 2006. Alteraciones fisiológicas provocadas por la sequía en nopal (*Opuntia ficus-indica*). Revista Fitotecnia Mexicana 29(3): 231-237.
- Álvarez A. R.; C. B. Peña-Valdivia. 2009. Structural polysaccharides in xoconostle (*Opuntia matudae*) fruits with different ripening stages. Journal of the Professional Association for Cactus Development 11: 26-44.
- Anderson, E. F. 2001. The cactus family. Timber Press, Inc. Portland, Oregon, U.S.A. pp 18-19, 331-334.
- Andrade, J. L.; Barrera, E.; García, C. R.; Ricalde, M. F.; Vargas, G.; Cervera, J. C. 2007. El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. Boletín de la Sociedad Botánica de México 81: 37-50.
- Argentel, L.; González, I. M.; Aguilar, R. L.; Fonseca, I. 2013. Efectos de la salinidad en las variables hídricas, potenciales hídricos y osmótico y ajuste osmótico en cultivares cubanos de trigo (*Triticum aestivum* L.) y *T. Durum* L.). Cultivos tropicales. Volumen 34. No. 4. pp 43-48.
- Azcón-Bieto y Talón, M. 2008. Fundamentos de fisiología vegetal. Mc Graw Hill. Segunda edición.
- Black, C. C. y Osmond, C. B. 2003. Crassulacean acid metabolism photosynthesis: working the night shift. Photosynthesis Research. 76. pp 329- 341.

- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1993. Las cactáceas de México Volumen 2. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Bravo-Hollis, H. y Sheinvar, L. 1995. El interesante mundo de las cactáceas. CONACyT. Fondo de cultura económica. México D.F.
- Brett, C. y Waldron, K. 1990. Physiology and biochemistry of plant cell walls. Unwin Hyman. London, UK. pp 194-196.
- Bronson, D. R.; English, N. B.; Dettman, D. L.; Williams, D. G. 2011. Seasonal photosynthetic gas Exchange and water use efficiency in a constitutive CAM plant, the giant saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). Springer-Verlag. Oecologia. pp 193-203
- Cárdenas, A.; Higerá, I.; Goycodea, F. M. 1997. Rheology and agregation of cactus (*Opuntia ficus-indica*) mucilage in solution. Journal of the profesional Association for cactus Development. 2. pp 152-159.
- Clifford, S.C.; Arnolt, S. K.; Popp, M.; Jones, H. G. 2002. Mucilages and polysaccharides in ziziphus speciesm (*Rhamnaceae*): localization, composition and physiological roles during drought-stres. Journal of experimental Botany. 53 (36). pp 131-138.
- CONABIO. 2010 *Ferocactus histrix* (biznaga barril de acitrón). Distribución conocida. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.
- CONABIO. 2010 *Ferocactus pilosus* (biznaga barril de lima). Distribución conocida. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.

- Cota-Sánchez, J. H. 2008. Evolución de cactáceas en la región del golfo de california. Estudios de las islas del golfo de california. Flores- Campana, L. M. (ed) Universidad Autónoma de Sinaloa, México. pp 221- 227.
- Covarrubias, R. A. y Cassable, G. I. 2003. Matriz extracelular de las plantas. En: Jiménez, L. F.; Merchant, H. (coordinadores). Biología Celular y Molecular. Prentice Hall. México. pp 547-591.
- Cushman, J. 2001. Crassulacean acid metabolism. A plastic photosynthetic adaptation to arid environment. Plant Physiology. 127. pp 1439- 1448.
- Cushman, J. y Borland, A. 2002. Induction of crassulacean acid metabolism by water limitation. Plant cell and Environment. 25. pp 295-310.
- Del Castillo, R. F. y Trujillo, S. 1991. Ethnobotany of *Ferocactus histrix* and *Echinocactus platyacanthus* (Cactaceae) in the semiarid central Mexico: Past, Present and Future. Economic Botany. 45 (4). pp 495-502.
- Díaz, M. D. 2002. Fisiología de árboles frutales. Edit. AGT. México, D. F. pp 361-380.
- Dodd, A.; Borland; Haslam, R.; Griffiths, H.; Maxwell, K. 2002. Crassulacean acid metabolism: plastic fantastic. Journal of experimental Botany. 53. pp 559-580.
- Fernández de Tejada, G.; Bellet, S. M. y García, G. E. 2012. Talleres de botánica “Las gimnospermas”. Real jardín botánico. Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC). Madrid, España. pp 4-6.
- Foyer, C. 1987. Fotosíntesis. Compañía editorial Continental, S.A de C.V, México. 177-181 pp.

- García, H. E. y Peña-Valdivia, C. B. 1995. La pared celular: componente fundamental de las células vegetales. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Edo. de México, México.
- García, M. T. y Peña-Valdivia, C. B.; Trejo-López, C. 2010. The effects of soil water potential and cultivar on structural polysaccharides of “nopalito” (*Opuntia spp*)
- Gibson, A.C. y Nobel P. S. 1986. The cactus Premier. Harvard University Press, London.
- Glafiro, J. A. y Velazco, C. G. 2008. Importancia de las cactáceas como recurso natural en el noreste de México. Ciencia UANL. Vol. XI. No. 001. Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey, México, pp 5-11.
- Hernández H. 2006. La vida en los desiertos mexicanos. Fondo de Cultura Económico. Secretaría de Educación Pública. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Convenio Andrés Bello. México.
- Hopkins, M. J.; Englyst, H. N.; Macfarlane, M. S.; Furrie, E.; Macfarlane, G. T.; McBain, A. J. 2003. Degradation of cross-linked and non-cross-linked arabinoxylans by the intestinal microbiota in children. Applied and Environmental Microbiology. 69 (1). pp 354- 360.
- Jiménez S.C. 2011. Las cactáceas mexicanas y los riesgos que enfrentan. Revista Digital Universitaria. Vol. 12. Núm. 1
- Johnson, R. M.; Mwaikambo, L. Y. y Tucker, N. 2003. Rapra review reports: biopolymers. Vol. 14. Smithers Rapra. United Kingdom. 160 p.

- Kramer, P. J. y Boyer, J. S. 1995. Water relations of plants and soils. San Diego, E.U.A., Academic Press. 495 p.
- Lira-Méndez, K. 2006. Potencial osmótico variable en el crecimiento *in vitro* y la patogenicidad en Frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) de *Fusarium spp.* Revista Mexicana de Fitopatología 24(2): pp 88-98.
- López-Palacios, C. 2011. Contenido y caracterización reológica de los polisacáridos estructurales de nopalitos (*Opuntia spp*) en un gradiente de domesticación. Tesis de maestría. Colegio de postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México. pp 47-52.
- López-Palacios, C.; C. B. Peña-Valdivia; J. A. Reyes-Agüero y A. Rodríguez-Hernández. 2012. Effects of domestication on structural polysaccharides and dietary fiber in nopalito (*Opuntia spp.*). Genetic Resources and Crop Evolution 59(6): 1015-1026.
- Medina-Torres, L. y Brito de la fuente. 2000. Rheological Properties of the Mucilage Gum (*Opuntia ficus-indica*). Food Hydrocolloids. Vol 14. pp 417-424.
- Mikshina, P.; Chernova, T.; Chemiksova, S.; Ibragimova, N.; Mokshina, N. y Gorshkova, T. 2013. Cellulosic Fibres: Role of Matrix Polysaccharides in structure and function. Chapter 4. INTECH open science. Pp 178- 183.
- Molinos de S., C.; Monter, A. V.; Sánchez, G.; Alcántar G.; Nieves, R. M. y Ruiz, P. 2004. Efecto del potencial osmótico y contenido de Ca en el medio de cultivo sobre la distribución de  $Ca^{2+}$  y  $K^{+}$ , producción de biomasa y necrosis apical de vid "RIIO". Interciencia. Vol. 29 (7). pp 384-388.

- Nobel, P. S. 2011. Sabiduría del desierto, agaves y cactus: CO<sub>2</sub>, agua, cambio climático. Biblioteca básica de agricultura. México, D.F. 49-51 pp.
- Nobel, P.S. 1995. Environmental biology in: Barbera, P. inglese.; Pimienta-Barrios, E (eds). Agroecology cultivation and uses of cactus pear. FAO. Roma. Plant production and protection. Paper. 132. pp 35-48.
- Nobel, S. N.; Wang, N.; Balsamo, R. A.; Loik, M. E. y Hawke, A. 1995. Low temperature tolerance and acclimation of *Opuntia spp.* after injecting glucose or methylglucose. The University of Chicago. Int. J. Plant Sci. Vol. 156 (4). pp 496-504.
- NOM-059-ECOL-2011. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de Riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 30 Diciembre 2010, México.
- Peña-Valdivia, C. B.; C. Trejo L; V. B. Arroyo-Peña; A. Sánchez U. y R. Balois M. 2012. Diversity of unavailable polysaccharides and dietary fiber in domesticated nopalito and cactus pear fruit (*Opuntia spp.*). Chemistry & Biodiversity 9(8): 1599-1610.
- Peña-Valdivia, C.B.; Sánchez-Urdaneta, A. 2004. Polisacáridos de nopalito y tuna (*Opuntia spp*) en: Flores, V. C. (Ed). Memoria del X congreso nacional y VII Internacional congress on cactus pear and cochineal. Universidad Autónoma Chapingo, Food and agriculture organization e Internacional society for Horticultural Science. Chapingo, México.

- Rodríguez-García, M. E. 2007. Physicochemical characterization of nopal pads (*Opuntia ficus-indica*) and dry vacuum nopal powders as a function of the maturation. *Plant Foods Human Nutrition*. Vol. 62, pp 107-112.
- Salisbury, F. B. y Ross, C. W. 1994. *Fisiología vegetal*. Grupo Editorial Iberoamericana. México. 298 p.
- Sutton, B. G.; Ting, I. P. y Sutton, R. 1981. Carbohydrate metabolism of cactus in a desert environment. *Plant Physiology*. 68. pp 784-787.
- Verslues, P. E.; Agarwal, M.; Katiyar-Agarwal, S.; Zhu, J. y Jian-Kang, Z. 2006. Methods and concepts in quantifying resistance to drought salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The plant journal*. Vol 45. pp 523-539.
- Vibe, S. H. y Ulvskov, P. 2010. Hemicelluloses. *The Annual Review of plant Biology*. 61. pp 263- 289.
- Wallace, R. S. y Gibson, A. C. 2002. Evolution and systematics in cacti: Biology and uses. P. S. Nobel (ed). Univ. California Press, Los Ángeles, CA. pp. 1-21.
- Yáñez, L. L., Armella, M. A. y Soriano, R. R. 2009. Estudio de tres cactáceas de la región mixteca: conocimiento para su uso sustentable. UAM- Visión Tipográfica. 215 p.

### **CAPÍTULO 3. DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA DE PLANTAS DE *Ferocactus histrix* Y *F. pilosus* CULTIVADAS EN INVERNADERO.**

#### **Resumen**

Las cactáceas son una familia de plantas que habita en ecosistemas desérticos y zonas áridas y semiáridas, lugares con baja disponibilidad de agua y temperaturas altas, por lo que el almacenamiento de agua en sus tejidos es esencial para su sobrevivencia y desarrollo. Las plantas adultas de *Ferocactus pilosus* son columnares, con altura de hasta 3 m y diámetro de 50 cm, y las de *F. histrix* son globosas, mide desde 0.5 hasta 1 m de altura y 0.5 m de diámetro. Ambas especies se encuentran en la norma NOM-059 2010 con la categoría de protección especial. El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la suspensión del riego, durante 12 meses y su reanudación, en el crecimiento de plantas de 10 años de edad. La hipótesis fue que la morfología de las plantas en condiciones de invernadero en general coincide con la descrita en la literatura. Las variables evaluadas fueron: altura, diámetro y número de costillas por planta, profundidad de las costillas, número de areolas por costilla, número de espinas por areola y longitud de la espina central en la areola. Los resultados mostraron que con riego, en *F. histrix* incrementó significativamente ( $P \leq 0.05$ ) la altura (28.32 %), el diámetro (23.57 %), la longitud de la espina central 93 % y la profundidad de la costilla (9 %) durante el año de las evaluaciones. En *F. pilosus* también incrementaron significativamente la altura (33.80 %) y el diámetro (12.26 %) de la planta, el número de costillas y de areolas (44 %), y la longitud de la espina central (9 %). La suspensión temporal de riego y su reanudación promovieron un

incremento significativo del crecimiento en ambas especies, en comparación con las plantas sin suspensión. La multiplicación y crecimiento *ex situ* de plantas de ambas especies es posible y podrían ser utilizada para reforestación de poblaciones naturales, pues plantas de 10 años de edad toleran exitosamente 1 año sin aporte de humedad. La morfología de las plantas en condiciones de invernadero coincide, en general, con la descrita en la literatura para ambas especies, que se refiere principalmente a plantas adultas y no se documenta su edad.

**Palabras clave:** Cactáceas, morfología, *Ferocactus*, potencial de agua.

## **Abstract**

Cacti are a plant family that inhabits in desert ecosystems and arid and semi-arid areas. Adult plants of *F. pilosus* are columnar, with height up to 3 m and diameter of 0.5 m, and *F. hystrix* are barrel cactus-type, with 0.5 up to 1 m tall and 0.5 m in diameter. Both species had a special protection category. The objective of this study was to evaluate the effects of the suspension of irrigation for 12 months and after that its resume, in 10-year-old *F. pilosus* and *hystrix* plants. The hypothesis was that the morphology of plants growing in greenhouse conditions in general agrees with that described in the literature. The variables evaluated were: height, diameter and number of ribs by plant, depth of the ribs, and number of areoles by rib, number of thorns per areola and length of the central thorn in the areola. Plants of *F. hystrix* with watering increased significantly ( $p \leq 0.05$ ) the height (28.32 %), diameter (23.57 %), central thorn length (93 %) and depth of the rib (9%) during the year of evaluations with respect of those plants without watering. Plants of *F. pilosus* significantly increased height (33.80 %) and diameter (12.26 %), the number of ribs and areoles (44%), and the length of the central rib (9 %) with respect of plants without watering. Plant growth and ex situ multiplication of both species is possible and could be used for reforestation in natural populations, as 10-year-old plants tolerate successfully 1 year without watering. Plant morphology was similar with that described in the literature for both species.

**Keywords:** Cactus, morphology, *Ferocactus*, water potential.

## **Introducción**

Las cactáceas son una familia de plantas que habitan generalmente en ecosistemas desérticos (Becerra, 2000), zonas áridas, semiáridas y bosques tropicales donde habitan usualmente las especies trepadoras (Rzedowski y Rzedowski, 2005); se caracterizan por tener tallos gruesos y carnosos con areolas en las que crecen espinas, sus flores son de colores brillantes y sus frutos son jugosos (Glafiro y Velazco, 2008).

Las cactáceas exhiben una distribución geográfica amplia, desde el sur de Canadá (59° N), en la región de Beaton River, al suroeste del Lago Cecile, Alberta, hasta el sur de la región de la Patagonia, Argentina (52° S) (Cota- Sánchez, 2002). Estas plantas forman parte de diferentes ecosistemas desde el nivel del mar hasta los 5000 m de altitud (Bravo-Hollis y Sánchez, 1993).

La morfología se define como la “Teoría general de la estructura y forma de las plantas”. Así, el objetivo de los estudios morfológicos en botánica es la interpretación histórica de las estructuras recientes mediante la consideración de su origen filogenético natural; es decir, la diversidad de formas actuales son comparadas con las formas comunes iniciales simples, que constituyen, respecto a las actuales, el estado básico o punto de partida (Pérez-García y Mendoza, 2002).

Vázquez-Sánchez *et al.* (2012) establecieron, mediante mediciones y observaciones de la morfología de las cactáceas, cuatro formas de crecimiento: (1) globosa, se identifica cuando el tallo tiene aproximadamente altura y diámetro similares; (2) globosa-deprimida, correspondiente a plantas que tienen el diámetro

del tallo mayor que su altura y el eje vertical está comprimido; (3) cilíndrica, cuando el tallo crece más en altura que en diámetro, pero la altura no alcanza más del doble que su diámetro; (4) columnar, corresponde a plantas con altura de dos, tres o hasta más de cinco veces el tamaño de su diámetro.

Los miembros de la familia cactácea son plantas con crecimiento lento y ciclo de vida relativamente largo (más de 100 años), cuando se encuentran en condiciones ambientales adecuadas su desarrollo se ve beneficiado, con cambios en su morfología (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Un cambio sobresaliente en la morfología de las cactáceas sucede con la edad, de la etapa juvenil a adulta, en la que comienza la producción de flores, donde pasa de una etapa vegetativa a la etapa reproductiva (Terrazas y Mauseth, 2002).

*Ferocactus* spp. es un cactus de tipo barril, muestra engrosamiento primario marcado en su corteza (Kaplan, 2001); son plantas solitarias o ramificadas con tallos globosos a cilíndricos; sus costillas son largas y prominentes; sus areolas son usualmente grandes y desarrollan flores cuando son jóvenes, presenta glándulas secretoras de néctar; sus espinas comúnmente son rectas y a veces en forma de gancho; las flores son solitarias y crecen en el ápice del tallo y los órganos femeninos y masculinos están presentes en una misma flor, poseen simetría radial, con forma de tubo o con forma de campana; sus frutos globosos a oblicuos poseen paredes engrosadas, son secos o suculentos cuando están maduros; las semillas son ovaladas, con coloración pardo o castaño, con forma plana o ligeramente cóncava y miden de 1.4 a 2.4 mm de longitud (Anderson, 2001).

*Ferocactus histrix* es una cactácea endémica de México, habita en las zonas semiáridas del Altiplano Mexicano, y se le atribuye importancia económica, ecológica y social (Del Castillo, 1983); las plantas, con tallo globoso a ampliamente subovoide, alcanza alrededor de 50 cm de altura y de diámetro; su ápice es algo aplanado y tienen de 20 a 38 costillas rectas; las areolas están cada 2 a 3 cm, son ovales y alcanzan 2 cm de longitud; la plantas jóvenes muestran tomento amarillento, y después se torna grisáceo, en las areolas tienen una espina central y las radiales son gruesas, con longitud de 8 cm o más, de color amarillo o con tinte rojizo en la base, las radiadas son ligeramente curvas, y más cortas que la central; la planta presenta espinas glandulíferas de 3 mm de longitud y están en las aréolas con flores (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada ,1993; Anderson, 2001).

Las flores de *F. histrix* son diurnas, campanuladas, amarillas y con franjas rojas en los tépalos exteriores; sus frutos son comestibles, ligeramente elipsoidales, alcanzan unos 2 cm de diámetro, de color blanco, y sus paredes son delgadas y translúcidas; sus semillas miden 1 mm de longitud y son de color castaño oscuro (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993; Del Castillo, 1994).

*Ferocactus pilosus* es una cactácea simple, con tallos columnares que pueden alcanzar hasta de 3 m de altura y 50 cm de diámetro. Las plantas adultas de *F. pilosus* presentan de 13 a 20 costillas; sus aréolas son ovadas; presentan espinas no diferenciadas radiales y cuatro centrales, de 5 cm de longitud, dispuestas en cruz, y la superior e inferior frecuentemente están aplanadas dorsiventralmente, su color es rojo, amarillo o ambos; también presentan espinas glandulares persistentes (Anderson, 2001).

En floración *F. pilosus* tiene numerosas flores de 4 cm de longitud, color amarillo o rojo, incluidas entre las espinas y no abren ampliamente; su fruto es ovoide, de 3 a 4 cm de longitud, amarillo, con paredes carnosas y suculentas, cubiertas por escamas circulares, y conservan adheridos los restos secos del perianto. Las semillas miden de 1.5 a 2 mm de longitud, su testa es faveolada, negra o de color castaño oscuro (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993).

En general las cactáceas presentan la misma organización (raíz, tallo, areolas y espinas), pero puede variar la forma del tallo y las dimensiones de cada tejido (Gibson y Nobel, 1986).

El tejido de almacenamiento más desarrollado en las cactáceas es el parénquima, es importante porque almacena y conserva gran cantidad de agua y nutrientes durante periodos prolongados de sequía (Ortiz, 2000).

Entre los tejidos que permiten la descripción de las cactáceas están los de sus tallos:

- Epidermis e hipodermis
- Clorénquima
- Parénquima
- Xilema y floema (elementos vasculares)

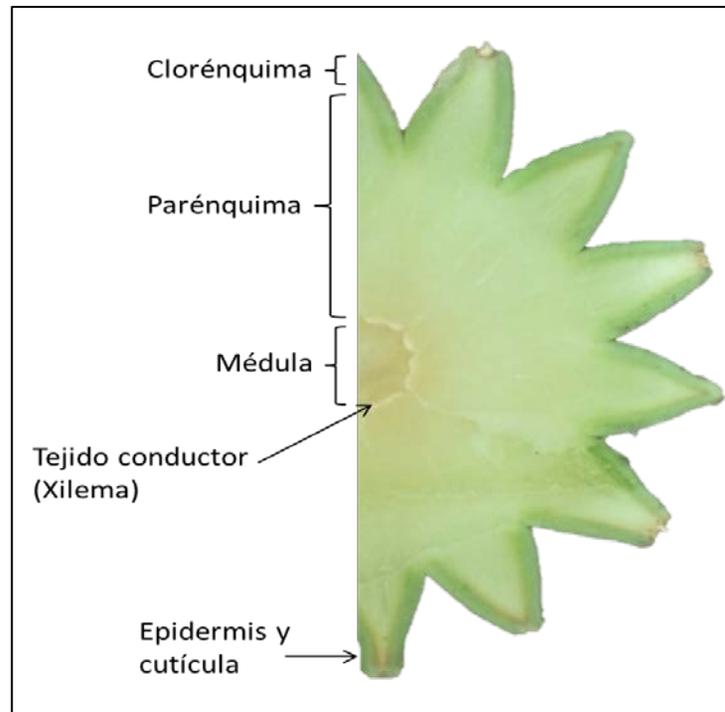
La epidermis de las cactáceas está formada por una cutícula impermeable, gruesa, formada con células cuya estructura varía con el tiempo, cuando la planta es joven la cutícula es delgada y al paso de los años se va haciendo más gruesa. La pared exterior de la epidermis está cubierta por una capa de secreciones

cerosas, la cual recibe el nombre de cutina y sus funciones son proteger al tejido fotosintético (clorénquima) y reducir la pérdida de agua (Cordero, 1999).

La hipodermis de las cactáceas está compuesta de un tipo de células llamadas colénquima, que son usadas por la planta como soporte mecánico, esta zona está formada por un número variable de hileras de células que presentan contornos irregulares que se caracterizan porque sus paredes comúnmente están engrosadas y contienen concentraciones altas de pectinas y hemicelulosas, y no contienen lignina; la pectina retiene agua y les confiere firmeza y flexibilidad a las paredes celulares de los tallos, que pueden expandir o contraer su volumen al perder agua sin sufrir daños (Cordero, 1997).

Debajo de la hipodermis se encuentra una capa de células de color verde intenso que constituye al clorénquima, aquí es donde se transforma el CO<sub>2</sub> en azúcares en presencia de luz, mediante el proceso de la fotosíntesis, la luz atraviesa la epidermis y llega al clorénquima, donde es absorbida por la clorofila y los carotenoides presentes en los cloroplastos (Nobel y De la Barrera, 2004).

El xilema se localiza entre la médula y el tejido parenquimatoso (Fig. 3.1) su función es abastecer a los tejidos con agua y minerales, y transporta los azúcares del clorénquima hasta el resto de la planta. En las cactáceas columnares los haces vasculares dan a la planta resistencia estructural para soportar su peso, resistir la flexión y el pandeo producido por ciertos factores ambientales (Cruz *et al.*, 2005).



**Figura 3.1** Corte transversal del tallo de una cactácea (*Ferocactus pilosus*) con los nombres de cada tejido.

El parénquima de las cactáceas está más desarrollado que en otros tipos de plantas, esto les permite conservar agua y nutrientes durante periodos prolongados de sequía. Su color se debe al número reducido de cloroplastos y a la presencia de vacuolas grandes en sus células. En el caso de los cladodios de *Opuntia* spp. la vacuola ocupa 95% del volumen celular (Arévalo, 2000). El parénquima de las cactáceas está formado por células esféricas y pared celular delgada que permite la entrada de agua fácilmente, en algunas cactáceas este tejido puede presentar una estructura mucilaginosa, altamente higroscópica, que actúa como elemento de absorción y almacenamiento de agua. El mucilago de las

células en los tallos parece envolver primero el córtex y posteriormente la médula (Mauseth, 2004).

*Ferocactus histrix* y *F. pilosus* son especies que se encuentran en la norma NOM-059 SEMARNAT 2010, en la categoría “sujetas bajo protección especial” (Pr); esto indica que todas ellas podrían llegar a encontrarse amenazadas por factores que inciden negativamente en su viabilidad; por esto, surge la necesidad de propiciar su conservación o su recuperación, así como, también la conservación de poblaciones de especies asociadas (NOM-059 SEMARNAT, 2010).

El objetivo de este estudio fue evaluar las características morfológicas de plantas de *F. histrix* y *F. pilosus* de 10 años de edad, obtenidas de semillas y cultivadas en condiciones de invernadero. La hipótesis fue que la morfología de las plantas en condiciones de invernadero en general coincide con la descrita en la literatura, aunque por sus ciclos de vida prolongados la edad de estas puede diferir a la de las plantas del estudio.

### **Material y Métodos**

Cincuenta plantas de *F. histrix* y 50 de *F. pilosus* de 10 años de edad fueron adquiridas en el Instituto de Investigación de Zonas Desérticas de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí, México. Las plantas de ambas especies fueron producidas a partir de semilla y cultivadas en condiciones de invernadero (22°09'04" N y 100°58'34" O, altitud 1 870 msnm, clima BSokw(e)gw” y temperatura media anual de 17.8 °C; García, 2004) en macetas con suelo Franco

limoso (Cuadro 3.1). Las plantas de *F. pilosus* estaban en etapa vegetativa y de las plantas de *F. histrix* 28 estaban en etapa vegetativa y 22 en etapa reproductiva. Para su análisis las plantas fueron trasladadas a un invernadero del Posgrado en Botánica del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Estado de México (19°27' N, 98°54' W), con clima subhúmedo Köppen: Cb(wo)(w)(i')(g), lluvias en verano y temperatura media anual de 15.2 °C (García, 2004). Durante el estudio la humedad relativa y la temperatura media diurna/nocturna fueron 15/31 % y 35/10 °C. Las plantas se mantuvieron en este invernadero con riego semanal 500 ml por maceta.

Con la finalidad de conocer preliminarmente el efecto de la deshidratación del suelo y de los tejidos, en la morfología y capacidad de mantener hidratados los tejidos primarios de ambas especies, se suspendió el riego a la mitad de las plantas de ambas especies durante un año.

A las plantas se le midieron y contabilizaron las siguientes características y estructuras del tallo: altura, diámetro, número de costillas; de las costillas: profundidad, número de areolas, número de espinas, longitud de la espina central y número de frutos. Además los tallos se cortaron transversalmente y se evaluó: el espesor del clorénquima, del parénquima, de la médula y de los elementos vasculares (xilema). Todas las evaluaciones se realizaron con un pie de rey digital (Truper®).

**Cuadro 3.1** Análisis de laboratorio realizado a una muestra del suelo contenido en las macetas de ambas especies.

Determinación	Valor analítico	
pH	6.6	
CE (dsm <sup>-1</sup> )	0.12	
CO (%)	2.16	
MO (%)	3.73	
N-total (%)	0.197	
CIC (Cmol <sub>(+)</sub> Kg <sup>-1</sup> )	14.02	
Ca (Cmol <sub>(+)</sub> Kg <sup>-1</sup> )	5.8	
Mg (Cmol <sub>(+)</sub> Kg <sup>-1</sup> )	0.8	
Na (Cmol <sub>(+)</sub> Kg <sup>-1</sup> )	1.09	
K (Cmol <sub>(+)</sub> Kg <sup>-1</sup> )	0.45	
P-Olsen (mgKg <sup>-1</sup> )	39.3	
Da (gem <sup>-3</sup> )	1.06	
Arena (%)	33.5	
Limo (%)	54.9	
Arcilla (%)	11.6	
Clase textural	Franco limoso	
Color húmedo	10YR 3/2	Pardo grisáceo muy oscuro
Color seco	10YR 6/2	Gris parduzco claro

pH: relación suelo-agua 1:2, CE (conductividad eléctrica) medida en el extracto de la pasta de saturación, CO (carbono orgánico) por digestión húmeda; MO (materia orgánica); N-total (nitrógeno total) por semi-micro Kheldahl; CIC (capacidad de intercambio catiónico) y Cationes intercambiables extraídos en acetato de amonio pH 7.0; Da (densidad aparente) por el terrón parafinado. Arena, Limo y Arcilla determinados por la pipeta americana; color determinado con la carta de colores de Munsell.

Además, se cuantificó el potencial de agua ( $\Psi_A$ ) del colénquima-clorénquima y del parénquima acuoso con un medidor de  $\Psi_A$  (Dewpoint Poitention Meter WP4C). Los tejidos fueron separados con apoyo de un microscopio-estereoscópico (ZEISS 1,25x). El  $\Psi_A$  del suelo también se evaluó con el mismo equipo; la humedad se evaluó por diferencia del suelo después de cosechar las plantas y después de deshidratarlo a 105 °C por 72 h.

El potencial osmótico ( $\Psi_A$ ) se midió en 10  $\mu$ L del extracto celular del clorénquima y del parénquima en un osmómetro de presión de vapor (Wescor 5520, EE. UU.).

Las evaluaciones de la morfología se realizaron después del primer mes, de aclimatación en el invernadero del Colegio de Postgraduados (julio de 2013) y un año después (julio de 2014).

El grupo de plantas de ambas especies que se encontraban sin riego durante nueve meses (mayo 2013 a febrero 2014), se les reanudo el riego constante durante ocho meses (febrero 2014 a octubre 2014), también se les midieron y contabilizaron las siguientes características morfológicas y estructuras del tallo: altura, diámetro, número de costillas; de las costillas: profundidad, número de areolas, número de espinas, longitud de la espina central y número de frutos. Todas las evaluaciones se realizaron con un pie de rey digital (Truper<sup>®</sup>).

El diseño experimental fue completamente al azar, con una planta de cada especie como unidad experimental y siete repeticiones por muestro. Con los datos se hizo análisis de varianza (ADEVA), comparación con la prueba de t-Student, con el programa SigmaPlot de Jandel Scientific (Versión 11.0).

## **Resultados y Discusión**

### **Crecimiento del tallo**

En un año *F. histrix* incrementó (8.1 %) significativamente ( $P \leq 0.05$ ) la altura del tallo, respecto a las plantas de 10 años (Cuadro 3.2). En contraste, el cambio del diámetro no fue significativo ( $P > 0.05$ ). En relación con el tamaño de *F. histrix*

según Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada. (1993) y Villavicencio *et al.* (2010) los tallos de las plantas adultas tienen altura promedio de 50 cm; Del castillo y Trujillo (1991) y Anderson (2001) señalaron que las plantas de esta especie, con el tallo esférico a cilíndrico, en edad adulta presentan 110 cm de altura. Así, la altura de las plantas del presente estudio fue varias veces menor en centímetros que la documentada por los otros autores.

**Cuadro 3.2** Crecimiento de plantas de *Ferocactus histrix* y *F. pilosus*, de 10 años de edad, en etapa vegetativa y en condiciones de invernadero durante un año.

	Altura (cm)	Diámetro (cm)
<b><i>F. histrix</i></b>		
10 años	12.07a	15.85a
11 años	14.26b	15.27a
<b><i>F. pilosus</i></b>		
10 años	12.06a	13.81a
11 años	12.19a	14.06a

\*Valores seguidos por distinta letra por especie y años son significativamente diferentes ( $P < 0.001$ ).

Los cambios de altura y diámetro de *F. pilosus* durante un año no fueron significativos (Cuadro 3.2). Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada. (1993), Anderson (2001) y Villavicencio *et al.* (2010) indicaron que las plantas adultas de *F. pilosus* alcanzan una altura máxima de los tallos de 3 m; este valor contrastó ampliamente con la altura de poco más de 10 cm de las plantas del presente estudio.

Como en el caso de *F. histrix*, la comparación de las características morfológicas de las plantas de *F. pilosus* evaluadas en este estudio con la información disponible en la literatura permite conocer el crecimiento potencial de las plantas de cada una de las especies. Además, la comparación de los

resultados con los de la literatura sería poco precisa, ya que la información que se encuentra disponible para estas dos especies se describe las características de plantas adultas en etapa reproductiva, pues la información que hay de estas dos especies en etapa vegetativa es limitada.

El diámetro (poco mayor que 15 cm) de *F. hystrix* (Cuadro 3.2) contrastó con lo documentado en plantas adultas en la literatura. Anderson (2001) observó plantas de *F. hystrix* con diámetro de 80 cm. Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, (1993) y Villavicencio *et al.* (2010) indicaron que los tallos de esta especie alcanzan diámetro de 50 cm. Aunque, los valores documentados por Del Castillo y Trujillo (1991) son menores, pues observó tallos de *F. hystrix* con 30 a 45 cm de diámetro, son entre el doble y triple de los obtenidos en la presente investigación.

El tallo de *F. pilosus* mantuvo la altura sin cambio significativo durante un año (Cuadro 3.2). Esta característica también contrastó notablemente con los valores en la literatura. Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, (1993) y Villavicencio *et al.* (2010) indicaron que los tallos de *F. pilosus* en edad adulta puede tener 50 cm de altura.

Los cambios en la altura, diámetro en las plantas de ambas especies, después de un año de cultivo, aún en condiciones protegidas (Cuadro 3.2) coinciden con el concepto de que las cactáceas son plantas con crecimiento lento (Gibson y Nobel, 1986).

### Características de las costillas

En general, las plantas de *F. histrix* y *F. pilosus* presentaron características morfológicas homogéneas durante el primer año de desarrollo en condiciones de invernadero. La profundidad de las costillas, el número de areolas por costilla y el número de espinas por areola fueron significativamente similares entre las fechas de muestreo ( $P > 0.05$ ) en las plantas de *F. histrix* en etapa vegetativa (Cuadro 3.3).

En contraste, el número de costillas por planta y la longitud promedio de la espina central en las areolas incrementaron significativamente ( $P \leq 0.05$ ), 18.4 % y cerca del doble después de un año de crecimiento, respecto al tamaño inicial. Sobresalió la estabilidad morfológica de las plantas de *F. pilosus*, pues los cambios de las cinco variables morfológicas relacionadas con el aumento y modificación de las costillas y espinas no fueron significativos (Cuadro 3.3).

**Cuadro 3.3** Características morfológicas de plantas de 10 y 11 años de edad, en etapa vegetativa, de *Ferocactus histrix* y *F. pilosus*, en condiciones de invernadero durante un año.

	Costillas (Número)	Profundidad de costilla (mm)	Areolas (Número)	Espinas por areola (Número)	Longitud espina central (mm)
<i>F. histrix</i>					
10 años	15.80a	25.94a	6.00a	10.00a	31.08a
11 años	18.71b	25.05a	7.14a	10.43a	59.63b
<i>F. pilosus</i>					
10 años	13.71a	25.04a	5.00a	9.71a	43.52a
11 años	15.57a	25.22a	5.00a	8.29a	48.04a

\*Valores seguidos por distinta letra por especie y años son significativamente diferentes ( $P < 0.001$ ).

De acuerdo con la información en la literatura el número de costillas en las plantas adultas de *F. histrix* varía ampliamente. Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, (1993) y Villavicencio *et al.* (2010) reportaron que los tallos adultos de *F. histrix* presentan de 20 a 38 costillas, mientras que Del Castillo y Trujillo (1991) indicaron que el tallo adulto tiene de 30 a 40 costillas y Anderson (2001) reportó la presencia de 20 a 40 costillas por planta. También los resultados del estudio presente el número de costillas por planta de *F. histrix* fue la característica morfológica con el cambio mayor (tres por tallo) en un año de crecimiento.

El aumento de 13.6 % del número de costillas (menos de dos) por tallo de *F. pilosus* no fue significativo. En relación con el número de costillas en las plantas de esta especie, Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, (1993), Anderson (2001) y Villavicencio *et al.* (2010) señalaron que presenta de 13 a 20 costillas por planta en edad adulta. Así, esta característica de las plantas de *F. pilosus* del estudio presente coincide con el intervalo señalado en la literatura (14 y 16 en los dos años; Cuadro 3.3).

Los cambios en la profundidad de las costillas en ambas especies no fueron significativos (Cuadro 3.3). Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, (1993) y Villavicencio *et al.* (2010) reportan que en plantas adultas de *F. histrix* la profundidad de las costillas es de 2 a 3 cm; estos valores son notablemente contrastantes con los valores obtenidos en el estudio presente, sólo 0.25 cm (Cuadro 3.3).

## Características de las espinas

La diferencia del número de espinas por areola en los tallos de *F. hystrix* entre los años no fue significativa y los valores promedio coinciden con los de la literatura. Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1993) y Villavicencio *et al.* (2010) contabilizaron en las plantas adultas de ocho a diez espinas por areola de color amarillo y señalaron que son gruesas, y ligeramente más cortas que la central. Anderson (2001) indicó que las plantas de esta especie presentan de seis a nueve espinas radiales, ligeramente curvas con 8 cm de longitud. Así, aunque el número de espinas por areola fue similar al documentado en la literatura, la longitud de las espinas fue contrastante, aunque no se midieron todas ellas, la longitud de la espina central fue menor que 5 cm (Cuadro 3.3). Los resultados de este estudio y los de la literatura indican que el número de espinas por aréola de las plantas de *F. hystrix* es una característica relativamente estable, que no se modifica con la edad de la planta o el ambiente de desarrollo.

Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1993) observaron que las plantas de *F. pilosus* tienen de seis a nueve espinas, de color rojizo, por areola. Villavicencio *et al.* (2010) observaron en la misma especie que las espinas radiales en las areolas no mostraron alguna diferencia con las centrales, describieron la organización y tipo de las espinas, e indicaron que en la areola hay cuatro espinas centrales, dos a cinco subcentrales, algunas basales pequeñas, y todas presentan coloración rojiza que caracteriza a esta especie; por lo que, debido a esta característica la planta recibe el nombre de “biznaga roja”. Las observaciones de Anderson (2001) son parcialmente similares a las de Villavicencio *et al.* (2010) y a las de este

estudio, pues indicó que las espinas son de color rojo brillante, amarillo o la combinación de ambos colores, ligeramente curvas, las centrales y las radiales son similares, y cada areola puede presentar de seis a doce espinas.

La longitud promedio de la espina central en *F. hystrix* tuvo un crecimiento sobresaliente durante el año de evaluación debido a que duplicó su tamaño ( $P \leq 0.05$ ) en este tiempo (Cuadro 3.3). Pero el tamaño promedio máximo que alcanzó, fue cercano a 6 cm y contrastó con las observaciones de Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1993), Anderson (2001) y Villavicencio *et al.* (2010) que señalaron que la longitud de esta estructura en las plantas adultas de *F. hystrix* es 9 cm.

En *F. pilosus* se observó un aumento no significativo de 4.52 cm en la espina central en la areola, durante el año de evaluación. La longitud promedio de la espina central (4 cm) en la areola de las plantas adultas de esta especie fue evaluada por Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1993), sus valores coincidieron con los de este estudio (Cuadro 3.3). Anderson (2001) indicó que no hay diferencia entre las espinas radiales y las centrales, pero señaló que las cercanas al centro de la areola pueden ser entre seis y doce, que usualmente miden 5 cm de longitud y son de color rojo.

### **Características generales de *F. hystrix* en etapa reproductiva**

Cuarenta y cuatro por ciento de la muestra original de plantas de *F. hystrix* ya estaba en etapa reproductiva y contenían frutos. Las mismas plantas florecieron 10 meses después de su transferencia al invernadero del Colegio de Postgraduados. En este lote de plantas, con riego semanal y en las condiciones de invernadero, la floración duró un mes (entre marzo y abril). Las flores eran color

amarillo, con alrededor de 16 lóbulos del estigma y estambres numerosos que cubrían el fondo de la flor (Figura 3.2). Es decir, todas las plantas que se trajeron de San Luis Potosí en etapa vegetativa al inicio del estudio permanecieron así un año después.

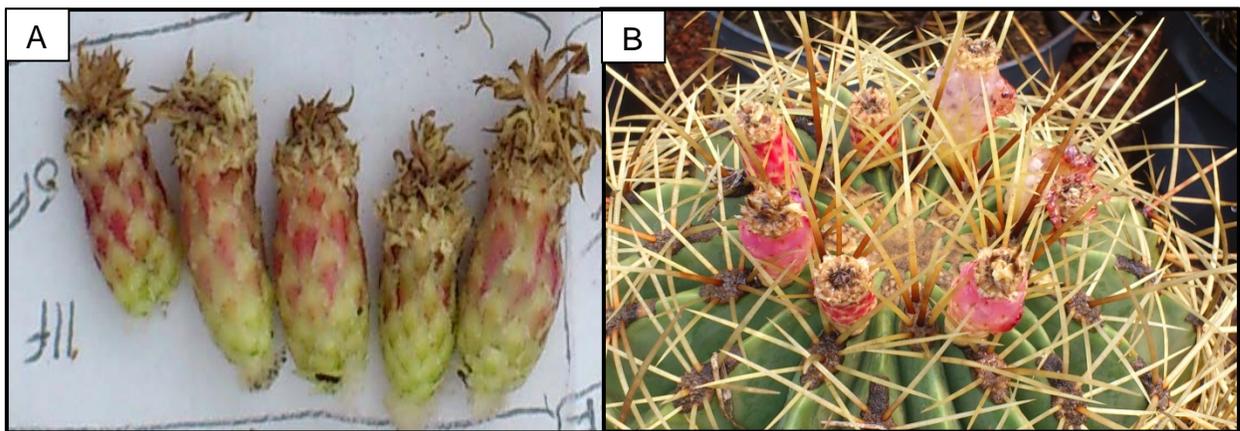
Las características de las flores de este estudio coincidieron con las descritas por Del Castillo (1994), pues indicó que el estigma puede tener de 16 a 25 lóbulos y que los estambres son numerosos y cubren completamente el fondo de la flor. Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1993) y Villavicencio *et al.* (2010) también señalaron que las flores campanuladas son amarillas, con 3.5 cm de longitud y 2.5 cm de diámetro, contienen escamas amarillas en el pericarpelo, el perianto mide 1.5 cm de longitud y 4 mm de diámetro; los estambres son numerosos y con anteras pequeñas, el estilo mide 15 mm de longitud y con 16 lóbulos del estigma. Anderson (2001) señaló que las flores de *F. histrix* tienen forma de campana con una altura de 2 a 3.5 cm y de diámetro de 2.5 a 3.5 cm.



**Figura 3.2** Flores de *Ferocactus histrix*, expuestas en marzo de 2014, en plantas de 10 años de edad, cultivadas en invernadero, con numerosos lóbulos del estigma y estambres.

En promedio se contabilizaron cinco frutos por planta. Un año después las mismas plantas fructificaron y, en promedio se produjeron cuatro frutos por planta. Los frutos parecían suculentos y presentaron escamas, su color era rojizo translucido, y estaban insertados en forma de corona en el ápice del tallo (Figura 3.3).

Esto coincidió con lo descrito por Del Castillo y Trujillo (1991), quien indicó que los frutos de *F. hystrix* son suculentos, escamosos y crecen en el meristemo apical del tallo. La descripción que hicieron Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1993) y Villavicencio *et al.* (2010) de los frutos fue su forma elipsoidal de 2 cm de diámetro, blancos y translúcidos. Anderson (2001) señaló que los frutos son carnosos, miden de 2 a 3 cm de largo y que se encuentran en la parte apical del tallo, lo que facilita la liberación de las semillas.



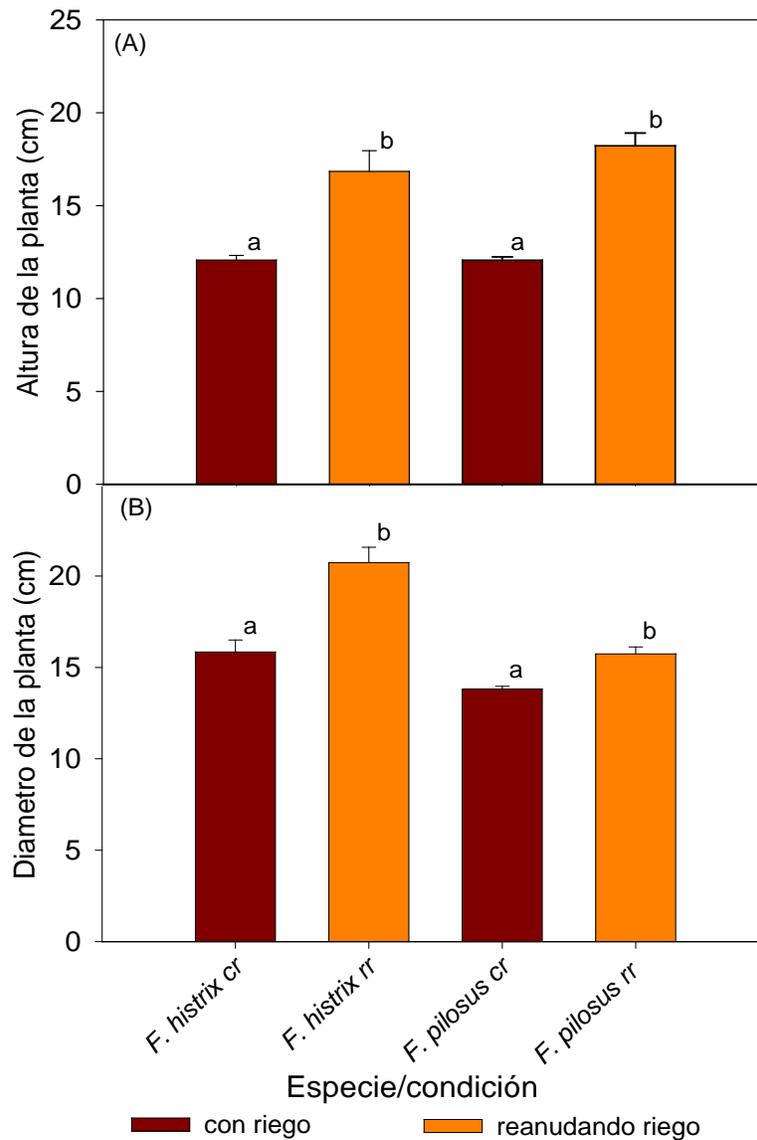
**Figura 3.3** Frutos de *Ferocactus hystrix* producidos en el mes de mayo (A) de 2013 y (B) de 2014, por plantas de 10 y 11 años de edad cultivadas en invernadero.

### **Crecimiento de las plantas después de la suspensión temporal de riego**

Las plantas de ambas especies después de la suspensión temporal del riego por 9 meses (mayo de 2013 a febrero de 2014) y su reanudación por otros 8 (febrero de 2014 a octubre de 2014) mostraron incremento significativo ( $P < 0.001$ ) en todas las características de crecimiento y morfológicas, comparándolas con las plantas al inicio del estudio (Mayo de 2013), con un par de excepciones (Cuadro 3.4).

En las plantas de *F. hirtix* se observó un incremento significativo en la altura y en el diámetro de 28.32 y 23.57% después de los 8 meses de reanudado el riego (Figura 3.4 A y B). En las plantas de *F. pilosus* también se observó un

incremento significativo en la altura y el diámetro (33.80 y 12.26 %) (Figura 3.4).



**Figura 3.4** Altura (A) y diámetro (B) de *Ferocactus histrix* y *F. pilosus* con riego (cr) y con reanudación de riego (rr) después de 9 meses sin riego, en condiciones de invernadero.

En *F. histrix* y *F. pilosus* la suspensión temporal de riego incrementó significativamente ( $P < 0.001$ ) las características morfológicas, con excepción del

número de espinas por aréola (Cuadro 3.5), en comparación con las plantas sin suspensión de riego.

**Cuadro 3.4** Características morfológicas de plantas de *Ferocactus histrix* y *F. pilosus*, de 10 años de edad, en etapa vegetativa, con suspensión intermitente del riego por 9 meses y se reanudación por 8 meses, en condiciones de invernadero.

	Costillas (Número)	Profundidad de costilla (mm)	Areolas (Número)	Espinas por aréola (Número)	Longitud espina central (mm)
<i>F. histrix</i>					
Con riego	15.80 <b>a</b>	25.94 <b>a</b>	6.00 <b>a</b>	10.00 <b>a</b>	31.08 <b>a</b>
Riego alternado	21.60 <b>b</b>	28.18 <b>b</b>	7.60 <b>b</b>	10.80 <b>a</b>	59.87 <b>b</b>
<i>F. pilosus</i>					
Con riego	13.71 <b>a</b>	25.04 <b>a</b>	5.00 <b>a</b>	9.71 <b>a</b>	43.52 <b>a</b>
Riego alternado	19.80 <b>b</b>	27.91 <b>b</b>	7.20 <b>b</b>	8.20 <b>b</b>	47.50 <b>b</b>

\*Valores seguidos por distinta letra por especie y condición de riego son significativamente diferentes ( $P = < 0.001$ ).

En las plantas de *F. histrix* la variable que tuvo el incremento menor (9 %) fue la profundidad de la costilla y en contraste, la longitud de la espina central incrementó cerca del doble (93 %). En las plantas de *F. pilosus* la longitud de la espina central fue la característica que tuvo el incremento menor (9 %) y el número de costillas y de areolas tuvo el incremento mayor (44 %) (Cuadro 3.5).

### Tejidos primarios

Los tejidos primarios principales en el tallo de las cactáceas son: el clorénquima, el parénquima, la médula y el cilindro vascular (Nobel, 1998), llevan a cabo al menos dos funciones importantes con la adaptación al ambiente xerófilo: la fotosíntesis y el almacenamiento de agua.

En las plantas de *F. hirtus* y *F. pilosus*, con 10 años de edad (julio de 2013), el espesor del clorénquima (2.78 y 3.18 mm respectivamente; Figura 3.5 y 3.6) fue menor al espesor de 5 mm reportado por Nobel (1998), el investigador señaló que ese tejido se caracteriza por su coloración verde; en el presente estudio el color del tejido fue similar al que observó Nobel (1998), debido a la presencia de cloroplastos. En contraste, los resultados del presente estudio sí coinciden con lo registrado por Gibson y Nobel (1986), pues señalaron que del espesor del córtex (clorénquima y parénquima) los primeros 2 o 3 mm corresponden al clorénquima y coincide en que se caracteriza por su tonalidad verde por la presencia de los cloroplastos.

Debajo del clorénquima se encuentra el siguiente tejido primario, el parénquima, que en los tallos de ambas especies fue uno de los tejidos con mayor espesor y con coloración escasa (Figura 3.5 y 3.6). Nobel (1998) señaló que la importancia de este tejido, además de su abundancia en las cactáceas, es su capacidad de almacenamiento de agua, que les permite tolerar la sequía y confirma que es blanquecino ya que carece de cloroplastos. Gibson y Nobel (1986) señalaron que el córtex está formado por células parenquimatosas que pueden realizar división celular y almacenar agua para la planta completa, y su coloración puede ser blanca, rosa o amarilla y carece de pigmentos fotosintéticos (clorofila y carotenoides).

La humedad promedio del sustrato en el que se mantuvieron las plantas con riego, unos días después del riego y al momento de las evaluaciones fue 8.6 % y su  $\Psi_A$  -6.8 MPa. Después de un año sin riego la humedad promedio del sustrato

en el que se mantuvieron las plantas y al momento de las evaluaciones fue 5.3 % y su  $\Psi_A$  -89.6 MPa. Después de un año sin riego el espesor del clorénquima fue similar al de las plantas mantenidas con riego en cada especie, y se confirmó que ambos fueron menores al reportado por Nobel (1998). En el parénquima de ambas especies tampoco se observó alguna diferencia en el espesor y permaneció como el tejido más abundante (Figura 3.6 y 3.7).

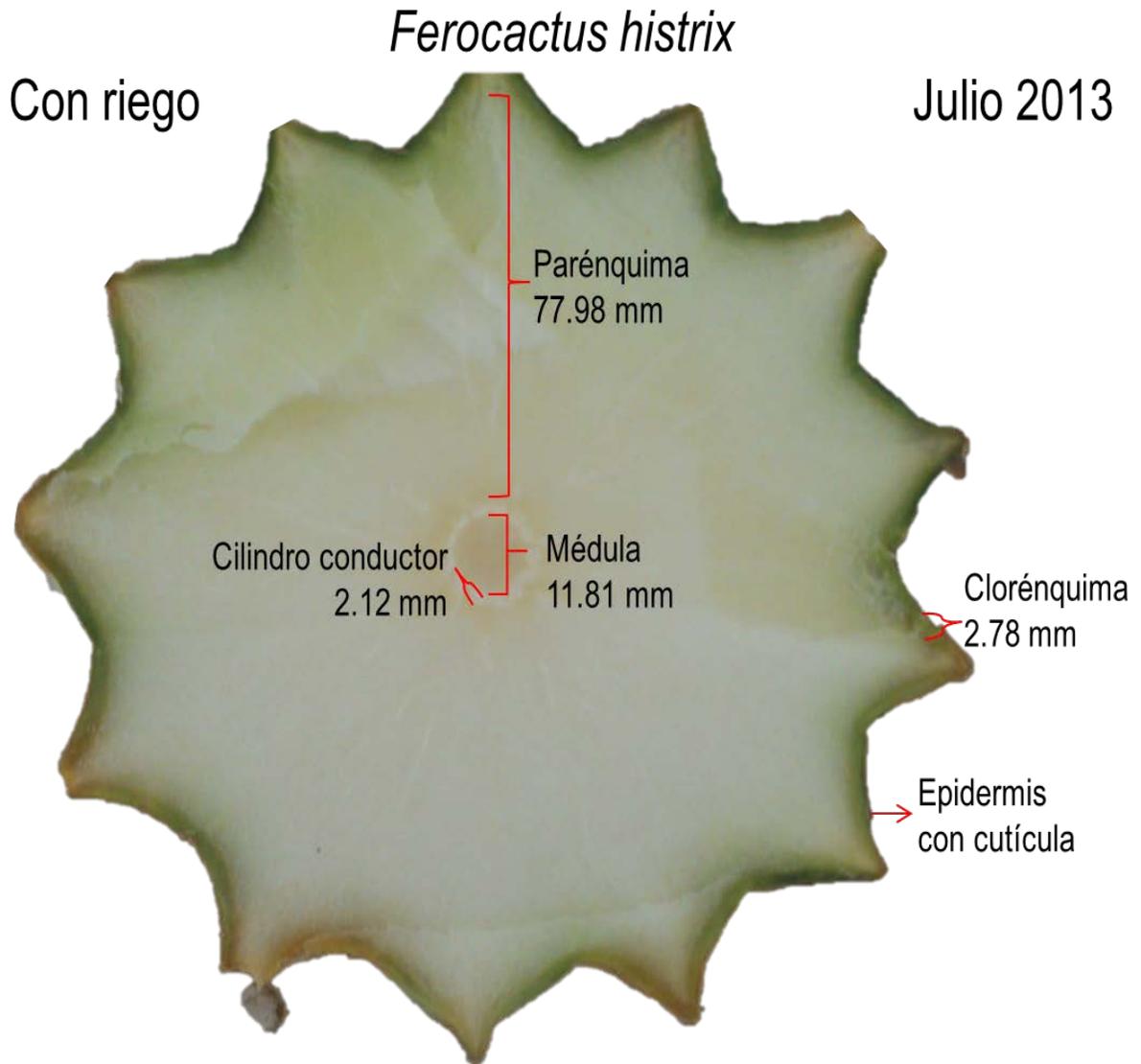
El  $\Psi_A$  del clorénquima de las plantas con riego de cada especie no fue significativamente diferente ( $P > 0.05$ ) al del parénquima; en *F. hystrix* el  $\Psi_A$  de los tejidos fue -1.51 y -1.55 MPa y en *F. pilosus* los valores fueron -1.93 MPa en ambos tejidos. Un año sin riego promovió la caída significativa del  $\Psi_A$  de los tejidos de ambas especies. En *F. hystrix* el  $\Psi_A$  del clorénquima y del parénquima disminuyó a -3.23 y -4.61 MPa ( $P < 0.001$  y  $P = 0.03$ ). En *F. pilosus* el  $\Psi_A$  del clorénquima y del parénquima disminuyó en promedio hasta -9.29 y -4.38 MPa ( $P = 0.002$  y  $P < 0.001$ ) respecto a los tejidos de las plantas mantenidas con riego. Los resultados indican que las especies de *Ferocactus* ajustan sus características fisiológicas y procesos bioquímicos cuando enfrentan condiciones de déficit de humedad edáfica extrema y prolongada, que les permite mantener sus tejidos vivos.

Los resultados obtenidos en este estudio contrastan con lo reportado por Nobel (1998) el cual menciona que cuando los tallos de las cactáceas se hidratan bajo condiciones de suelo húmedo por lo general tienen un  $\Psi_A$  de -0.3 a -0.5 MPa y que cuando las plantas se someten de cuatro o seis meses de sequía el  $\Psi_A$  no

baja más allá de -1.0 MPa. Nobel (1998) también reporta que para que ocurra la toma de agua por parte de las raíces el  $\Psi_A$  del sustrato tiene que ser mayor el  $\Psi_A$  del tejido.

Después de un año sin riego los tejidos del tallo de ambas especies parecían menos turgentes que con riego (Figura 3.7 y 3.8). Efectivamente, al respecto Andrade *et al.* (2007) y Foyer (1987) indicaron que las células en las plantas tipo MAC se caracterizan por tener una vacuola de gran tamaño que generalmente ocupa el 90 % del interior de la célula, Gibson y Nobel (1986) y Nobel (1998) señalaron que cuando la planta comienza una etapa de sequía o sin riego la célula pierde agua y se torna menos turgente. Esto se complementa con lo señalado por Palta (1990), quien asegura que cuando los tejidos alcanzan cierta deshidratación el espacio extracelular incorpora aire, pues el agua se remueve primero de las paredes celulares.

Nobel (1998) describió que el parénquima es el primer tejido que pierde más agua durante la sequía, ya que ahí es donde se almacena la mayor cantidad de agua, su función además de almacenar agua, es proteger al clorénquima de la falta de agua durante la sequía, con lo que puede llevar a cabo su función principal que es la fotosíntesis. Similar a lo descrito por Gibson y Nobel (1986) y Nobel (1998) ambas especies parecían menos turgentes y que el agua fue sustituida por aire, ya que el tejido tenía una consistencia esponjosa en el parénquima. Pero el clorénquima parecía más turgente que el parénquima.

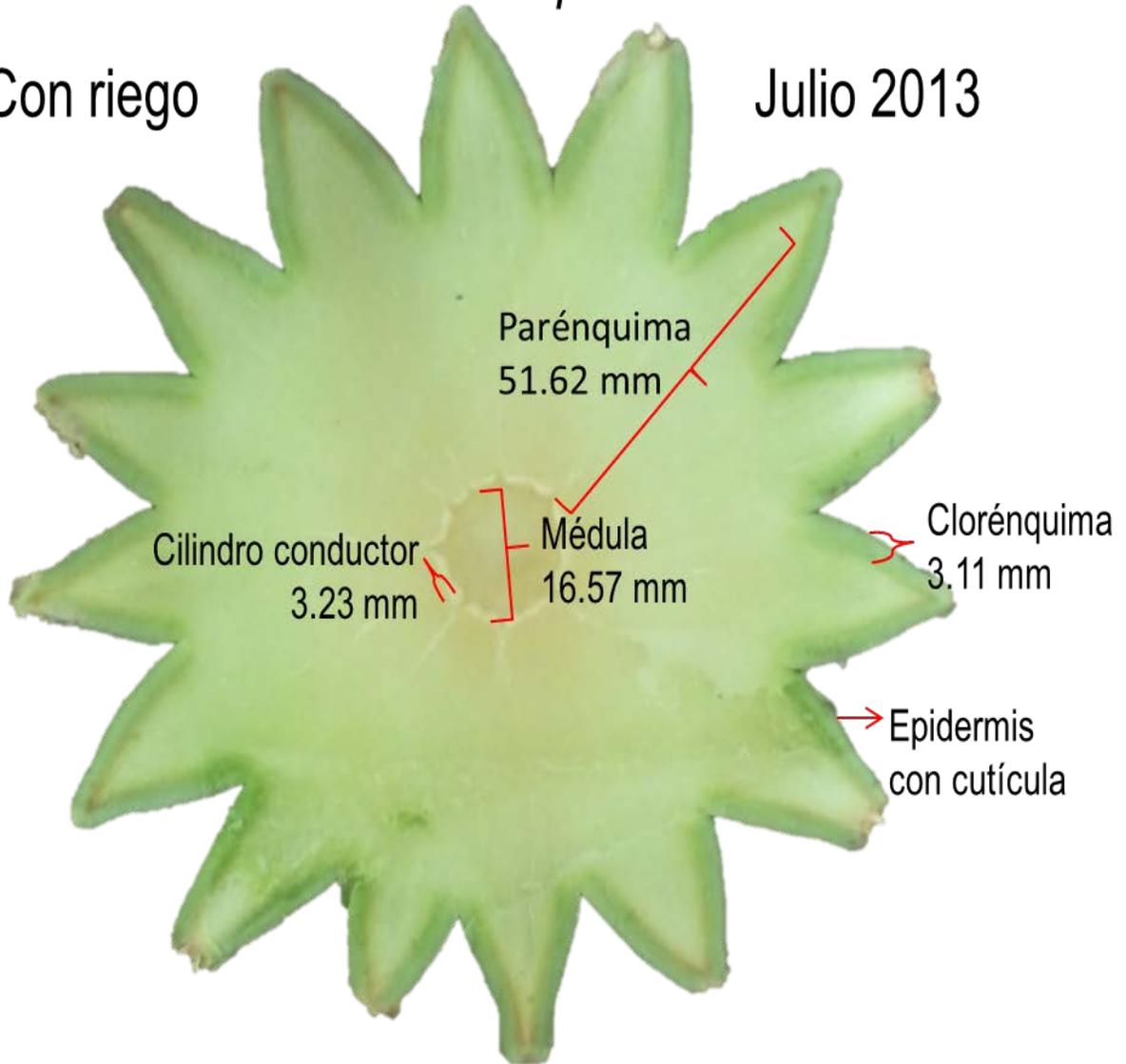


**Figura 3.5** Corte transversal del tallo de una planta en etapa vegetativa, de 10 años de edad, de *Ferocactus histrix* cultivada en condiciones de invernadero, con riego semanal.

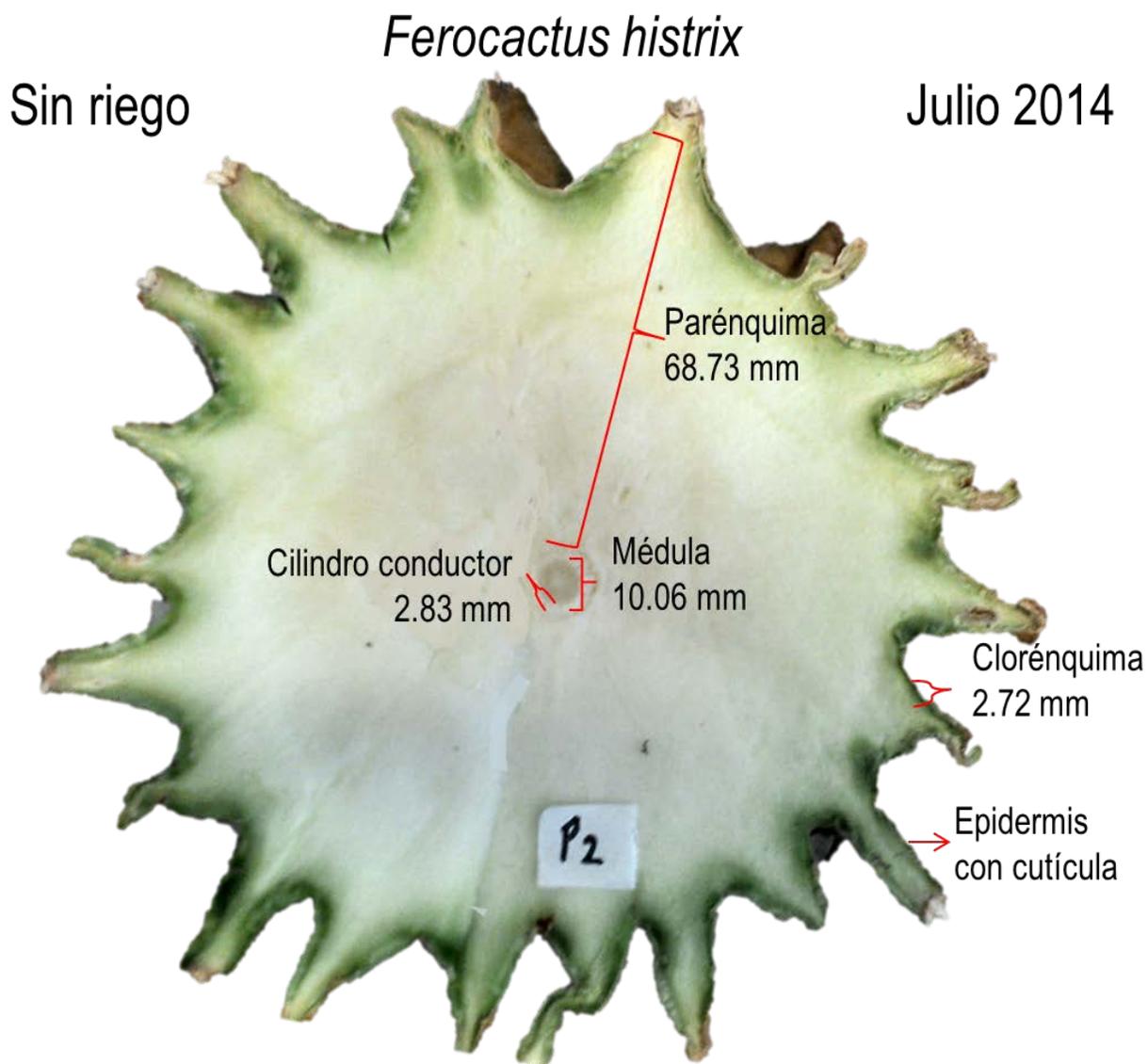
*Ferocactus pilosus*

Con riego

Julio 2013



**Figura 3.6** Corte transversal del tallo de una planta de 10 años de edad, en etapa vegetativa, de *Ferocactus pilosus* cultivada en condiciones de invernadero, con riego semanal.

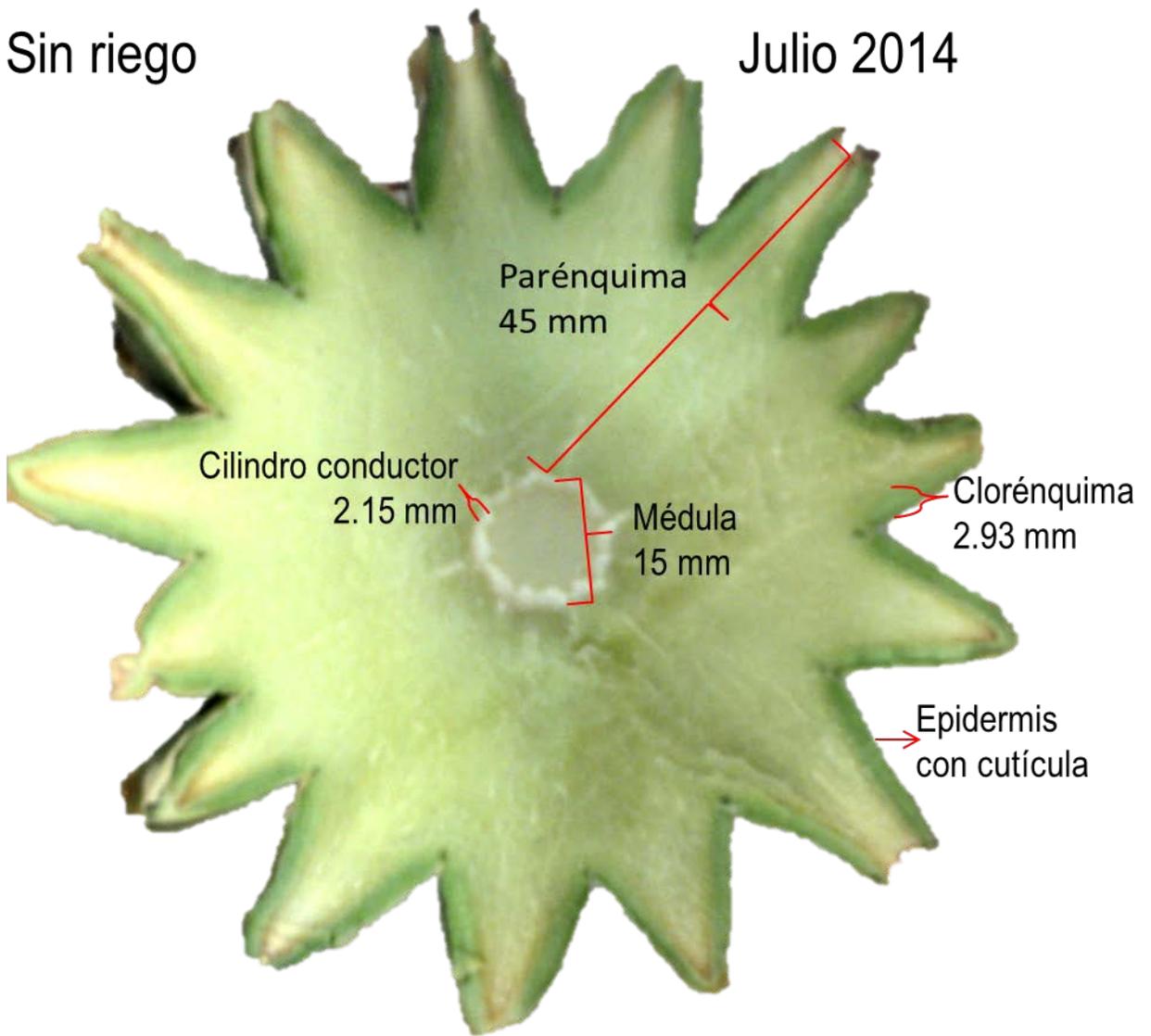


**Figura 3.7** Corte transversal del tallo de una planta en etapa vegetativa, de 11 años de edad, de *Ferocactus histrix* cultivada en condiciones de invernadero, sin riego durante un año.

*Ferocactus pilosus*

Sin riego

Julio 2014



**Figura 3.8** Corte transversal del tallo de una planta en etapa vegetativa, de 11 años de edad, de *Ferocactus pilosus* cultivada en condiciones de invernadero, sin riego durante un año.

El  $\Psi_A$  representa parte de la capacidad potencial de la planta para hidratarse y es usado como indicador de tolerancia a la sequía; su valor puede ser regulado por factores diversos que caracterizan a la planta y que le permiten minimizar las diferencias del potencial hídrico de sus tejidos y su entorno (Liu *et al.*, 2003).

El  $\Psi_A$  del clorénquima de las plantas con riego de cada especie no fue significativamente diferente ( $P > 0.05$ ) al del parénquima. En *F. histrix* el  $\Psi_A$  de los tejidos fue -0.455 y -0.444 MPa y en *F. pilosus* los valores fueron -0.489 y -0.482 MPa en el clorénquima y parénquima.

Como en el caso del  $\Psi_A$ , un año sin riego promovió la caída significativa del  $\Psi_A$  de los tejidos de ambas especies. En *F. histrix* el  $\Psi_A$  del clorénquima y del parénquima disminuyó a -0.974 y -0.978 MPa ( $P < 0.001$ ). En *F. pilosus* el  $\Psi_A$  de esos tejidos disminuyó hasta -0.977 y -1.000 MPa ( $P < 0.001$  y  $P = 0.003$ ) respecto a los tejidos de las plantas mantenidas con riego.

Los resultados indican que como en el caso del  $\Psi_A$ , ambas especies de *Ferocactus* ajustaron el  $\Psi_A$  de sus tejidos en reacción al déficit prolongado de humedad edáfica. Lo anterior se debe a que en los tejidos hidratados las células en fase de crecimiento se caracterizan por las concentraciones bajas de solutos en la vacuola e hidratación alta del protoplasma, lo que resulta en valores altos de  $\Psi_A$  de los tejidos frescos, debido a que la vacuola ocupa alrededor del 90 % del volumen celular. En contraste, las células de los tejidos parcialmente deshidratados se caracterizan por la concentración alta de solutos en la vacuola e

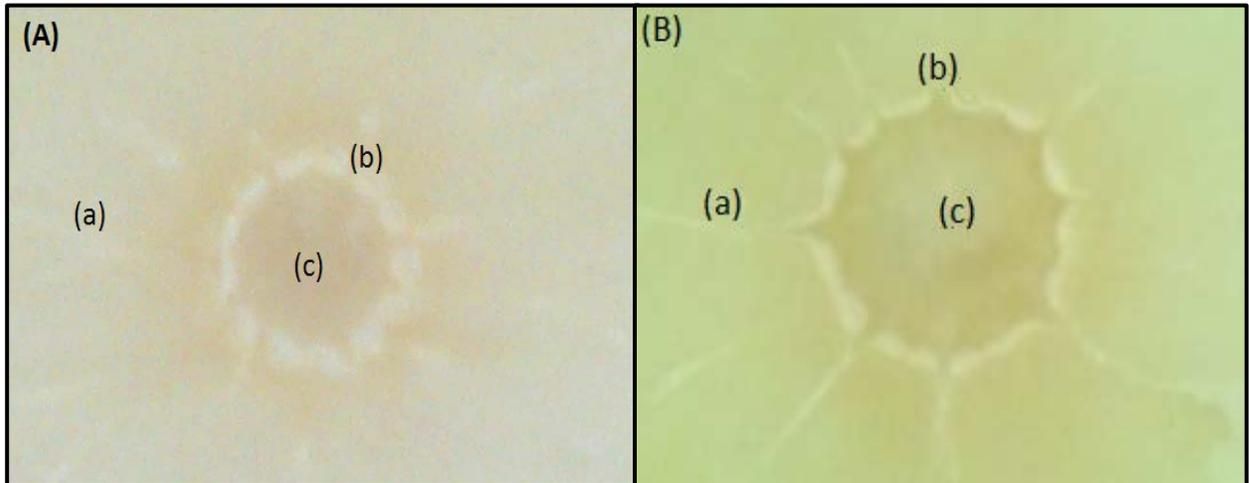
hidratación baja del protoplasma, lo que resulta en valores bajos de  $\Psi_A$  de los tejidos (Palta, 1990).

Las plantas reaccionan diferente a la restricción de humedad y dependen de sus adaptaciones para sobrevivir en esas condiciones. Entre éstas están las relacionadas con los ajustes del  $\Psi_A$  (Liu *et al.*, 2003), la eficiencia del uso de agua, los cambios del  $\Psi_A$  que permite conocer el mecanismo de desplazamiento del agua en los tejidos, los ajustes de la composición y organización de las membranas celulares (García *et al.*, 2008; Shewfelt, 1992) y la presencia de cutícula, su espesor y composición, que junto con las paredes celulares afecta la textura y firmeza de los tejidos (Hamann, 2012).

En ambas especies se observaron estructuras filiformes de color blanco, que se proyectaban de la médula hacia el clorénquima. Al respecto, Gibson y Nobel (1986) señalaron que estas estructuras son los haces vasculares (floema secundario), que son de color blanco y filiformes, éstos pasan a través del parénquima y son producidos por el cambium vascular, el cual es una franja pequeña de células que miden 0.02 mm, hacia el centro producen el cilindro de xilema secundario, el cual rodea a la médula y al parénquima, en él es posible observar secciones pequeñas de células de parénquima, las cuales reciben el nombre de rayos primarios, y que proporcionan conexiones suculentas entre el córtex y la médula.

Los espacios observados en ambas especies entre la médula y el córtex, que atraviesan el cilindro del xilema coincidieron con los reportados por Gibson y

Nobel (1986). El cilindro en *F. pilosus* tuvo 1 mm más de longitud que *F. histrix* (Figura 3.9).



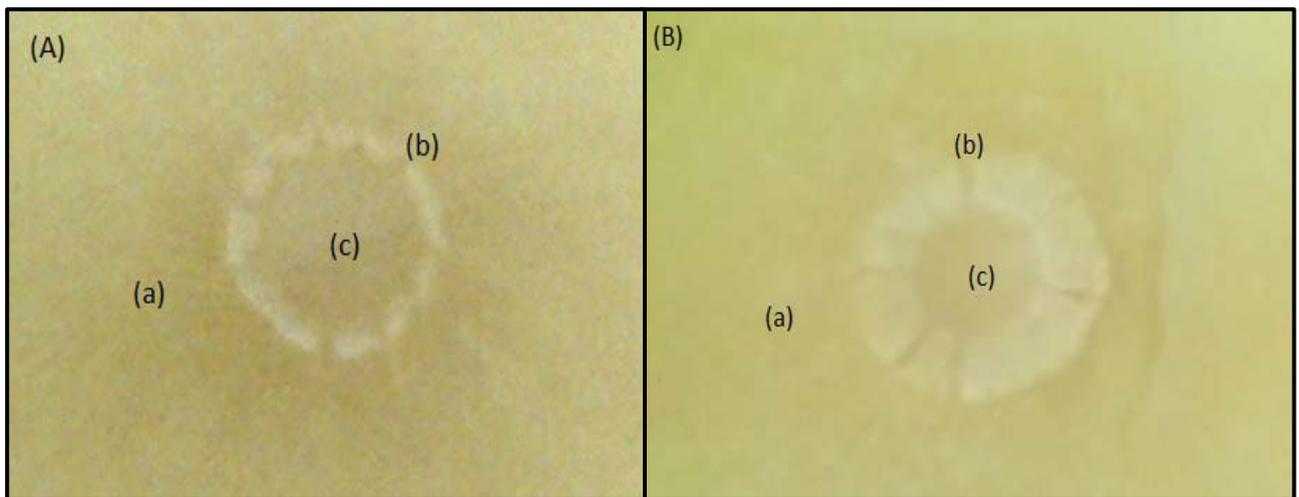
**Figura 3.9** Corte transversal del tallo de plantas de *Ferocactus histrix* (A) y *F. pilosus* (B) con riego semanal de 10 años de edad, en etapa vegetativa y cultivadas en invernadero. (a) Haces vasculares (floema secundario), (b) rayos primarios y (c) médula.

La ausencia de riego durante un año en las plantas de ambas especies disminuyó la visibilidad de los haces vasculares (Figura 3.10) en comparación con los tallos con riego (Figura 3.9). Esto puede deberse a que la falta del flujo de agua afectó la turgencia de las paredes de los haces vasculares, ya que al no haber suficiente flujo de agua y de nutrientes haces vasculares pueden colapsar o disminuir su tamaño (Hsiao, 1973).

Gibson y Nobel (1986) señalaron que el agua comienza a perderse más rápidamente en los tejidos de almacenamiento de la corteza y la médula, ya que estos tejidos se encuentran conectados por los haces vasculares y la cantidad de

solutos en estas células generalmente disminuye, lo que también reduce su presión osmótica y el flujo de agua.

Al respecto Slatyer (1967) indicó que el xilema es el tejido encargado de distribuir el agua y los nutrientes a través de sus elementos vasculares y que por lo general cuando hay una deshidratación severa en los tejidos estos elementos son los más débiles.



**Figura 3.10** Corte transversal del tallo de plantas de *Ferocactus histrix* (A) y *F. pilosus* (B) sin riego un año. (a) parénquima con ausencia de los haces vasculares (floema secundario), (b) rayos primarios y (c) médula.

El análisis detallado de los cambios en los haces vasculares de los tallos de *F. histrix* y *F. pilosus* debidos a la disminución de la disponibilidad de humedad en el suelo, debe realizarse un estudio completo (microscópico) de la anatomía de los tejidos, realizar observaciones detalladas de los cambios y documentar las modificaciones por la ausencia del flujo del agua y de nutrientes durante periodos

similares al de este estudio, en los que notablemente las plantas de ambas especies toleraron un año sin aporte de humedad.

### **Conclusiones**

La morfología de las plantas de *F. histrix* y *F. pilosus* en condiciones de invernadero y con riego semanal coincide con la descrita en la literatura. Las diferencias en características relacionadas con el tamaño del tallo probablemente se deben a que la edad de las plantas estudiadas y el ambiente de crecimiento fueron diferentes a los de las plantas documentadas en la literatura. La multiplicación y crecimiento *ex situ* de plantas de ambas especies es posible y podrían ser utilizadas para reforestación de poblaciones naturales, pues plantas de 10 años de edad toleran exitosamente un año sin aporte de humedad. Y al momento de reanudar el riego el crecimiento de ambas especies se incrementa significativamente.

### **Literatura citada**

- Anderson, E. F. 2001. The cactus family. Timber Press, Inc. Portland, Oregon, U.S.A. 766 p.
- Andrade, J. L.; Barrera, E.; García, C. R.; Ricalde, M. F.; Vargas, G. y Cervera, J. C. 2007. El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. Boletín de la Sociedad Botánica de México 81: 37-50.
- Arévalo, G. M. 2000. Análisis entre la relación patrón-injerto entre cactáceas. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México. 180 p.

- Becerra, R. 2000. Las cactáceas, plantas amenazadas por su belleza. CONABIO. Biodiversitas 32: 1-5.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada H. 1993. Las cactáceas de México. Volumen 2. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 571 p.
- Cordero, H. F. 1997. Injertos de pitahaya (*Hylocereus undatus*) sobre otras cactáceas. Tesis de Licenciatura. Departamento de Fitotecnia, Universidad autónoma Chapingo, Texcoco, Estado de México, México. 111 p.
- Cordero, H. F. 1999. Injertos de pitahaya (*Hylocereus undatus*) sobre otras cactáceas y su relación con el contenido de azúcares. Tesis de Maestría. Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, Estado de México, México. 278 p.
- Cota-Sánchez, J. H. 2002. Taxonomy, distribution, rarity status, and uses of Canadian cacti. *Haseltonia* 9: 17-25.
- Cruz, R. A.; Pérez, S. P.; Bárcenas-Abogado y Castillo, M. 2005. Fertilización nitrogenada de la pitahaya (*Hylocereus* spp.) en la Palma, Estado de Hidalgo. Universidad Autónoma Metropolitana Xochimilco, México .pp. 215-224
- Del Castillo, R. F. 1983. *Ferocactus histrix*: distribución geográfica y habitad. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 28:8-12.
- Del Castillo, R. 1994. Polinización y otros aspectos de la biología floral de *F. histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. Tomo 39. Nº 2. Abril-junio 1994.
- Del Castillo, R. F. y Trujillo, S. 1991. Ethnobotany of *Ferocactus histrix* and *Echinocactus platyacanthus* (Cactaceae) in the semiarid central Mexico: Past, Present and Future. *Economic Botany* 45 (4): 495-502.

- Foyer, C. 1987. Fotosíntesis. Editorial Continental, S.A de C.V, México. 177-181 pp.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 5ª edición. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 90 p.
- García R, M.T.; Peña-Valdivia, C.B.; Trejo-López, C.; S. Valle G.; Corrales-García, J. y García-Nava, J.R. 2008. Tissue osmotic potential and membranes permeability of nopalitos (*Opuntia* spp.) affected by changes in soil water potential. Journal of Professional Association for Cactus Development 10: 133-147.
- Gibson, C. A y P. Novel S. 1986. The Cactus Premier. Harvard University Press. London England. USA. 286 p.
- Glaforo, J. A. y Velazco, C. G. 2008. Importancia de las cactáceas como recurso natural en el noreste de México. Ciencia UANL. Vol XI. No. 001. Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey, México, pp. 5-11.
- Godínez-Álvarez, H.; Valverde, T y Ortega-Baes, P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. The Botanical Review 69: 173- 203.
- Hamann, T. 2012. Plant cell wall integrity maintenance as an essential component of biotic stress response mechanisms. Front Plant Science 3:77.
- Hsiao, T. C. 1973. Plant responses to water stress. Annals Revision Plant Physiology. 24: 519-570
- Kaplan, D. R. 2001. The science of plant morphology: definition, history and role in modern biology. American Journal of Botany 88 (10): 1711-1741.

- Liu, M.Z.; Jiang, G.M.; Li, Y.G.; Niu, S.L.; Gao, L.M.; Ding, L. y Peng, Y. 2003. Leaf osmotic potentials of 104 plant species in relation to habitats and plant functional types in Hunshandak Sandland, Inner Mongolia, China. *Trees* 17: 554-560.
- Mauseth D. J. 2004. The structure of photosynthetic succulent stems in plant other than cacti. *Journal Plant Science* 165(1): 1-9.
- Nobel, P. S. 1998. Los incomparables agaves y cactus. México: Trillas. pp. 116-123.
- Nobel, P. S; De la Barrera. 2004. CO<sub>2</sub> uptake by the hemiepiphytic cactus, *Hylocereus undatus*. *Annals of Applied Biology* 144(1):1-8.
- NOM-059-ECOL-2011. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de Riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 30 Diciembre 2010, México.
- Ortiz, H. D. 2000. Hacia el conocimiento y conservación de la pitahaya (*Hylocereus undatus*). IPN, CONACYT, SIBEL y FMCN, México. 210 p.
- Palta, J. P. 1990. Stress interaction at the cellular and membranes levels. *HortScience* 25: 1377-1381.
- Pérez-García, B. y Mendoza, A. 2002. Morfología vegetal neotropical. *Revista de Biología Tropical* 50(3/4): 893-902.
- Rzedowski, G. C. de, J. Rzedowski y colaboradores, 2005. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán. pp.1341.

- Shewfelt, R.L. 1992. Response of plant membrane to chilling and freezing. In: Plant membrane. Leshem, Y.Y.; R.L. Shewfelt.; C.M. Wilcomer.; O. Pantoja. Kluwer (ed.), London. 192-219 p.
- Terrazas, S. T. y Mauseth, D. J. 2002. Cacti: Biology and Uses. University of California Press. pp. 34-37.
- Vázquez-Sánchez, M.; Terrazas, T. y Arias. S. 2012. El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cactaceae (Cactaceae, Cactoideae). Botanical Sciences 90 (2): 97- 108.
- Villavicencio, G. E.; Arredondo, G. A.; Carranza, P. M.; Mares, A. O.; Comparan, S. S y González, C. A. 2010. Cactáceas ornamentales del desierto Chihuahuense que se distribuyen en Coahuila, San Luis Potosí y Nuevo León, México. INIFAP. Primera edición. Saltillo, Coahuila, México. pp. 155-170.

## CAPÍTULO 4. EFECTOS DEL POTENCIAL DE AGUA DEL SUELO EN LOS CAMBIOS DE LA ACIDEZ DIURNA Y NOCTURNA DE PLANTAS DE *Ferocactus histrix* Y *F. pilosus*.

### Resumen

La acidez de las plantas MAC se expresa en el contenido de ácido málico, se acumula en la vacuola durante la fase nocturna y se consume durante la fase diurna. El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto del potencial de agua ( $\Psi_A$ ) del suelo en los cambios de la acidez diurna y nocturna de *Ferocactus pilosus* y *F. histrix*. La hipótesis fue que la caída del  $\Psi_A$ , por la suspensión de riego por 12 meses, en ambas especies modifica los patrones de acidez diurnos y nocturnos típicos MAC, hasta alcanzar la condición *CAM-idling*. Un grupo de plantas, de cada especie se mantuvo con riego semanal y a otro se le suspendió el riego durante un año. Un diseño completamente al azar se aplicó en el estudio. La unidad experimental fue una planta, y se evaluaron cuatro unidades experimentales en cada muestreo cada 4 h durante 24 h a los 3, 6 y 12 meses del inicio del estudio. El potencial de agua ( $\Psi_A$ ) se midió en parénquima, clorénquima y suelo. En un ciclo de 24 h, se cuantificó la acidez de los tejidos con NaOH. El  $\Psi_A$  del suelo en las unidades experimentales con riego y sin él por 12 meses fue -6.8 y -89.6 MPa. Después de 12 meses sin riego el clorénquima de *F. histrix* presentó disminución del contenido de ácido málico; en la etapa nocturna fue mayor (45.45 %) que en la diurna (33.33 %); y en el parénquima disminuyó 28 y 35 % en cada periodo del día. *Ferocactus pilosus* disminuyó en el parénquima hasta 81 % la acumulación de ácido málico, en ambas fases, con la suspensión de riego por 12

meses, y en el clorénquima la disminución en la fase diurna fue 68.18 y 90.47 % en la fase nocturna. La suspensión de riego por 3, 6 y 12 meses afectó diferente la acumulación de ácido málico en las especies, sin un patrón definido.

**Palabras clave:** cactáceas, MAC, ácido málico, riego, *CAM-idling*.

## Abstract

The acidity of the MAC plants is expressed in the content of malic acid; it accumulates in the vacuole during the nocturnal phase and is used during the daytime. The objective of this study was to evaluate the effect of the soil water potential ( $\Psi_w$ ) in diurnal and nocturnal acidity changes in *Ferocactus pilosus* and *F. histrix*. The hypothesis was that the fall of the  $\Psi_w$ , by suspension of irrigation for 12 months, modifies typical day and night acidity CAM patterns in both species, until reaching the CAM-idling condition. A group of plants of each species was watering weekly and another group was watering withholding for a year. A completely random design was applied in the study. A plant was the experimental unit and four experimental units were used in each sampling (4 h for 24 h, at 3, 6 and 12 months). The water potential ( $\Psi_w$ ) was measured in parenchyma, chlorenchyma and soil. The acidity of the tissues was quantified with NaOH. The soil  $\Psi_w$  with and without irrigation for 12 months was -6.8 and -89.6 MPa respectively. After 12 months without watering the malic acid content of the chlorenchyma of *F. histrix* decrease; also, it was higher (45.45 %) on the night and 33.33 % in the daytime. In contrast, the malic acid content decreased in the parenchyma 28 and 35 % for each day period respectively. *Ferocactus pilosus* decreased its accumulation of malic acid in the parenchyma up to 81 %, in both phases, with the suspension of irrigation for 12 months, and in the chlorenchyma the decrease of accumulation of malic acid during the daytime was 68.18 and 90.47 % during the night. The suspension of irrigation for 3, 6 and 12 months

affected differently the malic acid accumulation in both species, without a defined pattern.

**Keywords:** Cactaceae, CAM, malic acid, irrigation, *CAM-idling*.

## Introducción

La familia de las cactáceas se caracteriza por tener tallos gruesos y carnosos con areolas en las que crecen espinas, sus flores son de colores brillantes y sus frutos son jugosos (Glafiro y Velazco, 2008). Se encuentran principalmente en las zonas áridas y semiáridas, pero también crecen en las zonas subtropicales y en las tropicales húmedas donde algunas viven como epífitas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993; Wallace y Gibson, 2002).

*Ferocactus histrix* es una cactácea con tallo globoso a ampliamente subovoide, alcanza alrededor de 50 cm de altura y de diámetro, pero puede tener cerca de 1 m de altura cuando es adulta (Del Castillo y Trujillo, 1991; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993; Anderson, 2001). La distribución de esta especie es amplia en los cerros de la altiplanicie central mexicana (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993; Anderson, 2001).

Las plantas de *F. pilosus* son cactáceas simples o cespitosas, con tallos columnares que pueden alcanzar hasta 3 m de altura y 50 cm de diámetro, con 13 a 20 costillas algo agudas y no tuberculadas en las plantas adultas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993; Anderson, 2001), naturalmente se distribuyen en los estados del norte del altiplano mexicano (Hernández, 2006).

*Ferocactus histrix* y *F. pilosus* son especies que se encuentran en la norma NOM-059-SEMARNAT 2010, en la categoría de riesgo “sujetas a protección especial” (Pr); esto indica que ambas especies podrían llegar a encontrarse amenazadas por factores, como la pérdida y fragmentación de su hábitad,

explotación excesiva, contaminación, especies introducidas, y cambio climático (FAO, 1997), los cuales inciden negativamente en su viabilidad (posibilidad de vivir); por lo que, surge la necesidad de propiciar la recuperación y conservación de poblaciones de especies asociadas (NOM-059-SEMARNAT, 2010).

Las cactáceas se distinguen de la mayoría de las plantas porque su fotosíntesis sigue una ruta metabólica distintiva, conocida como “Metabolismo Ácido Crasuláceo” o MAC. Este metabolismo es una adaptación a los ambientes áridos y semiáridos, por lo que pueden permanecer vivas durante periodos prolongados de meses e inclusive años sin lluvia (Feakins y Sessions, 2010); es el caso de las plantas de algunas *Mammillaria spp*, que puede sobrevivir hasta 10 años en sequía (Nobel, 1998).

El MAC está relacionado también con varias adaptaciones anatómicas y morfológicas que permiten minimizar la pérdida de agua. Las plantas MAC están protegidas con una cutícula engrosada, como en *Stenosereus* puede ser desde  $< 3 \mu\text{m}$  hasta  $10 \mu\text{m}$  (Terrazas *et al.*, 2005), las superficies emergentes presentan estomas con densidades bajas (Cushman, 2001; Pimienta-Barrios *et al.*, 2005), como en las especies del género *Opuntia* tienen entre 9 y 38 por  $\text{mm}^2$  (Pimienta-Barrios *et al.*, 1993), en comparación con la densidad en hojas de especies con metabolismo C3 y C4 que habitan zonas áridas, y pueden tener entre 100 y 300 estomas por  $\text{mm}^2$ , la cual se considera alta (Nobel, 1994). Además, las plantas MAC economizan agua (1/4 de agua de su peso por día) por disminución de la evaporación, ya que abren sus estomas por la noche, cuando la temperatura ambiental es menor (Yáñez *et al.*, 2009).

Durante la noche, la temperatura de los tejidos en las plantas MAC es menor, alrededor de los 15 °C, y por tanto, los gradientes de la concentración del vapor de agua del tallo expuestos al aire son considerablemente menores (hasta del 50 %) que en el día (Casierra-Posada *et al.*, 2006; Casierra-Posada y González, 2009; Kornas *et al.*, 2010).

Las células relacionadas con el metabolismo MAC se caracterizan por su succulencia y por la presencia de una vacuola grande central, que puede ocupar cerca de 90 % del volumen celular y que almacena ácidos orgánicos, fosfatos y agua (Andrade *et al.*, 2007; Foyer, 1987). Tienen gran cantidad de tejido no fotosintético (parénquima), formado con células que mantiene reservas de agua, por lo que contribuyen a la supervivencia en los periodos de sequía de meses o incluso años (Cushman y Bohnert, 1997).

En el ciclo MAC han sido identificadas cuatro fases a lo largo del día (Andrade *et al.*, 2007; Azcón-Bieto y Talón, 2008; Lüttge, 2004):

La fase I tiene lugar durante la noche, cuando la resistencia estomática es baja y la concentración de ácidos orgánicos, como el ácido málico, aumenta simultáneamente con la tasa de fijación del CO<sub>2</sub> (Bronson *et al.*, 2011). Al final de la noche, la concentración de malato alcanza un estado estacionario debido al agotamiento del complejo fosfoenolpiruvato-fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEP-PEPcase) y la fijación de CO<sub>2</sub> desciende rápidamente.

La fase II tiene lugar en las primeras horas del amanecer, en ésta la resistencia estomática sigue siendo baja, ya que en la mañana la demanda evaporativa de

agua continúa siendo mínima. En esta fase la tasa de fijación de C incrementa y la concentración de malato disminuye (Cushman, 2001).

La fase III tiene lugar durante las horas centrales del día, en las que la iluminación es intensa y la resistencia estomática aumenta hasta llegar al cierre estomático completo, por lo que la incorporación de CO<sub>2</sub> se reduce hasta anularse prácticamente. En su lugar, se produce la descarboxilación del ácido málico, acumulado durante la noche, y se expresa la actividad de la ribulosabifosfatocarboxilasa-oxigenasa (rubisco) sobre el C liberado y la ribulosa de los cloroplastos.

La fase IV tiene lugar al atardecer, cuando el almacén de malato celular va disminuyendo hasta alcanzar el mínimo. (Andrade *et al.*, 2007; Azcón-Bieto y Talón, 2008; Lara *et al.*, 2010).

El metabolismo fotosintético MAC puede ser modificado por factores genéticos y ambientales (la temperatura, la humedad relativa, la intensidad luminosa, el estado nutricional de las plantas y la disponibilidad de humedad) (Dodd *et al.*, 2002; Lin, 2009). El cambio de acidez titulable en los tejidos fotosintéticos de las plantas MAC, durante el periodo de oscuridad, corresponde en gran parte a los cambios del contenido del ácido málico y puede ser medido con titulación (o valoración) con solución de hidróxido (Silva y Acevedo, 1995).

Cuando el CO<sub>2</sub> se incorpora al fosfoenolpiruvato se forma un ácido orgánico, con cuatro átomos de carbono, que se almacenan en las vacuolas del clorénquima, lo cual conduce a los cambios de acidez del tejido. Tanto la absorción de CO<sub>2</sub> como la acumulación de ácidos en la noche se ven

influenciadas por la luz y por el contenido de agua de la planta (Nobel y Hartsock, 1983).

La determinación de los cambios diarios de acidez tisular ha sido una medición confiable de la actividad MAC y es previa a las técnicas de medición de fijación de CO<sub>2</sub> (Andrade *et al.*, 2007). El incremento en la acidez tisular es proporcional a la concentración de ácido málico en las vacuolas, y por cada molécula de CO<sub>2</sub> fijada por una planta MAC se produce una molécula de ácido málico y dos iones de hidrogeno (Nobel, 1988). La acidificación se expresa como el incremento nocturno de ácido málico en unidades de equivalentes de acidez o concentración de iones hidrogeno (H<sup>+</sup>) por unidad de biomasa fresca, de área o de volumen de agua de los tejidos (García-Nava *et al.*, 2014; Medina *et al.*, 1989).

Actualmente hay poca información sobre plantas sometidas a estrés hídrico y como se afecta el cambio de acidez en el parénquima y clorénquima. En un estudio realizado por Goldstein *et al.* (1991) se registraron los cambios de la acidez en nopal de plantas de *Opuntia ficus-indica* con riego y sin él durante 3 meses; los investigadores observaron que el tejido más afectado por la falta de agua fue el clorénquima, ya que incrementó la acumulación de ácido málico al final de la noche en comparación con el final del día. En el mismo estudio se observó que en las plantas con riego la acidez nocturna aumentó 362 mmol m<sup>-2</sup> y en las plantas sin riego la acumulación fue de 97 mmol m<sup>-2</sup>; además, el tejido menos afectado fue el parénquima, en el que no se observó diferencia significativa entre las plantas con y sin riego.

Una característica de las plantas MAC es el uso eficiente del agua (EUA) (Cushman, 2001; Lüttge, 2004), definido como la cantidad de C fijado ( $\text{CO}_2$  asimilado) en producción de biomasa total o de semillas, en relación al agua consumida, expresada como transpiración, evapotranspiración o aporte total de agua al sistema (Silva *et al.*, 1995). Por ejemplo, Izquierdo y Muñoz, 1995 señalaron la disminución significativa de 75 a 5 mg de biomasa seca/g  $\text{H}_2\text{O}$  en el EUA en *Opuntia ficus-indica* en condiciones de déficit hídrico. Silva y Acevedo. (1995) hicieron un estudio del EUA en plantas de *Opuntia* sp. sometidas a estrés hídrico por 250 días; el déficit hídrico produjo disminución de la transpiración de 30 a 50 % en comparación con las plantas con riego.

Generalmente, e independientemente de los valores alcanzados por cada especie y de los valores humedad restringida, en las plantas MAC la humedad limitada, de 80 o 90 % de disminución de agua, puede generar alteraciones fisiológicas y morfológicas, como cierre de estomas, disminución o inhibición de la fijación neta de C por inhibición de la actividad de la PEPcase, disminución de la acumulación de ácidos orgánicos, captación y utilización limitada de la energía luminosa, incremento de la abscisión de órganos, detención del crecimiento y translocación de agua del tejido medular al tejido clorenquimatoso (Lin, 2009; Nobel, 1995; Ramírez-Tobías *et al.*, 2014; Ruiz *et al.*, 2007), modificación del contenido de los pigmentos fotosintéticos y su fluorescencia inducida por la luz (Aguilar y Peña-Valdivia, 2006; Campos *et al.*, 2014).

En condiciones de sequía, donde se ha perdido hasta el 90 % del contenido de agua en los tejidos (Nobel, 1998), muchas especies MAC pueden presentar un

fenómeno conocido como “*CAM-idling*” (inactividad-MAC) en el que los estomas permanecen cerrados en el día y la noche, o el tiempo de apertura nocturna disminuye, el ciclo de los ácidos orgánicos se lleva a cabo internamente previniendo el intercambio de CO<sub>2</sub> (Cushman, 2001; Lüttge, 2004; Ruiz *et al.*, 2007).

Durante la noche se lleva a cabo la refijación del CO<sub>2</sub>, producto de la respiración, en la formación del ácido málico (ácidos orgánicos), seguida por la descarboxilación del ácido málico durante el día; a la vez, ese C es incorporado por el ciclo de Calvin en la formación de carbohidratos (Borland, *et al.*, 2011). En estos casos, se inhibe el intercambio gaseoso con el ambiente; es decir, la segunda y cuarta fase de la fotosíntesis MAC quedan suprimidas. Este comportamiento contribuye al mantenimiento del aparato fotosintético bajo condiciones de estrés hídrico severo y permite la recuperación rápida luego de la rehidratación (Cushman y Bohnert, 1997; Drennan y Nobel, 2000; Lara *et al.*, 2010).

Los cambios de acidez en las plantas de *F. histrix* y *F. pilosus* a lo largo del día no han sido documentados y se desconoce si el efecto de la humedad restringida afecta igual o diferentemente los tejidos de las plantas.

El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto del potencial de agua del suelo ( $\Psi_A$ ) en los cambios de la acidez diurna y nocturna (cada 4 h) en los tejidos primarios (parénquima y clorénquima) de plantas de *F. histrix* y *F. pilosus* en condiciones de invernadero. La hipótesis fue que las plantas de ambas especies presentan cambios de acidez diurnos y nocturnos típicos de las plantas MAC, y el

$\Psi_A$  bajo, por la suspensión de riego por 12 meses, disminuye la actividad MAC, con lo que la acidez disminuye, hasta la condición *CAM-idling*, debido a la falta de riego.

## **Material y Métodos**

Cincuenta plantas de *F. histrix* y 50 de *F. pilosus* de 10 años de edad fueron adquiridas en el Instituto de Investigación de Zonas Desérticas de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí, México. Las plantas de ambas especies fueron producidas a partir de semilla y cultivadas en condiciones de invernadero (22°09'04" N y 100°58'34" O, altitud 1 870 m, clima BSokw(e)gw" y temperatura media anual de 17.8 °C; García, 2004) en macetas con suelo franco limoso (Cuadro 4.1). Las plantas de *F. pilosus* estaban en etapa vegetativa y para *F. histrix* se usaron 28 plantas que estaban en etapa vegetativa.

Para su análisis las plantas fueron trasladadas a un invernadero del Posgrado en Botánica del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Estado de México (19°27' N, 98°54' W), con clima subhúmedo (Köppen: Cb(wo)(w)(i')(g)), lluvias en verano y temperatura media anual de 15.2 °C (García, 2004).

Durante el estudio la humedad relativa y la temperatura media diurna (de 7 h a 18 h)/nocturna (de 18 h a 7 h) fueron 15/31 % y 35/10 °C. Las plantas se mantuvieron en ese invernadero con riego (500 mL por planta) semanal.

Cada grupo de plantas fue dividido en dos, uno fue mantenido con el riego semanal y al otro se le suspendió el riego durante un año.

**Cuadro 4.1** Análisis de laboratorio realizado a una muestra del suelo contenido en las macetas de ambas especies.

Determinación	Valor analítico	
pH	6.6	
CE (dsm <sup>-1</sup> )	0.12	
CO (%)	2.16	
MO (%)	3.73	
N-total (%)	0.197	
CIC (Cmol <sub>(+)</sub> Kg <sup>-1</sup> )	14.02	
Ca (Cmol <sub>(+)</sub> Kg <sup>-1</sup> )	5.8	
Mg (Cmol <sub>(+)</sub> Kg <sup>-1</sup> )	0.8	
Na (Cmol <sub>(+)</sub> Kg <sup>-1</sup> )	1.09	
K (Cmol <sub>(+)</sub> Kg <sup>-1</sup> )	0.45	
P-Olsen (mgKg <sup>-1</sup> )	39.3	
Da (gem <sup>-3</sup> )	1.06	
Arena (%)	33.5	
Limo (%)	54.9	
Arcilla (%)	11.6	
Clase textural	Franco limoso	
Color húmedo	10YR 3/2	Pardo grisáceo muy oscuro
Color seco	10YR 6/2	Gris parduzco claro

pH: relación suelo-agua 1:2, CE (conductividad eléctrica) medida en el extracto de la pasta de saturación, CO (carbono orgánico) por digestión húmeda; MO (materia orgánica); N-total (nitrógeno total) por semi-micro Kheldahl; CIC (capacidad de intercambio catiónico) y Cationes intercambiables extraídos en acetato de amonio pH 7.0; Da (densidad aparente) por el terrón parafinado. Arena, Limo y Arcilla determinados por la pipeta americana; color determinado con la carta de colores de Munsell.

Los tejidos fueron separados con un bisturí, el clorénquima correspondió a la primera capa (aproximadamente de 1.5 a 2 cm de espesor), con coloración verde bandera y el parénquima fue la siguiente capa (aproximadamente de 7 a 9 cm de espesor), con coloración verde claro. El  $\Psi_A$  de los tejidos vegetales y del suelo fue evaluado con un medidor de  $\Psi_A$  (Dewpoint Potention Meter WP4C), en los tratamientos con riego las mediciones se hicieron 24 h después del riego. Además, la humedad del suelo se evaluó por diferencia de peso después de cosechar las plantas y deshidratarlo a 105 °C por 72 h.

La acidez titulable se evaluó con la metodología descrita por la AOAC (Asociación Oficial de Química Analítica, 1990). Muestras de 1 g de cada tejido se envolvieron en papel aluminio, se congelaron a -196 °C por inmersión en N líquido y se deshidrataron por liofilización (Labconco® modelo Free Zone 6, Kansas city, MO, EE.UU.). La acidez se evaluó cada 4 h en un ciclo de 24 h. Las muestras deshidratadas se maceraron en un mortero, se mezclaron con 2.5 mL de agua destilada y se centrifugaron a 30 000 x g durante 5 min. Una alícuota de 1 mL del sobrenadante se tituló con una solución de NaOH 0.05 o 0.01 N y fenolftaleína como indicador.

La acidez se calculó con la siguiente ecuación:

$$\text{Ácido málico (\%)} = \frac{(\text{mL de NaOH})(\text{Concentración del NaOH})(0.067)(\text{Vol. total})(100)}{(\text{Peso de la muestra en g})(\text{Volumen en mL de la alícuota})}$$

donde: 0.067 es un factor de conversión a ácido málico (peso miliequivalente del ácido málico) ácido orgánico predominante en los tejidos de las plantas MAC.

El estudio se desarrolló con un diseño experimental completamente al azar con cuatro repeticiones, y una planta como unidad experimental; es decir de cada planta se obtuvieron las cuatro repeticiones de un gramo de tejido fresco. Los tratamientos estuvieron representados por la combinación especie, hora de muestreo y condición de riego (Cuadro 2).

**Cuadro 4.2** Tratamientos muestreados cada 4 h en los periodos diurno/nocturno, a los 3, 6 y 12 meses.

Tiempo	<i>F. histrix</i>		<i>F. pilosus</i>	
	Con riego		Con riego	
3, 6 y 12 meses	Diurno	7 h	Diurno	7 h
		11 h		11 h
		15 h		15 h
		19 h		19 h
	Nocturno	23 h	Nocturno	23 h
		3 h		3 h
		7 h		7 h
		Sin riego		Sin riego
	Diurno	7 h	Diurno	7 h
		11 h		11 h
		15 h		15 h
		19 h		19 h
Nocturno	23 h	Nocturno	23 h	
	3 h		3 h	
	7 h		7 h	

Los datos de acidez fueron analizados mediante análisis de varianza, con los siete tiempos de muestreo en el ciclo de 24 h; además, se realizaron comparaciones múltiples de medias con la prueba Tukey ( $P \leq 0.05$ ), con el paquete estadístico SAS versión 9.3. También se realizaron comparaciones entre los tratamientos (con riego y sin riego) con la prueba t-Student con el programa SigmaPlot de Jandel Scientific (Versión 11.0).

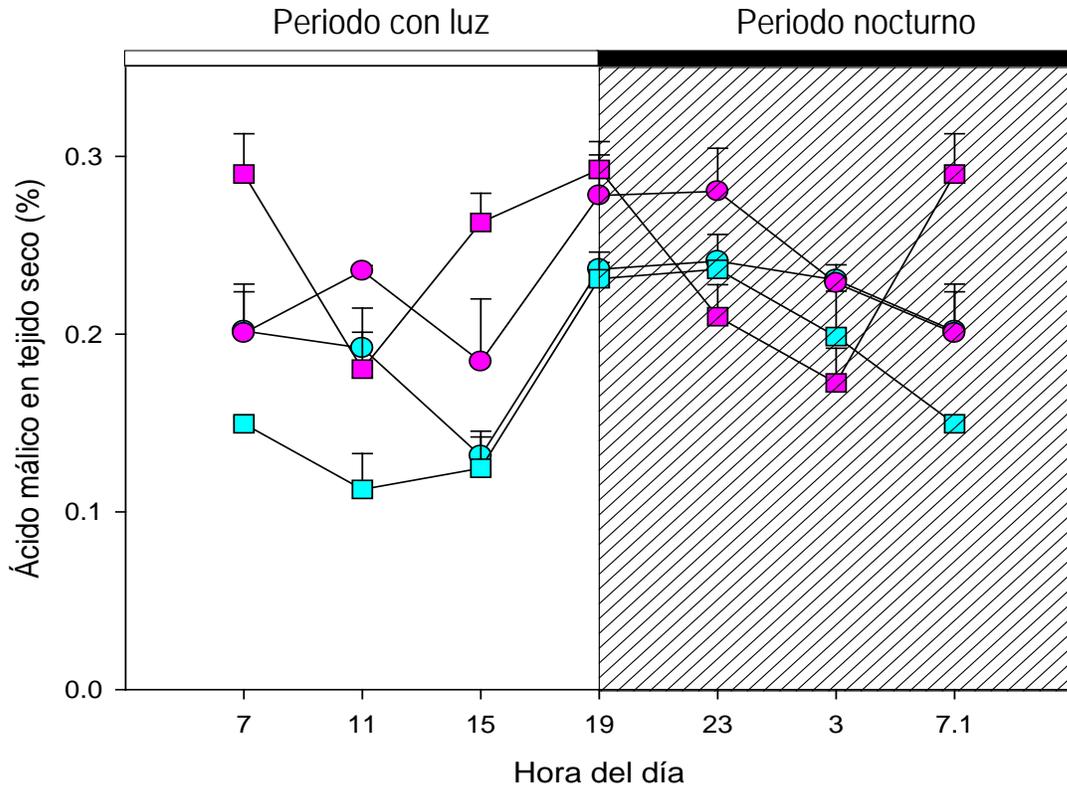
### Resultados y Discusión

El contenido de ácido málico del clorénquima y el parénquima de las plantas de *F. histrix* y *F. pilosus* cambió durante el ciclo de las 24 h. Los cambios en el contenido de ácido málico coincidieron con el comportamiento típico de las plantas

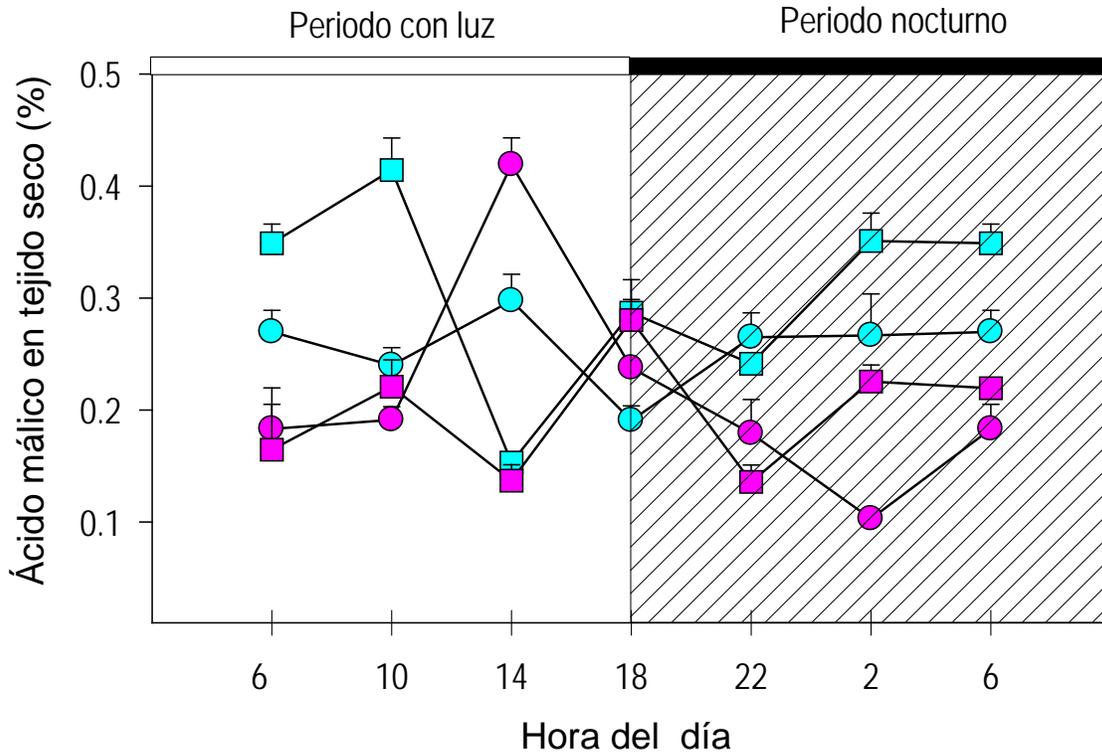
MAC, aunque en algunos muestreos el metabolismo se modificó por el *CAM-idling* (Figuras 4.1 a 4.6). Así, los cambios de la acidez en este estudio fueron parcialmente similares a los observados en *Agaváceas* y otras *cactáceas* como *Opuntia* spp. y *Nopalea* sp. (Corrales-García *et al.*, 2004; Gibson y Nobel, 1986; Nobel, 1976; Nobel, 1988; Pimienta-Barrios *et al.*, 2006).

El fenómeno *CAM-idling* debido a la restricción del riego fue detectado en las plantas de ambas especies. En *F. pilosus* fue detectado después de 3 meses sin riego, y *F. histrix* comenzó a presentar ese comportamiento después de 6 meses sin riego. Ese fenómeno fue identificado como el incremento en el porcentaje de ácido málico diurno/nocturno (Figura 4.2 a 4.6) de acuerdo con lo descrito por Cushman y Bohnert (1997), Drennan y Nobel (2000) y Lara *et al.* (2010).

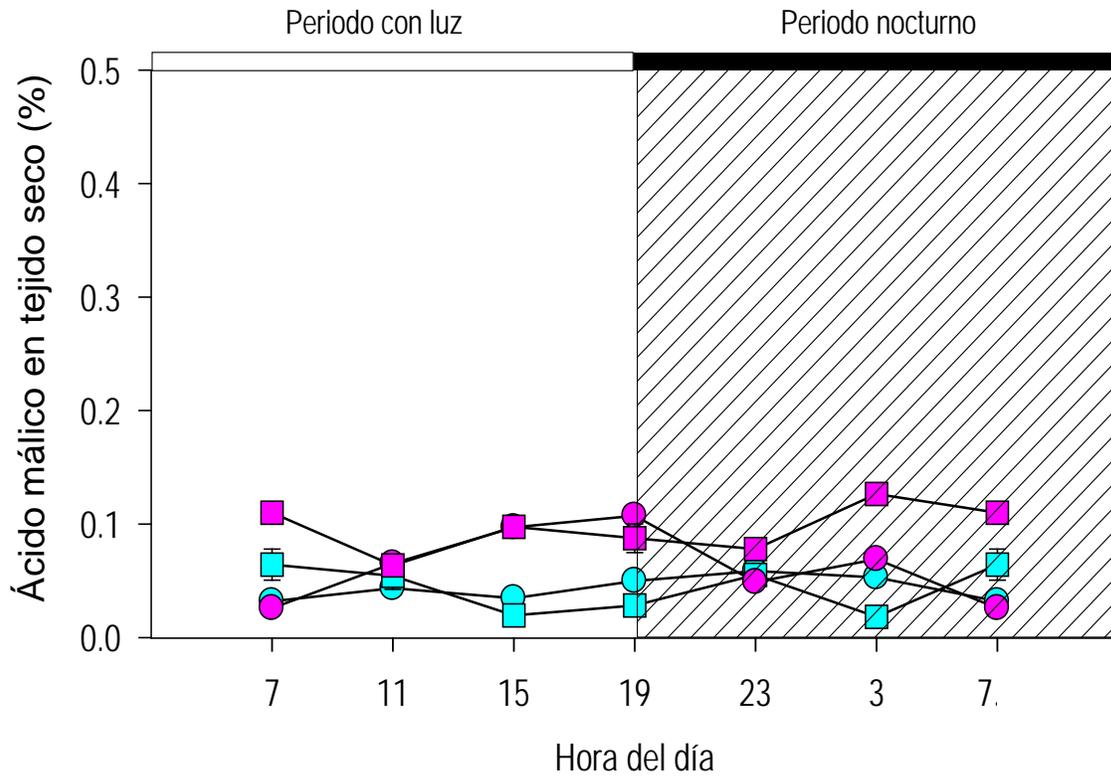
El  $\Psi_A$  promedio del suelo de las plantas con riego semanal se mantuvo en -6.8 MPa (equivalente a 8.6 % de humedad) y la suspensión del riego en promedio disminuyó el  $\Psi_A$  del suelo a -89.6 MPa (equivalente a 5.3 % de humedad promedio). Los cambios del contenido de ácido málico en cada uno de los tejidos y especies, durante el ciclo diurno-nocturno, y durante el año no presentaron alguna tendencia relacionada con el cambio del  $\Psi_A$  (Figura 4.1 a 4.6). La disminución del  $\Psi_A$  de los tejidos por la suspensión del riego fue significativa ( $P < 0.001$ ) respecto a los de las plantas con riego.



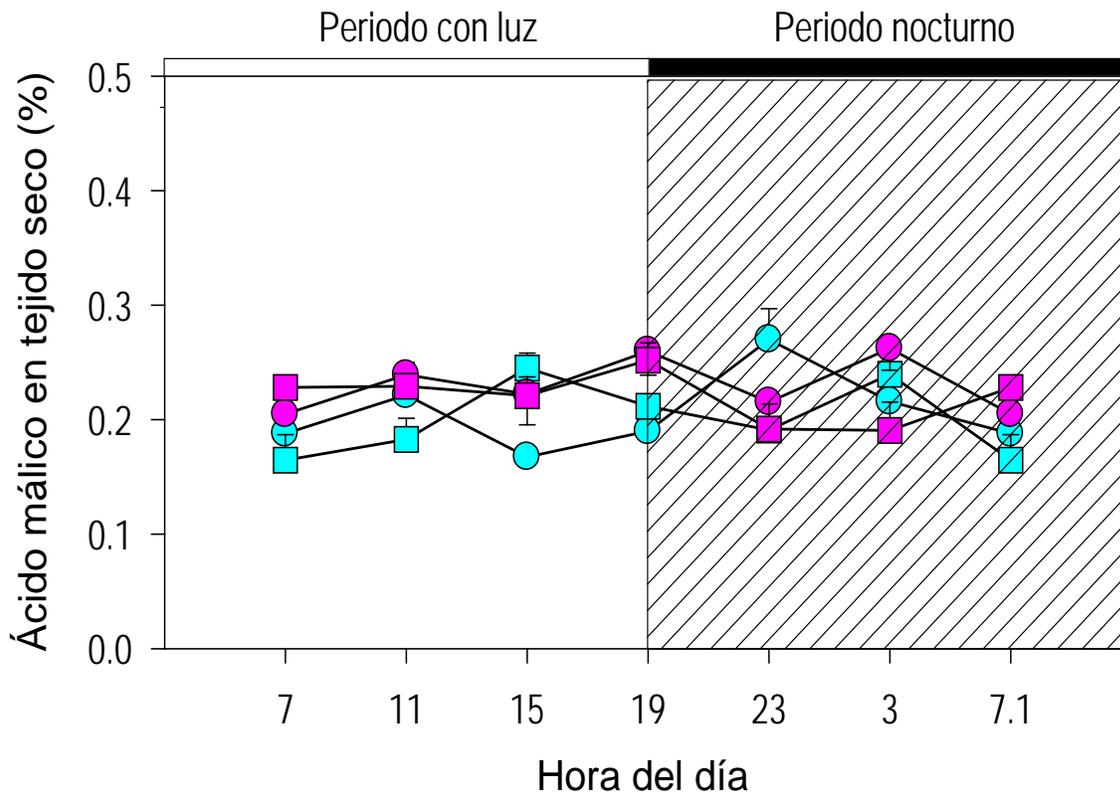
**Figura 4.1** Acidez diurna y nocturna en clorénquima (cuadros) y parénquima (círculos) de plantas de 10 años de edad, en etapa vegetativa, de *Ferocactus histrix*, con riego (símbolos azules) y después de 3 meses sin riego (símbolos rosas).



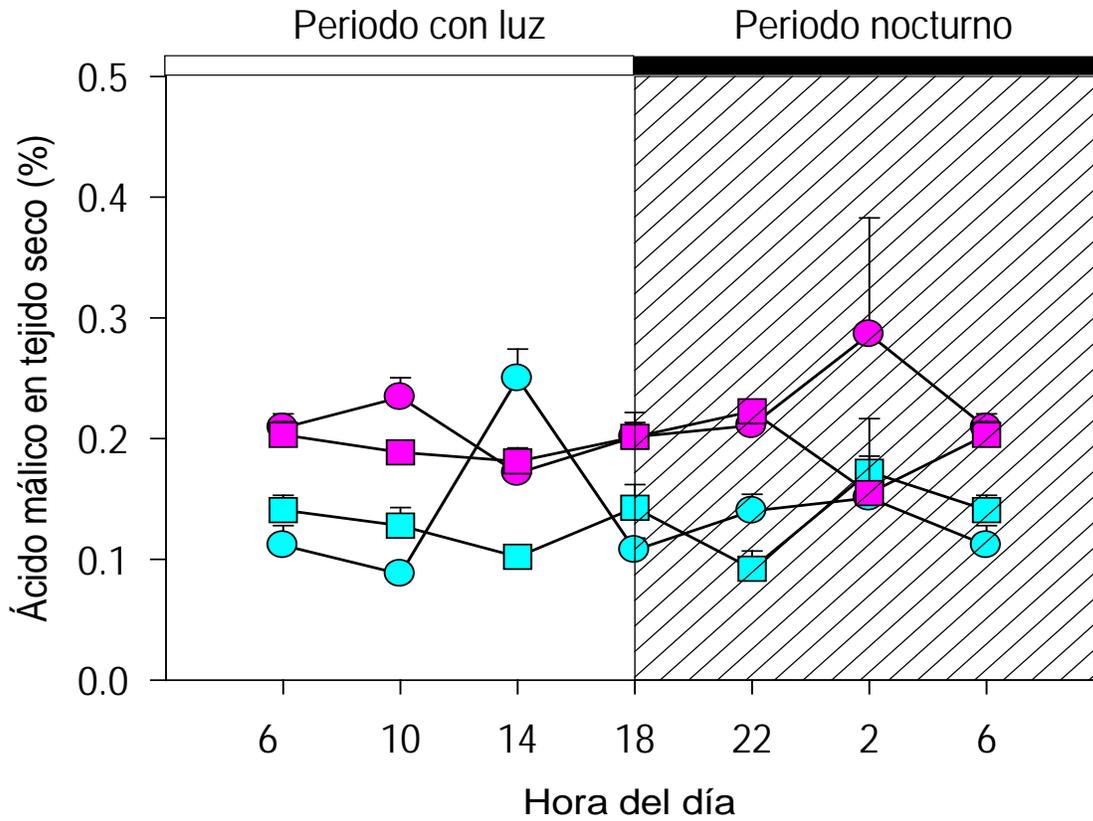
**Figura 4.2** Acidez diurna y nocturna en clorénquima (cuadros) y parénquima (círculos) de plantas de 10 años de edad, en etapa vegetativa, de *Ferocactus histrix* con riego (símbolos azules) y después de 6 meses sin riego (símbolos rosas).



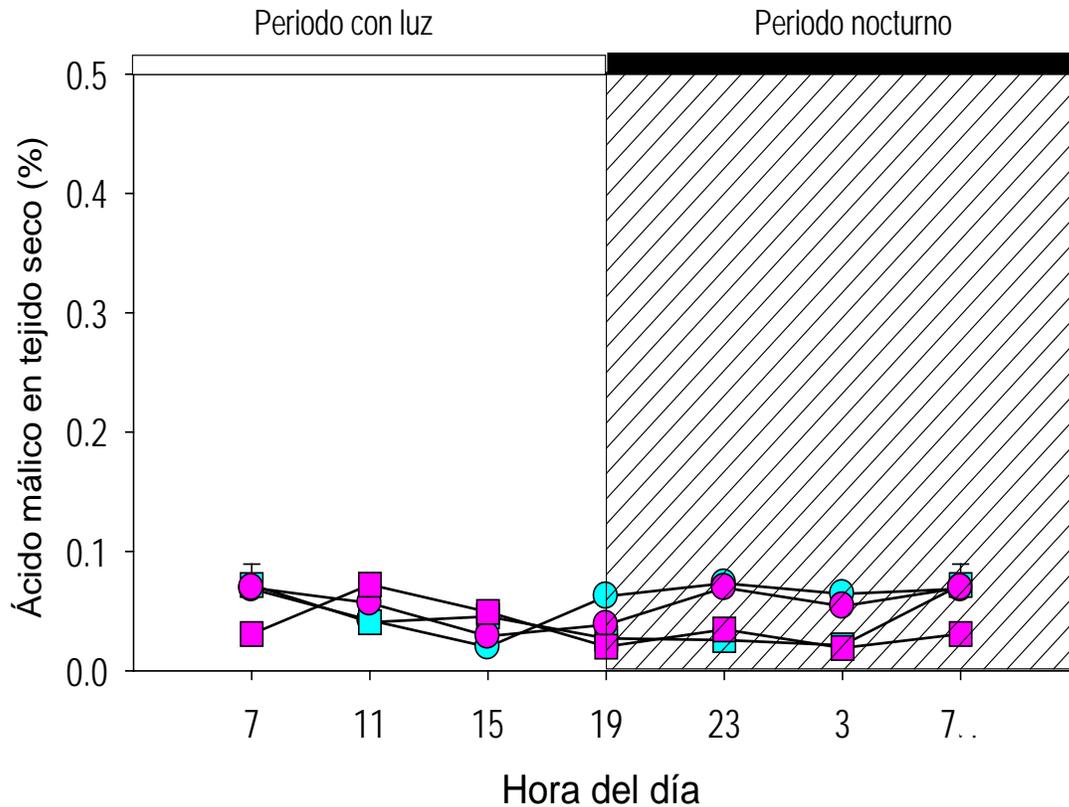
**Figura 4.3** Acidez diurna y nocturna en clorénquima (cuadros) y parénquima (círculos) de plantas de 10 años de edad, en etapa vegetativa, de *Ferocactus histrix* con riego (símbolos azules) y después de 12 meses sin riego (símbolos rosas).



**Figura 4.4** Acidez diurna y nocturna en clorénquima (cuadros) y parénquima (círculos) de plantas de 10 años de edad de *Ferocactus pilosus* con riego (símbolos azules) y después de 3 meses sin riego (símbolos rosas).



**Figura 4.5** Acidez diurna y nocturna en clorénquima (cuadros) y parénquima (círculos) de plantas de 10 años de edad de *Ferocactus pilosus* con riego (símbolos azules) y después de 6 meses sin riego (símbolos rosas).



**Figura 4. 6** Acidez diurna y nocturna en clorénquima (cuadros) y parénquima (círculos) de plantas de 10 años de edad de *Ferocactus pilosus* con riego (símbolos azules) y después de 12 meses sin riego (símbolos rosas).

#### *Ferocactus histrix*

En el parénquima de *F. histrix* con riego semanal, presentó cambios significativos ( $P \leq 0.05$ ) del contenido de ácido málico en el ciclo de 24 h y en las evaluaciones a los 3, 6 y 12 meses con y sin riego (Figura 4.1, 4.2 y 4.3). El clorénquima de las plantas de *F. histrix* con riego tuvo  $\Psi_A$  de -1.2 MPa y el parénquima -1.13 MPa. Ambos valores disminuyeron significativamente con la

suspensión del riego durante un año, y en esta especie el  $\Psi_A$  del clorénquima y del parénquima disminuyó ( $P < 0.001$ ) hasta -3.23 y -4.61 MPa ( $P = 0.03$ ).

En *F. histrix* 3 meses de suspensión de riego tendieron a incrementar el contenido de ácido málico de los dos tejidos a lo largo del día (Figura 4.1). Los cambios en la concentración de ácido málico también se presentaron en el clorénquima de las plantas con riego ( $\Psi_A$  de -1.31 MPa) de esta especie; la concentración mínima de ácido fue detectada principalmente en el periodo diurno, entre las 11 y 15 h (Figura 4.1). La disminución significativa ( $P \leq 0.05$ ) de ácido, de 72 %, se observó en el parénquima en la fase nocturna, y de 54 % en el clorénquima en ambas fases con respecto a los tejidos de las plantas con riego (Figura 4.1 y 4.3).

Aunque la acidez de las plantas MAC se expresa como contenido de ácido málico, pues es el que se acumula en proporción mayor, también existe la posibilidad de que en sus tejidos se acumulen otros ácidos orgánicos (citrato), específicamente en la vacuola, durante la fase nocturna, y presenten producción recíproca de carbohidratos de reserva, es decir, que los carbohidratos que se consumen se producen durante la fase diurna (Geydan y Melgarejo, 2005; Lara *et al.*, 2010).

Después de 6 meses el clorénquima de las plantas de *F. histrix* con riego tuvieron el contenido mayor de ácido málico se presentó en la fase diurna (0.34 %) y el menor (0.24 %) en el parénquima durante la fase nocturna. Además, la disminución significativa ( $P \leq 0.05$ ) en el porcentaje de ácido málico se presentó

en el parénquima, en la fase nocturna (25 %), y en el clorénquima en fase diurna (29.41 %) respecto a las plantas con riego (Figura 4.2).

Doce meses después de la suspensión de riego los tallos de *F. histrix* presentaron una disminución significativa ( $P \leq 0.05$ ) en el porcentaje de ácido málico en comparación con los tallos de las plantas con 3 meses de suspensión de riego; el tejido en el que se presentó la disminución mayor (45.45 %) fue el clorénquima en la etapa nocturna (19 h a 7 h), y en el mismo tejido la disminución en la etapa diurna (7 h a 19 h) fue menor (33.33 %); la disminución en el parénquima también fue significativa ( $P \leq 0.05$ ) en ambas fases (28 % en la diurna y 35 % en la nocturna) (Figura 4.3).

Además, después de 12 meses sin riego ninguno de los dos tejidos en las dos fases presentó algún aumento o disminución significativa ( $P \leq 0.05$ ) en el contenido de ácido málico, respecto a las plantas con riego durante doce meses (Figura. 4.3).

En esta especie el comportamiento típico de las cuatro fases MAC ya no se observa, debido al estrés hídrico, pues la falta de riego disminuyó el  $\Psi_A$  del clorénquima a -3.23 MPa y el del parénquima a -4.61 MPa. Además del déficit de humedad, otras condiciones ambientales, como las temperatura extremas y la intensidad luminosa no controladas conducen a las plantas a reaccionar para evitar pérdida mayores de agua; parte de esa reacción es el *CAM-idling*, caracterizado por el cierre, prácticamente continuo, de los estomas durante la noche y el día, lo que altera la incorporación de CO<sub>2</sub> externo y promueve el uso nocturno del CO<sub>2</sub> producido por la respiración, para formar el ácido málico (ácidos

orgánicos) y la descarboxilación del ácido málico durante el día para recuperar los carbohidratos, aunque no se produzca intercambio gaseoso con el medio (Borland, *et al.*, 2011; Cushman, 2001; Cushman y Bohnert, 1997; Lara *et al.*, 2010; Lüttge, 2004; Ruiz *et al.*, 2007).

### *Ferocactus pilosus*

En *F. pilosus* con riego semanal, se presentaron cambios significativos ( $P \leq 0.05$ ) en el contenido de ácido málico en el ciclo de 24 h y en las evaluaciones a los 3, 6 y 12 meses con y sin riego (Figura 4.4, 4.5 y 4.6). El  $\Psi_A$  de ambos tejidos de esta especie fue -1.93 MPa y con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo el  $\Psi_A$  del clorénquima y del parénquima disminuyó hasta -9.29 y -4.38 MPa.

Los cambios en el contenido de ácido en ambos tejidos de *F. pilosus*, a lo largo del día, mostraron que 3 meses de suspensión del riego fueron parcialmente similares a los que presentaron los tejidos de las plantas mantenidas con riego semanal (Figura 4.4). El porcentaje mayor de ácido málico en la fase nocturna fue 0.23 en el parénquima y el menor fue 0.18 en el parénquima durante la fase diurna y en el clorénquima durante la fase nocturna.

En contraste, 6 meses sin riego generaron contenidos de ácido málico significativamente ( $P \leq 0.05$ ) mayores durante el ciclo diurno-nocturno en ambos tejidos de esta especie (Figura 4.5). Los valores atípicos de contenido de ácido málico fueron poco frecuentes, un caso fue la acidez del parénquima a las 11 am, en las plantas mantenidas con riego evaluadas a los 6 meses. El porcentaje más alto (0.13) de ácido málico se presentó en el parénquima durante la fase diurna y

en el clorénquima durante la fase nocturna; los porcentajes menores (0.12) de ácido málico se presentaron en el parénquima durante la fase nocturna y en el clorénquima en la fase diurna.

Después de 6 meses sin riego y en condiciones ambientales no controladas de temperatura e irradiación, las plantas de *F. pilosus* comenzaron a modificar su metabolismo y manifestaron *CAM-idling*, incluso las plantas que se encontraban con riego. Esto puede deberse al estrés generado en las plantas por las condiciones ambientales no controladas en las que se encontraban en el momento de las evaluaciones, específicamente la irradiación y la temperatura.

Al respecto, Lara *et al.* (2010) y Borland *et al.* (2011) coincidieron en señalar que los factores ambientales, como la intensidad de luz, humedad relativa y disponibilidad de agua, combinados determinan el grado en el cual los atributos bioquímicos y fisiológicos del MAC son expresados. Así, la asimilación de CO<sub>2</sub> que es afectada por el ambiente modula el flujo de ácidos orgánicos y el comportamiento estomático y puede observarse un patrón modificado del convencional de cuatro fases del MAC (Sipes y Ting, 1985; Drennan y Nobel, 2000; Cushman, 2001; Lüttge, 2004 y 2006)

La evaluación a los doce meses de las plantas con riego mostró una disminución significativa ( $P \leq 0.05$ ) en el porcentaje de ácido málico en comparación con las plantas con riego a los tres y seis meses del inicio del estudio. El valor mayor de ácido málico (0.06 %) durante la fase nocturna en el parénquima representó una disminución de 26 %, y el promedio menor de ácido

málico (0.02 %) se presentó en el clorénquima durante la fase nocturna, en este caso ese valor representó una disminución de 11 % (Cuadro 3).

Las plantas de *F. pilosus* con suspensión de riego presentaron disminución significativa ( $P \leq 0.05$ ) en el porcentaje de ácido málico a los 12 meses, y la disminución se presentó en ambos tejidos y en ambas fases, respecto a los 3 meses de suspensión de riego. En el parénquima la disminución en ambas fases fue del 81 %, en el clorénquima la disminución en el contenido de ácido málico durante la fase diurna fue del 68.18 % y durante la fase nocturna 90.47 % (Cuadro 4). Además, los cambios del contenido de ácido málico en el ciclo de 24 h en los tejidos de las plantas de *F. pilosus* de un año sin riego fueron notablemente similares a los de las plantas con riego evaluadas a los doce meses (Figura 4.6).

Como fue el caso de las plantas de *F. pilosus* a los seis meses, después de doce meses sin riego también modificaron su metabolismo MAC típico a *CAM-idling*, ya que se observó que la disminución de ácido málico fue mayor, incluso en las plantas con riego. Así, las condiciones ambientales diferentes a la humedad del suelo, probablemente la temperatura y la luz, afectaron el metabolismo de todas las plantas. Esa reacción coincidió con lo descrito por diversos autores, como Sipes y Ting (1985), Cushman y Bohnert (1997), Drennan y Nobel (2000), Cushman (2001), Lüttge (2004 y 2006), Ruiz *et al.* (2007), Lara *et al.* (2010) y Borland *et al.* (2011); todos ellos mencionan al *CAM-idling* como una modificación del metabolismo MAC típico de cuatro fases, por la influencia del estrés hídrico y por otras las condiciones ambientales no controladas, lo que da como resultado el cierre total de los estomas tanto de día como de noche. El cierre de los estomas

evita pérdida de agua de la planta, por transpiración y entrada de CO<sub>2</sub>, con lo que en ausencia de CO<sub>2</sub> externo, para la síntesis de ácido málico, la planta realiza la carboxilación con el CO<sub>2</sub> producto de la respiración durante la noche y durante el día la descarboxilación del ácido málico conduce a la producción de carbohidratos en el ciclo de Calvin (Borland, *et al.*, 2011). Mediante estos ajustes al metabolismo, los tejidos fotosintéticos de la planta MAC incrementa los ácidos orgánicos, en este caso el málico, en sus tejidos y se omiten la segunda y cuarta fase del MAC típico (Lara *et al.* 2010).

Bastide *et al.* (1993) estudiaron el fenómeno *CAM-idling*, en *Xerosicyos danguyi* H. Humb. (Cucurbitaceae), una planta MAC nativa de Madagascar. Previamente, se había demostrado que cuando las plantas de esa especie se cultivaban con riego, presentan metabolismo MAC típico, pero cuando se encuentran en condiciones de estrés hídrico, después de 22 d, cambia su metabolismo a *CAM-idling*. Cuando las plantas retuvieron agua, hubo una disminución constante en el contenido relativo de agua, alcanzaron aproximadamente 50 % del contenido agua, momento en el que el  $\Psi_A$  disminuyó precipitadamente, de -0.2 o -0.3 a -1.2 MPa, los estomas se cerraron, lo que limitó la absorción de CO<sub>2</sub>, y no hubo fluctuación en el contenido de ácidos orgánicos, todo lo anterior es típico de *CAM-idling*. Además, a lo largo de un período de estrés prolongado, de 55 d, con 50% de contenido de agua, no hubo cambios en la clorofila, proteínas y actividad en la rubisco, en comparación con las plantas bien regadas, pero en el contenido de ácido málico se mantuvo el comportamiento típico de *CAM-idling*.

El comportamiento rítmico de la concentración de ácido málico en las plantas de ambas especies de *Ferocactus* tiene como base otro proceso descrito en plantas superiores, se trata del ritmo de fijación de CO<sub>2</sub> durante el desarrollo del metabolismo MAC, éste es controlado por los ritmos circadianos (24 h), por lo que para las plantas con este tipo de metabolismo fotosintético la presencia de luz y oscuridad durante el día son marcadores de tiempo que modulan su metabolismo (Cushman, 2001).

**Cuadro 4.3** Contenido de ácido málico, diurno (D) y nocturno (N), en tejido seco de clorénquima y parénquima de plantas de *Ferocactus histrix* de 10 años de edad, cultivadas en invernadero, con riego semanal y después de 3, 6 y 12 meses sin riego.

Tiempo (meses)	Ácido málico (%) Con riego		Ácido málico (%) Sin riego	
	D	N	D	N
Clorénquima				
3	0.127 a	0.208 a	0.254 a	0.241 a
6	0.330 b	0.314 b	0.220 a	0.197 b
12	0.048 c	0.045 c	0.083 b	0.104 c
Parénquima				
3	0.160 a	0.227 a	0.201 a	0.245 a
6	0.242 b	0.267 b	0.268 b	0.153 b
12	0.039 c	0.048 c	0.066 c	0.050 c

Medias con letras diferentes en una columna son significativamente diferentes ( $P \leq 0.05$ ) en cada tipo de tejido.

**Cuadro 4.4** Contenido de ácido málico, diurno (D) y nocturno (N), en tejido seco de clorénquima y parénquima de plantas de *Ferocactus pilosus* de 10 años de edad, cultivadas en invernadero, con riego semanal y después de 3, 6 y 9 meses sin riego

Tiempo (meses)	Ácido málico (%) Con riego		Ácido málico (%) Sin riego	
	D	N	D	N
Clorénquima				
3	0.209 a	0.199 a	0.225 a	0.216 a
6	0.125 b	0.135 b	0.190 b	0.193 b
12	0.049 c	0.038 c	0.057 c	0.028 c
Parénquima				
3	0.187 a	0.216 a	0.223 a	0.238 a
6	0.133 b	0.134 b	0.209 a	0.231 a
12	0.045 c	0.068 c	0.054 b	0.065 b

Medias con letras diferentes en una columna son significativamente diferentes ( $P \leq 0.05$ ) en cada tipo de tejido.

Las fluctuaciones del porcentaje de ácido málico observadas en este estudio pueden deberse a la combinación o interacción de los factores externos, como la temperatura, radiación, estación del año en la que se hizo el muestro y disponibilidad de agua, que, a la vez, afectan la actividad fotosintética de las plantas MAC. Al respecto, Littlejohn y Williams (1983) observaron fluctuaciones del contenido de ácido málico en *Opuntia erinacea* y las calificaron como un comportamiento típico de las plantas con metabolismo ácido crasuláceo, el mayor incremento del contenido de ácido málico se presentó por la noche, y durante el día el contenido de ácido se redujo; además, estos autores también observaron fluctuaciones en la acides durante la etapa diurna e indicaron que la actividad típica de las plantas MAC se vio afectada por factores abióticos, como la luz, temperatura y disponibilidad de agua. Los citados autores señalaron que cuando

el  $\Psi_A$  en los tejidos disminuyó de -0.68 MPa a -0.80 MPa, después de 33 días sin riego, la actividad MAC se redujo considerablemente en los cladodios.

Adams *et al.* (1998) indicaron que la expresión y las modificaciones del MAC pueden atribuirse a diferentes factores ambientales, independientes o su combinación, como la intensidad de la luz, la humedad relativa y la disponibilidad de agua en el suelo, los cuales influyen en la proporción de CO<sub>2</sub> incorporado durante la noche, vía PEPcase o durante el día por Rubisco.

Silva *et al.* (1995) indicaron que en las plantas de *Opuntia ficus-indica* sin riego durante 30 días, la fijación de CO<sub>2</sub> se redujo 30 % por el déficit hídrico respecto a los de las plantas con riego durante el verano, y al término del ensayo, durante el invierno, los valores bajaron hasta un 50%. Keeley y Keeley (1988) observaron el cambio en la acidez en tres cactáceas, *Oroya peruviana*, *Tephrocactus floccosus* y *Tephrocactus floccosus*, durante la estación húmeda, cuando hay más disponibilidad de agua, y el  $\Psi_A$  es alto, en comparación con el de la estación seca, en la que en las tres especies se presentaron concentraciones de ácido málico mayor en la mañana y menor durante la tarde-noche.

Una reacción general en las plantas de ambas especies fue la disminución significativa ( $P \leq 0.05$ ) del contenido de ácido málico en el ciclo diurno-nocturno completo en la evaluación, a los 12 meses, en ambos tejidos, independientemente de la condición de riego de las plantas (Figura 4.3 a 4.6). Estos resultados coinciden parcialmente con los de Silva y Acevedo (1995), pues los muestreos se realizaron al final del invierno. Estos cambios seguramente son efecto del clima,

que como un conjunto de factores ambientales afectaron las plantas, independientemente de la especie y condición de humedad (Nobel, 2003).

Las variaciones en los valores de la acidez titulable en las plantas CAM son consecuencia de la incorporación de CO<sub>2</sub> en dos etapas separadas temporalmente: en el día y en la noche con la apertura de los estomas (Casierra-Posada y González, 2009; Keeley y Keeley, 1989). Uno de los resultados de la fotosíntesis MAC en nopalito es la variación en el contenido de ácido málico en función de la hora del día (Rodríguez y Cantwell, 1988).

Los resultados de este estudio en las plantas de *Ferocactus* con riego coinciden con los reportados por Casierra-Posada y González (2009) en *Furcreae castilla* y *F. macrophylla* de la familia Agavaceae, el contenido de ácidos orgánicos en las hojas empieza a disminuir a partir de las 8:00 h hasta cerca de las 19:00 h, posteriormente la acidez se incrementa como consecuencia de la producción de ácidos orgánicos especialmente de málico.

Loza-Cornejo *et al.* (2003) reportaron que las plántulas de *Stenosereus queretaroensis* tienen valores máximos de protones titulables en las primeras horas del día, que indican que una acumulación mayor de ácidos orgánicos ocurre durante la noche, lo cual es una característica del MAC. Hernández-González y Briones (2007) registraron la acumulación nocturna de ácidos orgánicos típicos del MAC, con los valores altos de acidez al amanecer y valores bajos antes de atardecer; el valor mayor (420 mmol m<sup>-2</sup>) lo registraron en la mañana en *Ferocactus recurvos*, valor que fue tres veces mayor que el valor menor registrado en la tarde.

Goldstein *et al.* (1991) registraron los cambios en la acidez en plantas de *Opuntia ficus-indica* con riego y sometidas a estrés hídrico; ellos observaron que en el clorénquima se presentó una acumulación mayor de ácido al final de la noche en comparación con el final del día, en plantas con riego la acidez nocturna aumentó  $362 \text{ mmol m}^{-2}$ , pero solo  $97 \text{ mmol m}^{-2}$  en las plantas sin riego, durante 3 meses; mientras que en el parénquima no observaron diferencias significativas entre las plantas con y sin riego. Estos resultados coinciden con los del presente estudio, ya que los cambios de la acidez parecen no ser efecto único de la disponibilidad restringida de humedad.

Pimienta-Barrios *et al.* (2005) mencionan que el ajuste de las fases MAC juega un papel importante en la ganancia de carbono en condiciones de sequía y lluvia. Las plantas de *O. ficus-indica* que se encuentran en condiciones de sequía modifican las fases diurnas: mañana (II) y tarde (IV), así como la fase de la noche (I). La fase IV fue la más afectada porque coincidió con las temperaturas y la irradiación más altas, que comúnmente favorecen la fotorespiración en plantas C3 y C4; en contraste, la ganancia de carbono en la fase II se redujo en condiciones secas pero no se elimina.

El estrés por sequía afectó la fase I de los cladodios en condiciones secas, el efecto se observó como un acortamiento del tiempo de captación positiva neta de  $\text{CO}_2$  y la absorción neta de  $\text{CO}_2$  por *O. ficus-índica* aumentó al final de la noche, lo que coincidió con el aumento de la humedad relativa y la disminución de la temperatura del aire, con lo que así se evita la sequía fisiológica (Larcher, 2003). Respuestas similares en los patrones de intercambio de gas han sido descritas en

otras plantas MAC, como *Agave deserti*, *Hylocereus undatus* y *Opuntia robusta* expuestas a sequía (Nobel 1990; Pimienta-Barrios *et al.*, 2002).

### **Conclusión**

Los cambios en la acides, en un ciclo de 24 h, de plantas de 10 años de edad, de *F. hystrix* y *F. pilosus*, en condiciones de invernadero y con riego semanal son típicos o parcialmente similares a los de las plantas MAC. Las plantas de ambas especies con riego, y otras condiciones ambientales no controladas, modifican su metabolismo como las plantas sin riego. La suspensión de riego por 3, 6 y 12 meses afectó en forma diferente la acumulación de ácido málico en ambas especies, y propició cambios en las plantas con modificación de su metabolismo MAC a *CAM-idling*.

### **Literatura citada**

- Adams, P.; Nelson, D.E.; Yamada, S.; Chmara, W.; Jersen, R.G.; Bohnert, H.J. y Griffiths, H. 1988. Tansley review N° 97: Growth and development of *Meembryanthemum crystallium* (Aizoaceae). *New Phytologist* 138: 171-190 pp.
- Aguilar, B. G. y Peña-Valdivia, C. B. 2006. Alteraciones fisiológicas provocadas por la sequía en nopal (*Opuntia ficus-indica*). *Revista Fitotecnia Mexicana* 29(3): 231-237.
- Anderson, E. F. 2001. *The cactus family*. Timber Press, Inc. Portland, Oregon, U.S.A. 766 p.

- Andrade, J. L.; Barrera, E.; García, C. R.; Ricalde, M. F.; Vargas, G. y Cervera, J. C. 2007. El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81: 37-50.
- AOAC, 1990. *Official Methods of Analysis*, 15<sup>th</sup> ed. Association of Official Analytical Chemist, Washington, DC, 1141 pp.
- Azcón-Bieto y Talón, M. 2008. *Fundamentos de fisiología vegetal*. Mc Graw Hill. Segunda edición.
- Borland, A. M.; Barrera, Z. A.; Ceusters, J. y Shorrocks, K. 2011. The photosynthetic plasticity of crassulacean acid metabolism: an evolutionary innovation for sustainable productivity in a changing world. *New Phytologist* 191:619-633.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada H. 1993. *Las cactáceas de México*. Volumen 2. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 571 p.
- Bravo-Hollis, H. y Sheinvar, L. 1995. *El interesante mundo de las cactáceas*. CONACyT. Fondo de cultura económica. México D.F.
- Bronson, D. R.; English, N. B.; Dettman, D. L. y Williams, D. G. 2011. Seasonal photosynthetic gas Exchange and water use efficiency in a constitutive CAM plant, the giant saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). *Oecologia*: 193-203.
- Campos, H; C. Trejo; C. B. Peña-Valdivia; R. García-Nava; F. V. Conde-Martínez y M. R. Cruz-Ortega. 2014. Photosynthetic acclimation to drought stress in *Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck seedlings is largely dependent on thermal

- dissipation and enhanced electron flux to photosystem I. *Photosynthesis Research* 122(1): 23-39.
- Casierra-Posada, F. y González, M. F. 2009. Cambio circadiano de pH y acidez titulable en la savia de fique (*Furcraea castilla* y *F. macrophylla*). *Orinoquia* 13(1): 5-13.
- Casierra-Posada, F.; Pérez, W. A. y Portilla, F. 2006. Relaciones hídricas y distribución de materia seca en especies de fique (*Furcraea* sp. Vent) cultivadas bajo estrés por NaCl. *Agronomía Colombiana* 24: 280-289.
- Corrales-García, J.; Peña-Valdivia, C.B.; Razo-Martínez, Y. y Sánchez-Hernández, M. 2004. Acidity changes and pH-buffering capacity of nopalitos (*Opuntia* spp). *ELSEVIER. Postharvest Biology and Technology* 32: 169-174.
- Cushman, J. 2001. Crassulacean acid metabolism. A plastic photosynthetic adaptation to arid environment. *Plant Physiology* 127: 1439-1448.
- Cushman, J. C. y Borland, H. 1997. Molecular genetics of crassulacean acid metabolism. *Plant Physiology* 113: 667-676.
- Del Castillo, R. F. y Trujillo, S. 1991. Ethnobotany of *Ferocactus histrix* and *Echinocactus platyacanthus* (Cactaceae) in the semiarid central Mexico: Past, Present and Future. *Economic Botany* 45 (4): 495-502.
- Dodd, A.; Borland; Haslam, R.; Griffiths, H. y Maxwell, K. 2002. Crassulacean acid metabolism: plastic fantastic. *Journal of Experimental Botany* 53: 559-580.
- Drennan, P. M. y Nobel, P. S. 2000. Responses of CAM species to increasing atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. *Plant, Cell and Environment* 23: 767-781.

- FAO. 1997. Factores que amenazan la biodiversidad. [www.fao.org/forestry/docrep/PUBLI/V2/TOS/1.5.HTM](http://www.fao.org/forestry/docrep/PUBLI/V2/TOS/1.5.HTM). Organización de las naciones unidas para la agricultura y la alimentación.
- Feakins, S. J. y Sessions, A. L. 2010. Crassulacean acid metabolism influences D/H ratio of leaf wax in succulent plants. ELSEVIER. Organic Geochemistry 41: 1269-1276.
- Foyer, C. 1987. Fotosíntesis. Editorial Continental, S.A de C.V, México. pp 177-181.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 5ª edición. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 90 p.
- García-Nava, F.; Peña-Valdivia, C.B.; Trejo, C.; García-Nava, R.; Reyes-Agüero, J.A. y Aguirre, R. J. 2014. Biophysical and physiological characteristics of nopalitos (*Opuntia* spp., *Cactaceae*) as influenced by domestication. Genetic Resources and Crop Evolution. 61(8): DOI 10.1007/s10722-014-0201-7
- Geydan, T. D. y Melgarejo, L. M. 2005. Metabolismo ácido de las crasuláceas. Acta Biológica Colombiana: 10: 3-15.
- Gibson, C. A. y P. Novel S. 1986. The Cactus Premier. Harvard University Press. London England. USA. 286 p.
- Glaforo, J. A. y Velazco, C. G. 2008. Importancia de las cactáceas como recurso natural en el noreste de México. Ciencia UANL. Vol XI. No. 001. Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey, México, pp. 5-11.

- Goldstein, G.; Ortega, J. K.; Nerd, A. y Nobel, P. S. 1991. Diel patterns of water potential components for the crassulacean acid metabolism plant *Opuntia ficus-indica* when well-watered or droughted. *Plant Physiology* 95: 274-280.
- Hernández H. 2006. La vida en los desiertos mexicanos. Fondo de Cultura Económico. Secretaría de Educación Pública. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Convenio Andrés Bello. México.
- Hernández-González, O. y Briones, V. O. 2007. Crassulacean acid metabolism photosynthesis in columnar cactus seedlings during ontogeny: the effect of light on nocturnal acidity accumulation and chlorophyll fluorescence. *American Journal of Botany*. 94 (8); 1344-1351.
- Izquierdo, A. y Muñoz, D. C. 1995. Eficiencia del uso del agua en tunas (*Opuntia ficus-indica* (L) Mill.) y factores que la regulan. Tesis Ingeniero Agrónomo, Universidad de Chile. 85 pp.
- Keeley, J.E. y Keeley, S. C. 1989. Crassulacean acid metabolism (CAM) in high elevation tropical cactus. *Plant, Cell and Environmental* 12: 331-336.
- Kornas, A.; Miszalski, Z.; Surówka, E.; Fisher-Schliebs, E. y Lüttge, U. 2010. Light stress in not effective to enhanced crassulacean acid metabolism. *Verlag der Zeitschrift für Naturforschung*. 65: 79-86.
- Lara, M. V.; Drincovich, F. M. y Andreo, C. S. 2010. Transiciones metabólicas en la fijación fotosintética del carbono en plantas del género *Portulaca*. En aplicación de especies autóctonas C4 y CAM en programas de revalorización y desarrollo de zonas áridas y semiáridas del mediterráneo español; CSIC.

Fundación Ramón Areces. Editores: González, J. L. y Chueca, A. ISBN 978-84-00-09213-9.

Larcher, L. 2003. Physiological plant ecology. Springer, Heidelberg. 513 pp.

Lin, C. C. 2009. The effects of environmental factors in the induction of Crassulacean Acid Metabolism (CAM) expression in facultative CAM plants. *Journal of Undergraduate Life Sciences* 3: 64-66.

Littlejohn, R. O. y Williams, G. J. 1983. Diurnal and seasonal variations in activity of crassulacean acid metabolism and plant water status in a northern latitude population of *Opuntia erinacea*. *Oecología* 59(1): 83-87.

Loza-Cornejo, S.; Terrazas, T.; López-Mata L. y Trejo, C. 2003. Características morfo-anatómicas y metabolismo fotosintético en plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactácea): su significado adaptativo. *INTERCIENCIA* 28: 83-89.

Lüttge, U. 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of Botany* 93: 629-652.

Lüttge, U. 2006. Photosynthetic flexibility and ecophysiological plasticity: questions and lessons from *Clusia*, the only CAM tree, in the neotropics. *New Phytologist* 171: 7-25.

Medina, E.; Olivares, E.; Díaz, M. y Van der Merve N. 1989. Metabolismo ácido de crasuláceas en bosques húmedos tropicales. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 27: 56-67.

Nobel, P. S. 1976. Water relations and photosynthesis of a desert CAM plant, *Agave deserti*. *Plant Physiology* 58: 576-582.

- Nobel, P. S. 1990. Environmental influences on CO<sub>2</sub> uptake by agaves, CAM plants with high productivities. *Economic Botany* 44: 488-502.
- Nobel, P. S. 1994. *Remarkable Agaves and Cacti*. Oxford University Press, New York. 166 p.
- Nobel, P. S. 1998. Los incomparables agaves y cactus. México: Trillas. pp. 116-123.
- Nobel, P. S. y Hartsock, T. L. 1983. Relationships between photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation, and CO<sub>2</sub> uptake for a crassulacean acid metabolism plant, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* 71: 71-75.
- Nobel, P.S, 2003. Ecofisiología de *Opuntia ficus-indica*. En Mondragón-Jacobo, C.; S. Pérez-González (Eds.) *El nopal (Opuntia spp.) como forraje*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma.
- Nobel, P.S. 1995. Environmental biology in: Barbera, P. Inglese.; Pimienta-Barrios, E (eds). *Agroecology cultivation and uses of cactus pear*. FAO. Roma. *Plant Production and Protection*. Paper 132. pp. 35-48.
- NOM-059-ECOL-2011. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de Riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 30 Diciembre 2010, México.
- Pimienta-Barrios, E.; González del Castillo-Aranda, M.E. y Nobel, P. S. 2002. *Ecophysiology of a wild platyopuntia exposed to prolonged drought*. *Environmental and Experimental Botany* 47: 77-86.

- Pimienta-Barrios, E.; Loera, M. y López-Amezcuca, L. 1993. Estudio anatómico comparativo en colectas del subgénero *Opuntia*. *Agrociencia*4: 7-19.
- Pimienta-Barrios, E.; Zañudo-Hernández, J. y García-Galindo, J. 2006. Fotosíntesis estacional en plantas jóvenes de *Agave tequilana*. *Agrociencia* 40: 699-709.
- Pimienta-Barrios, E.; Zañudo-Hernández, J. y Nobel, P.S. 2005. Effects of young cladodes on the gas Exchange of basal cladodes of *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae) under wet and dry conditions. *International Journal Plant Science* 166 (6): 961-968.
- Ramírez-Tobías, H. M.; C. B. Peña-Valdivia y J. R. Aguirre. 2014. Reacciones bioquímico-fisiológicas de *Agave* spp. a la restricción de humedad. *Botanical Sciences* 92 (1): 131-139.
- Rodríguez, F.A. y Cantwell, M. 1988. Developmental changes in composition and quality pear cactus cladodes (nopalitos). *Plant Foods for Human Nutrition* 38: 83-93.
- Ruiz G., S.; C. B. Peña-Valdivia; C. Trejo L. y A. Sánchez. 2007. Reacción fisiológica del maguey (*Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck) a la sequía intermitente. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* 24 (Sup. 1): 318-325.
- Silva, H. y Acevedo, E. 1995. Eficiencia en el uso del agua en diez taxa de *Opuntia* introducidas en la región mediterránea de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 271-282.

- Sipes, D. L. y Ting, I. P. 1985. Crassulacean acid metabolism and crassulacean acid metabolism modifications in *Peperomia camptotricha*. *Plant Physiology* 77: 59-63.
- Terrazas, T.; Loza, C. S. y Arreola, N. H. 2005. Anatomía caulinar de las especies del genero *Stenocereus* (Cactaceae). *Acta Botánica Venezuelica* 28: 321-336.
- Wallace, R. S. y Gibson, A. C. 2002. Evolution and systematics in cacti: Biology and uses. P. S. Nobel (ed). Univ. California Press, Los Ángeles, CA. 1- 21.
- Yáñez, L. L.; Armella, M. A. y Soriano, R. R. 2009. Estudio de tres cactáceas de la región mixteca: conocimiento para su uso sustentable. UAM- Visión Tipográfica. 215 p.

## **CAPÍTULO 5. CONTENIDO DE POLISACÁRIDOS ESTRUCTURALES DE PLANTAS DE *Ferocactus histrix* Y *F. pilosus* EN CONDICIONES DE INVERNADERO, CON RIEGO Y SU SUSPENSIÓN POR UN AÑO.**

### **Resumen**

Las cactáceas poseen características morfológicas y fisiológicas que les han permitido adaptarse a las zonas áridas. La pared celular es una estructura que rodea y protege a la célula, sus componentes principales son polisacáridos estructurales (pectinas, hemicelulosas y celulosas), proteínas, compuestos fenólicos, agua e iones. El presente estudio tuvo como objetivo evaluar el efecto de la disminución del potencial de agua ( $\Psi_A$ ) del suelo por 12 meses en el  $\Psi_A$  de los tejidos y contenido de polisacáridos estructurales en el clorénquima y el parénquima de plantas de *Ferocactus histrix* y *F. pilosus*, en condiciones de invernadero. La hipótesis fue que el contenido de estas macromoléculas se modifica sin un patrón único y en mayor proporción con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo. Dos grupos de plantas (10 años de edad) de ambas especies en etapa vegetativa se mantuvieron con riego semanal o sin él durante 12 meses. El contenido de polisacáridos estructurales se cuantificó con métodos de extracción en secuencia de purificación, por lavado acuoso o etanólico, diálisis y liofilización después de 3, 6 y 12 meses, en el clorénquima y parénquima de las plantas con y sin riego. El diseño experimental fue completamente al azar, con seis repeticiones, y una planta como unidad experimental. El  $\Psi_A$  del suelo en las plantas con riego semanal se mantuvo en -6.8 MPa y sin riego disminuyó a -89.6 MPa. En general, la caída del  $\Psi_A$  disminuyó el contenido de los cinco polisacáridos, tanto en el

clorénquima como en el parénquima. En *F. histrix* el mucilago disminuyó (57 y 43 %, respectivamente) respecto a las plantas con riego, las pectinas (61 % y 50 %) y las hemicelulosas débilmente unidas (más de siete y seis veces) también disminuyeron; las hemicelulosas fuertemente unidas disminuyeron 46 % en el parénquima y la celulosa disminuyó 27 % en el clorénquima, mientras que en el parénquima se incrementó significativamente ( $P \leq 0.05$ ). En *F. pilosus* el mucilago disminuyó 48 % en el clorénquima y 38 % en el parénquima, las pectinas (34 y 52 %), las hemicelulosas débilmente unidas (90 y 93 %) también disminuyeron en ambos tejidos; las hemicelulosas fuertemente unidas disminuyeron 86 % en el parénquima pero aumentaron (32 %) en el clorénquima, respecto a las plantas con riego y la celulosa en ambos tejidos se igualó con respecto a las plantas con riego a los doce meses. La disminución del  $\Psi_A$  del suelo, por la ausencia de riego, afectó sin una tendencia única el contenido de los polisacáridos estructurales de ambos tejidos en ambas especies estudiadas. En general, la disminución del  $\Psi_A$  del suelo influyó en la reducción del contenido de los cinco polisacáridos estructurales, en oposición con la hipótesis de que esas biomoléculas se acumulan en proporción mayor con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo.

**Palabras clave:** cactáceas, polisacáridos estructurales, *Ferocactus*, potencial de agua.

## Abstract

Cacti have morphological and physiological characteristics that allowed them to live on arid environments. The cell wall is a structure that surrounds and protects the cell; its main components are structural polysaccharides (pectin, hemicellulose and cellulose), proteins, phenolic compounds, water and ions. The present study aimed to evaluate the effect of the decrease of soil water potential ( $\Psi_w$ ) due to watering suspension for 12 months in the tissues  $\Psi_w$  and structural polysaccharides content in the chlorenchyma and the parenchyma of *Ferocactus histrix* and *F. pilosus*, under greenhouse conditions. The hypothesis was that the content of these macromolecules is modified without a unique pattern and in greater proportion with the decrease of the  $\Psi_w$  of the soil. Two plant groups (10 years old) of both species in vegetative stage held weekly irrigation or not for 12 months. The structural polysaccharide content was quantified with extractions in sequence of purification methods, by aqueous or ethanolic washing, dialysis and lyophilization after 3, 6 and 12 months, the chlorenchyma and parenchyma of the plants with and without irrigation. The experimental design was completely randomized, with six repetitions, and a plant as experimental unit. The soil  $\Psi_w$  of plants with weekly irrigation was kept in -6.8 MPa and without irrigation it decreased to -89.6 MPa. In general, the soil  $\Psi_w$  fall affected the reduction of content of five polysaccharides, both in the chlorenchyma and the parenchyma. In general, the soil  $\Psi_w$  fall decreased five polysaccharides content, in both chlorenchyma and parenchyma. Mucilage in *F. histrix* decreased (57 and 43 %, respectively) in comparison with plants under irrigation, pectins (61 % and 50 %)

and hemicelluloses weakly bounded (more than seven and six times) also declined; tightly bound hemicelluloses in the parenchyma declined 46 % and cellulose decreased by 27 % in the chlorenchyma, whereas in the parenchyma increased significantly ( $p \leq 0.05$ ). In *F. pilosus* mucilage decreased 48 % in the chlorenchyma and 38 % in the parenchyma, pectins (34 and 52 %), weakly bounded hemicelluloses (90 and 93 %) also declined in both tissues; tightly bound hemicelluloses decreased 86 % in the parenchyma, but increased (32 %) in the chlorenchyma, in comparison with watering plants and cellulose in both tissues matched with respect to plants with watering for twelve months. The decrease of the soil  $\Psi_w$ , because of lack of irrigation, affected without a single trend the content of structural polysaccharides of both tissues, in both species studied. In general, the decrease of the soil  $\Psi_w$  affected the reduction of the content of the five structural polysaccharides, in opposition to the hypothesis that these biomolecules are accumulating in proportion with the reduction of the soil  $\Psi_w$ .

**Keywords:** cacti, structural polysaccharides, *Ferocactus*, water potential.

## Introducción

La familia Cactaceae es la segunda más importante por el número de sus especies (cerca de 1500), es un elemento fitogeográfico importante de los desiertos de América, sus integrantes crecen en sitios secos, en las regiones áridas y semiáridas, y su distribución geográfica es amplia, desde el sur de Canadá, en la región de Beaton River, al suroeste del Lago Cecile, Alberta, hasta el sur de la región de la Patagonia, Argentina (Cota-Sánchez, 2002).

Las cactáceas poseen características morfológicas y fisiológicas que les han permitido colonizar exitosamente los ambientes cálidos y áridos; sus tallos suculentos pueden almacenar agua y presentan metabolismo ácido crasuláceo (MAC), que les permite mantener los estomas cerrados en el día, y con ello disminuir la transpiración, cuando las temperaturas ambientales son altas, y capturar el CO<sub>2</sub> ambiental, durante la noche, almacenarlo principalmente como ácido málico y realizar el ciclo de Calvin durante el día, después de descarboxilar ese ácido orgánico (Gibson y Nobel, 1986).

*Ferocactus histrix* es una cactácea con tallo globoso a ampliamente subovoide, alcanza alrededor de 50 cm de altura y de diámetro, y a veces puede tener cerca de 1 m de altura, principalmente cuando son adultas; en sus tallos presentan de 20 a 38 costilla rectas, tiene espinas gruesas de color amarillo; sus flores tienen forma campanulada, con longitud y diámetro de 3.5 y 2.5 cm y color amarillo. Sus frutos son comestibles, ligeramente elipsoidales, alcanzan unos 2 cm de diámetro y su color es blanco; sus semillas miden 1 mm de longitud y su color

es castaño oscuro (Del Castillo y Trujillo, 1991; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993; Anderson, 2001).

*Ferocactus histrix* se distribuye en la altiplanicie central mexicana, en los estados de Puebla, Hidalgo, Querétaro, Guanajuato, Aguascalientes, Durango, Zacatecas, San Luis Potosí y Jalisco (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993; Anderson, 2001).

*Ferocactus pilosus* es una cactácea simple o cespitosa, con tallos columnares que pueden alcanzar hasta de 3 m de altura, 50 cm de diámetro y 13 a 20 costillas en las plantas adultas; presentan espinas no diferenciadas, de color rojo, amarillo o ambos (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada., 1993; Anderson, 2001); la planta cuando está en floración tiene numerosas flores, dispuestas en corona cerca del ápice del tallo, con 4 cm de longitud, son amarillas o rojas y sus frutos son ovoides, con longitud de 3 a 4 cm, color amarillo, y paredes carnosas y suculentas (Anderson, 2001). Las semillas miden 1.5 a 2 mm de longitud, su testa es foveolada, negra o de color castaño oscuro (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993).

*Ferocactus pilosus* se distribuye en los estados del norte del altiplano mexicano, incluyendo San Luis Potosí, Zacatecas, Durango, Tamaulipas, Nuevo León (Hernández, 2006) y Coahuila (Anderson, 2001).

*Ferocactus histrix* y *F. pilosus* son especies que se encuentran en la norma NOM-059 SEMARNAT, 2010, en la categoría de riesgo “sujetas a protección especial” (Pr), En el convenio sobre comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestre (CITES) se encuentra en el apéndice II;

esto indica que todas ellas podrían llegar a encontrarse amenazadas por factores que inciden negativamente en su viabilidad. Por esto, surge la necesidad de propiciar su recuperación y conservación, así como la recuperación y conservación de poblaciones de especies asociadas (NOM-059 SEMARNAT, 2010; CITES, 2013). Para lograr lo anterior es necesario conocer las características fisiológicas y bioquímicas de las especies en cultivo, ya que su reproducción y mantenimiento de las plantas dependerá del conocimiento y manejo de ellas.

La reacción de los tejidos vegetales a los factores ambientales incluye modificaciones en las características físicas y químicas de las paredes celulares (Gigon *et al.*, 2004).

La pared celular de las plantas es una característica distintiva de ellas, es esencial para su sobrevivencia, pues es una estructura que rodea y protege a la célula. Como consecuencia de su movilidad limitada, las plantas expresan “plasticidad” en su capacidad para soportar una variedad de condiciones ambientales extremas y sobrevivir la invasión de patógenos y herbívoros. La pared celular es una estructura macromolecular compleja que permite que las plantas se desarrollen en diversos nichos ambientales (Caffall y Mohnen, 2009).

La pared celular tiene función protectora y actúa como una matriz extracelular que interactúa con las proteínas de la superficie celular aportándole información sobre su posición y grado de desarrollo (Cosgrove, 1997). La pared celular primaria nace durante la división celular y rápidamente incrementa su superficie durante la expansión celular (Ochoa-Villarreal *et al.*, 2012).

Las paredes celulares primarias establecen las bases para la forma de la célula y proporcionan resistencia a las fuerzas de atracción ejercidas por la presión de turgencia; también deben ser capaces de controlar la expansión y permitir el crecimiento celular (Fangel *et al.*, 2012).

La estructura de la pared celular se modifica continuamente, se adapta a las etapas de desarrollo y condiciones ambientales. Las células de la planta forman la laminilla media y la pared primaria durante el crecimiento inicial y la expansión de la célula. En muchas células, la pared es engrosada y fortalecida por la adición de una pared secundaria. La pared primaria se caracteriza por tener relativamente menos celulosa y más pectina comparada con la pared secundaria. La pared primaria contribuye a la integridad estructural de la pared, adhesión celular y transducción de señales. La fracción mayor de polisacáridos de la pared primaria, del tipo no celulósicos, en las paredes de especies dicotiledóneas y gramíneas son los polisacáridos pécticos (ONeill y York, 2003).

Los principales componentes de la pared celular son polisacáridos, proteínas, compuestos fenólicos, como lignina, agua e iones (Hématy *et al.*, 2009) y en algunos casos están presentes otras moléculas orgánicas como cutina y suberina (García y Peña-Valdivia, 1995).

Los polisacáridos son macromoléculas constituidas por unidades de monosacáridos y en la célula pueden ser de reserva, como el almidón, y estructurales, como las pectinas, hemicelulosas y celulosas. Estos grupos de polisacáridos están en proporciones variables en los vegetales y varían según la

especie, el órgano o tejido, el estado de madurez o etapa fenológica de la planta (García y Peña, 1995).

Los polisacáridos estructurales se clasifican en dos grupos: a uno se le denomina solubles, e incluye a las pectinas, los mucilagos y un grupo de hemicelulosas (clasificadas como gomas); al otro grupo se le denomina insoluble, por su solubilidad limitada en agua; y está integrado por algunos tipos de hemicelulosas y la celulosa (Álvarez y Peña-Valdivia, 2009; Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2004). La composición en las plantas vasculares es aproximadamente 30% celulosa, 30% hemicelulosas y 35% de pectinas (Ochoa-Villareal *et al.*, 2012). Los polisacáridos estructurales tienen una amplitud de funciones fisiológicas, como la protección contra factores ambientales (Loveys *et al.*, 2004; Nobel *et al.*, 1992; Reid, 1985). Al respecto, Loveys *et al.* (2004) sugirieron que la capacidad de estas biomoléculas, como los mucílagos y las pectinas, para hidratarse puede ser un mecanismo para la resistencia de las plantas a la sequía. De ser así, surge la especulación de que las especies silvestres como *Ferocactus spp.* tienen concentraciones altas de estos polisacáridos y su proporción podría incrementarse en condiciones de déficit de humedad en el suelo.

El mucílago es una mezcla de polisacáridos encontrada comúnmente en diversos órganos de muchas especies de plantas superiores, aunque se considera un polisacárido estructural, propiamente no forma parte de la pared celular. Debido a su alta variabilidad en términos de composición química; Franz (1979) señaló que el mucílago probablemente asume una multitud de funciones fisiológicas en

las plantas. Esta mezcla de polisacáridos se encuentra en rizomas, raíces y endospermo de la semilla, donde puede actuar principalmente como reservas de energía (Franz, 1979). Los mucílagos foliares también desempeñan un papel en las respuestas a las heridas (Clarke *et al.*, 1979), las interacciones planta-patógeno (Davis *et al.*, 1986), el transporte de agua (Zimmermann *et al.*, 1994) y las respuestas al estrés abiótico (Goldstein y Nobel, 1991; Lipp *et al.*, 1994; Zimmermann *et al.* 1994, 2007). Aunque en la literatura hay información limitada de las funciones de los mucílagos en tallos fotosintéticos de las cactáceas como *Ferocactus* spp. es posible que cumplan funciones similares a las descritas para los tejidos foliares.

Las hemicelulosas son polisacáridos ramificados complejos, formados por azúcares diversos; sus funciones fisiológicas en las plantas probablemente dependen de su estructura molecular, tamaño molecular y abundancia en el tejido (García y Peña-Valdivia, 1995). Conocer estos aspectos permitiría entender mejor su papel en el crecimiento y desarrollo de las plantas y en su interacción con el ambiente (López-Palacios *et al.*, 2012). Por su papel como sensores del ambiente, las hemicelulosas, como se ha sugerido para los mucílagos (Nobel *et al.* 1992), podrían también apoyar el mantenimiento de las actividades fisiológicas en los tallos fotosintéticos de especies como *Ferocactus* spp. cuando el  $\Psi_A$  del suelo represente un déficit de humedad para la planta, como es frecuente en el ambiente natural de distribución de estas especies.

Popper y Fry (2004) basados en la distribución amplia de xiloglucanas, un grupo de hemicelulosas, en plantas vasculares, sugirieron que la evolución de las

xiloglucanas como polisacáridos que se unen a la celulosa en las paredes celulares puede haber conferido una ventaja particular para la colonización de ambientes secos. Además, York (2004) encontró que los patrones de ramificación molecular de las xiloglucanas (cadenas laterales en una molécula lineal de polisacáridos) es fuertemente dependiente de la especie.

En un estudio sobre la composición de los polisacáridos estructurales de cladodios tiernos de *Opuntia ficus-indica*, una especie domesticada, y su modificación por la falta de riego a las plantas por 60 días, se observó el incremento de mucilago de 2.5 a 6.0 % y pectinas de 3.8 a 15.0 % con la caída del potencial de agua ( $\Psi_A$ ) del suelo de -0.3 a -3.27 MPa. Además, en el mismo estudio se observó que también las hemicelulosas y la celulosa aumentaron de 4.5 a 18.0 % y 4.5 hasta 21.0 % (García, 2007).

El presente estudio tuvo como objetivo evaluar el efecto de la disminución del potencial de agua ( $\Psi_A$ ) del suelo durante un año, en el contenido de polisacáridos estructurales en el clorénquima y el parénquima de plantas de *Ferocactus histrix* y *F. pilosus*, en condiciones de invernadero, bajo la hipótesis de que el contenido de los polisacáridos estructurales se modifican sin un patrón único y en mayor proporción con la disminución del potencial de agua del suelo.

### **Material y Métodos**

Cincuenta plantas de *F. histrix* y 50 de *F. pilosus* de 10 años de edad fueron adquiridas en el Instituto de Investigación de Zonas Desérticas de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí, México. Las plantas de ambas especies fueron

producidas a partir de semilla y cultivadas en condiciones de invernadero (22°09'04" N y 100°58'34" O, altitud 1 870 m, clima BSokw(e)gw" y temperatura media anual de 17.8 °C; García, 2004) en macetas con suelo. Las plantas de *F. pilosus* estaban en etapa vegetativa y de las plantas de *F. histrix* 28 estaban en etapa vegetativa y 22 en etapa reproductiva. En el estudio se evaluaron sólo las plantas en etapa vegetativa.

Para su análisis las plantas fueron trasladadas a un invernadero del Posgrado en Botánica del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Estado de México (19°27' N, 98°54' W), con clima subhúmedo (Köppen: Cb(wo)(w)(i')(g)), lluvias en verano y temperatura media anual de 15.2 °C (García, 2004). Durante el estudio la humedad relativa y la temperatura media diurna/nocturna fueron 15/31 % y 35/10 °C. Cada grupo de plantas fue dividido en dos, uno fue mantenido con riego semanal (500 ml) y al otro se le suspendió el riego durante un año, entre junio de 2013 y mayo de 2014.

Para determinar el contenido de polisacáridos estructurales en las plantas de *F. histrix* y *F. pilosus* se siguió la metodología descrita por Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004 y 2006). Para esto las plantas se trasladaron al laboratorio de Biofísica del Posgrado en Botánica del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Estado de México. Se retiraron las espinas con la ayuda de unas tijeras para jardinería (Truper ®), el tallo se cortó por la mitad con un cuchillo y se separaron 5 g de parénquima y de clorénquima, el peso de las muestras se registró con una balanza analítica (Scientech, EE. UU., precisión de 0.0001 g). Los tejidos fueron separados con apoyo de un microscopio-estereoscópico (ZEISS

1,25x). Las muestras se envolvieron en segmentos de lámina de aluminio y se introdujeron inmediatamente en un congelador (Cool-lab, EE.UU.) a -20 °C. Después las muestras fueron deshidratadas en un liofilizador (Labconco 4.5, E.E.U.U.).

Las muestras liofilizadas fueron trituradas manualmente en un mortero hasta obtener un polvo fino. De cada tejido se extrajo el mucílago por ebullición de la muestra con agua destilada durante 15 min y se centrifugó por 10 min a 2500 g. El mucilago queda en forma soluble en la fase acuosa o sobrenadante, por lo que los sobrenadantes se mantuvieron en refrigeración hasta continuar con el proceso. El residuo, tejido sin mucilago, se utilizó para solubilizar las pectinas en una solución de oxalato de amonio ((NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>C<sub>2</sub>O<sub>4</sub>) acuoso al 0.5 %, mediante el mismo procedimiento que para el mucilago.

Después de extraer las pectinas, del residuo sólido se extrajeron dos grupos de hemicelulosas, las denominadas débilmente unidas y las fuertemente unidas a la celulosa. El primer grupo se solubilizó en una solución de hidróxido de potasio (KOH) acuoso al 5%, dejando el residuo sólido (remanente de la extracción de mucílago y pectinas) con agitación constante (826 g) en un agitador de vaivén (Shaker, EE.UU.), por 24 h. La solución de hemicelulosas se separó (como sobrenadante) del residuo sólido mediante centrifugación durante 10 min a 2500 g. Las hemicelulosas fuertemente unidas se extrajeron con hidróxido de potasio acuoso al 24% en la fase sólida residual con el mismo procedimiento usado para las hemicelulosas débilmente unidas.

La celulosa se obtuvo por lavado acuoso del residuo, con agua destilada, hasta alcanzar pH neutro.

La extracción de cada grupo de polisacáridos se hizo por triplicado en cada muestra. Los sobrenadantes con cada grupo de polisacáridos (mucilagos, pectinas y hemicelulosas) en solución se reunieron y luego se precipitaron con etanol enfriado a  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$  y se mantuvieron en refrigerador a  $5 \pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$  por 24 h. Luego cada grupo se separó de la fase acuosa por centrifugación a 2500 g por 10 min.

Los polisacáridos, incluida la celulosa, fueron purificados por diálisis en membrana tubular (Spectra de 1.8 mm de espesor, EE.UU.), contra agua destilada por 72 h y con cambio del agua cada 8 h. Después de la diálisis, los polisacáridos fueron transferidos a frascos de plástico, congelados, deshidratados totalmente por liofilización y pesados en una balanza analítica (Scientech, EE.UU). Los valores se expresaron en porcentaje respecto al tejido seco utilizado para la extracción.

El potencia de agua ( $\Psi_A$ ) de los tejidos y del suelo fue evaluado con un medidor de  $\Psi_A$  (Dewpoint Potention Meter WP4C). Muestras de suelo fueron extraídas a 5 cm de la superficie de la maceta; el  $\Psi_A$  se expresó en MPa.

El estudio se desarrolló con un diseño experimental completamente al azar con cuatro repeticiones, dos tejidos y una planta como unidad experimental. Los datos del contenido de polisacáridos estructurales fueron analizados mediante análisis de varianza, formando tres tiempos (3, 6 y 12 meses), con el paquete estadístico SAS versión 9.3.

Además, se realizaron comparaciones múltiples de medias con la prueba Tuckey ( $P \leq 0.05$ ) entre los tiempos de muestreo, con el paquete estadístico SAS versión 9.3. También se realizaron comparaciones entre condiciones de riego en cada tiempo, con la prueba t-student con el programa SigmaPlot de Jandel Scientific (Versión 11.0).

## **Resultados y Discusión**

### **Mucílago**

#### *Ferocactus histrix*

En *F. histrix* el contenido de mucílago, en el clorénquima y en el parénquima, fluctuó durante el año de evaluación y en dependencia del  $\Psi_A$  del suelo. El contenido de mucílago en el clorénquima y en el parénquima no se modificó significativamente después de 3 meses sin riego en las plantas ( $\Psi_A$  del suelo -70 MPa; Cuadro 1); en promedio, el contenido de este grupo de polisacáridos tendió a ser mayor (3.3 %) en el clorénquima que en el parénquima (2.8 %) (Figura 5.1). Esta diferencia no significativa entre los tejidos pareció estar inversamente relacionada con su  $\Psi_A$ , mayor en el clorénquima con  $\Psi_A$  menor (-1.29 MPa) que en el parénquima (-1.18 MPa) (Cuadro 2).

Seis meses sin riego, con la caída del  $\Psi_A$  del suelo (-117.56 MPa) el contenido de mucílago de ambos tejidos disminuyó significativamente respecto al de las plantas con riego; la disminución fue mayor en el clorénquima (77 %) que en el parénquima (56 %) (Figura 5.1).

En contraste, 12 meses sin riego propiciaron el incremento significativo de los mucílagos en ambos tejidos, respecto a los de las plantas con riego; el incremento fue similar en los tejidos (entre 42 y 46 %) (Figura 5.1). El incremento de este grupo de polisacáridos (de 2.5 a 6.0 %) también se observó en nopalitos de plantas de *O. ficus-indica* que permanecieron 6 meses sin riego (García, 2007).

El contenido de mucílago en las plantas se modificó por otros factores diferentes al  $\Psi_A$  del suelo, pues disminuyó 12 meses después de establecido el estudio, en ambos tejidos de las plantas con riego (en promedio 57 % en clorénquima y 43 % en parénquima), respecto a sus similares a los 3 y 6 meses (Figura 5.1). Al respecto, se han identificado modificaciones en el mucílago de plantas halófitas en respuesta a la salinidad del sustrato (Ghanem *et al.*, 2011), en la aclimatación a temperaturas bajas de *Opuntia ficus-indica* (Goldstein y Nobel, 1991), y en la tolerancia a la congelación de plantas de Hawái (Lipp *et al.*, 1994). Aunque el o los factores que disminuyeron el contenido de mucílago no son identificables en este momento sobresalió el aumento de estos polisacáridos en las plantas sin riego (Figura 5.1).

**Cuadro 5.1** Potencial de agua ( $\Psi_A$ ) y contenido de humedad del suelo de crecimiento de *Ferocactus histrix* y *F. pilosus*, con y sin riego durante 3, 6 y 12 meses.

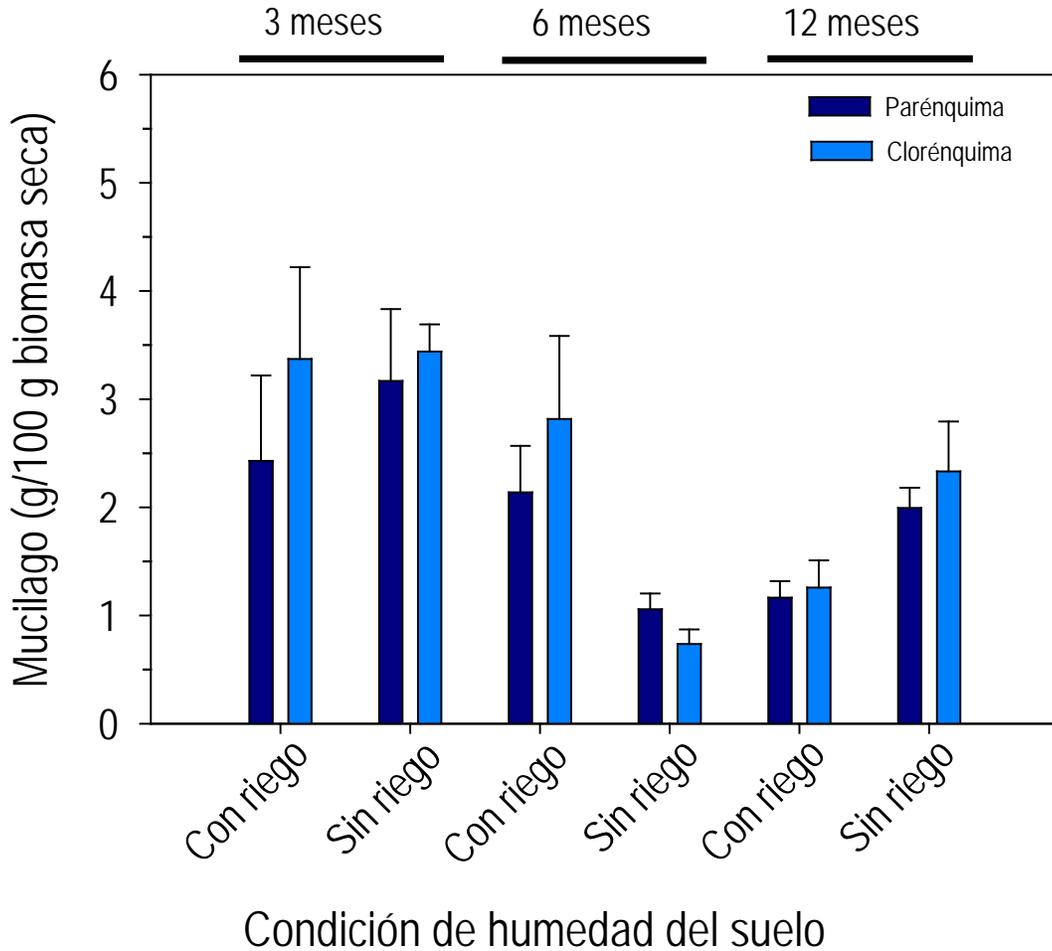
Tiempo (meses)	Suelo de <i>F. histrix</i>				Suelo de <i>F. pilosus</i>			
	$\Psi_A$ (MPa)		Humedad (%)		$\Psi_A$ (MPa)		Humedad (%)	
	R	S R	R	S R	R	S R	R	S R
3	-20.35±2.41a	-70.56±3.28b	7.32±0.20	7.66±0.93	-23.67±2.74a	-50.20±2.84b	9.42±0.11	7.92±1.55
6	-23.68±7.86a	-117.56±6.05b	8.58±1.72	5.83±0.98	-30.37±6.65a	-87.22±7.57b	7.46±1.87	8.31±0.41
12	-44.00±0.95a	81.61± 1.33b	6.67±1.99	7.87±3.64	-6.84±0.97a	-74.77±1.85b	8.89±1.70	5.30±2.28

R: riego semanal; S R: sin riego; ± desviación estándar.

**Cuadro 5.2** Potencial de agua ( $\Psi_A$ ) de los tejidos primarios (clorénquima y parénquima) de *Ferocactus histrix* y *F. pilosus*, con y sin riego durante 3, 6 y 12 meses.

Tiempo (meses)	<i>F. histrix</i>				<i>F. pilosus</i>			
	$\Psi_A$		$\Psi_A$		$\Psi_A$		$\Psi_A$	
	Clorénquima		Parénquima		Clorénquima		Parénquima	
	R	S R	R	S R	R	S R	R	S R
3	-1.27±0.39a	-1.29±0.30a	-1.18±0.33a	-1.21±0.27a	-1.19±0.32a	-1.27±0.35a	-1.31±0.39a	-1.26±0.42a
6	-4.51±0.88a	-4.75±1.85a	-2.44±0.10a	-3.99±0.59b	-2.09±1.26a	-2.93±0.35a	-2.47±1.26a	-3.68±0.35a
12	-1.74±0.18a	-4.61±0.53b	-2.53±0.68a	-3.23±0.79b	-3.03±0.40a	-4.38±0.43b	-4.78±0.39a	-9.29±0.38b

R: riego semanal; S R: sin riego; ± desviación estándar.



**Figura 5.1** Contenido de mucilago en clorénquima y parénquima de plantas de *Ferocactus histrix*, de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.

La familia cactácea se caracteriza por la producción de mucilago, que es usado en la industria alimentaria y otras (Sáenz *et al.*, 2004). En nopal (*Opuntia* spp.) se han cuantificado cantidades variables de este grupo de polisacáridos (entre 4 y 14 %) en dependencia de la variante y la especies (Camacho *et al.*, 2007; López-Palacios *et al.*, 2012); en dependencia del cultivar de *O. ficus-indica* (3.8 a 8.6 %) y en dependencia del

tipo de fruto, dulce (0.79 a 1.03 %) (Peña *et al.*, 2012) o ácido (7.43 g%) (Álvarez y Peña-Valdivia, 2009).

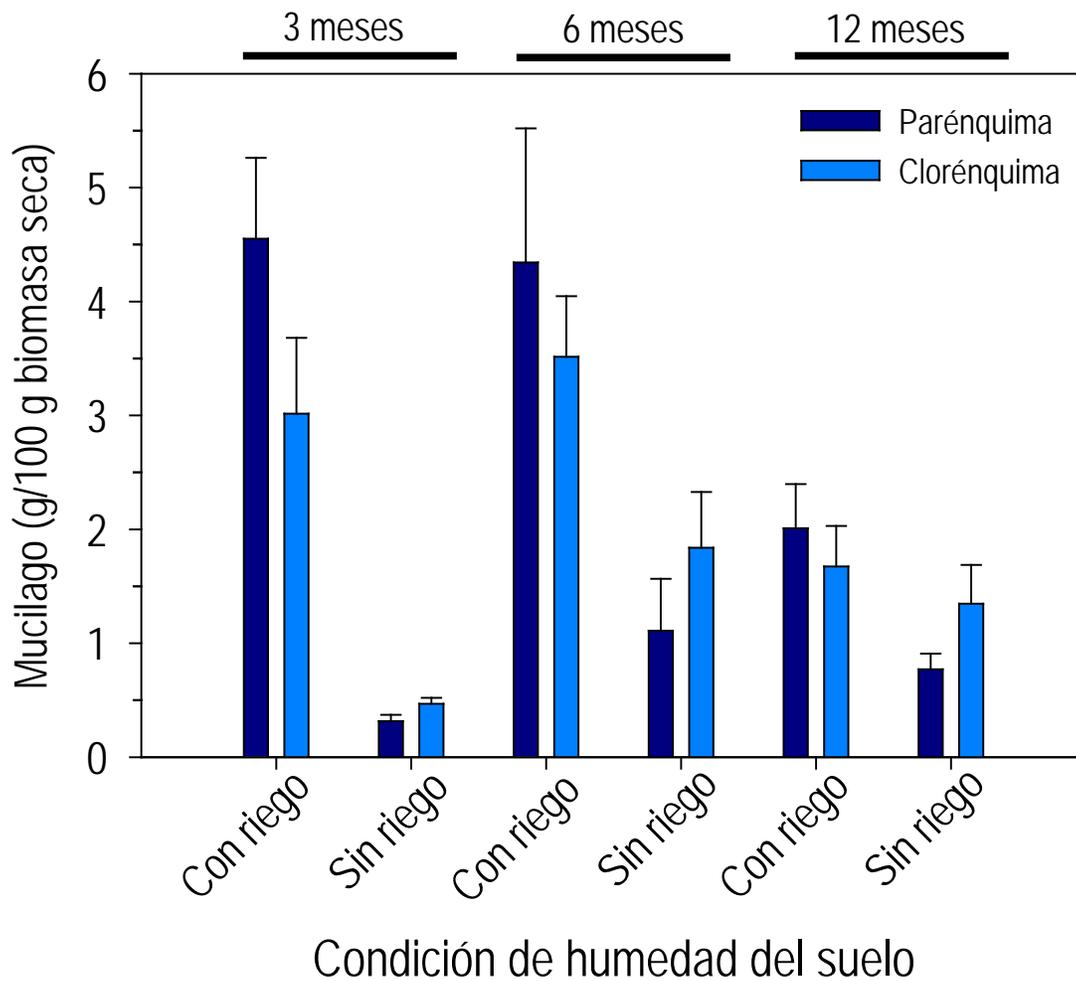
### *Ferocactus pilosus*

En *F. pilosus* el contenido de mucílago disminuyó en ambos tejidos con la época del año y con la caída del  $\Psi_A$  del sustrato. En las plantas con riego el parénquima tendió a acumular más mucílago (en promedio 3.6 g/100 b.s.) en comparación con el clorénquima (en promedio 2.0 %) a lo largo del año; en contraste, sin riego la relación se invirtió (1.10 y 0.73 %) (Figura 5.2). Aunque estas diferencias no fueron significativas las tendencias de acumulación del polisacárido entre los tejidos pueden ayudar a conocer cómo se regulan los procesos fisiológicos en *F. pilosus*, es el caso del parénquima donde se almacena el agua.

La disminución del contenido de mucílagos por la ausencia de riego presentó un gradiente en el tiempo, en ambos tejidos. La disminución más drástica ( $\Psi_A$  del suelo - 50.20 MPa) se observó a los 3 meses (83 % en el clorénquima y 94 % en el parénquima, cuando su  $\Psi_A$  era -2.06 y -2.64 MPa, respectivamente) (Figura 5.2; Cuadro 2).

Después de 6 meses sin riego ( $\Psi_A$  del suelo -87 MPa) el contenido de mucílago disminuyó 51 % en el clorénquima y 72 % en el parénquima respecto a los tejidos equivalentes de las plantas con riego. Y después de un año las disminuciones del polisacárido representaron 20 y 62 % en los tejidos, respectivamente (Figura 5.2), aunque el  $\Psi_A$  promedio del suelo sin riego ya no cambió (-81 MPa) respecto a los 6

meses y los  $\Psi_A$  de los tejidos sí disminuyeron significativamente, a -2.86 MPa en el clorénquima y -4.74 MPa en el parénquima, únicamente la caída del contenido de mucílago del parénquima fue significativa.



**Figura 5.2** Contenido de mucílago en clorénquima y parénquima de plantas de *Ferocactus pilosus*, de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.

El contenido de mucílago en las plantas de *F. pilosus*, como en el caso de *F. histrix*, disminuyó al año, en ambos tejidos de las plantas con riego (en promedio 48 % en clorénquima y 38 % en parénquima), respecto a sus similares a los 3 y 6 meses (Figura 5.2). Lo que confirmó que el contenido de este polisacárido en ambas especies de *Ferocactus* es afectado por uno o más factores diferentes al  $\Psi_A$  del suelo, como la luz, la humedad relativa, la temperatura diurna, nocturna o de la época del año, o algunos otros factores aislados o combinados (Goldstein *et al.*, 1991 a; Nobel *et al.*, 1992).

El contenido de mucilago en *F. pilosus* fue menor al de los cladodios de *Opuntia ficus-indica* (9 a 19 %) cuantificado por Goldstein y Nobel (1991 b) y (19.4 %) Sepúlveda *et al.* (2007). En contraste coincidió con los valores (más de 3 %) obtenidos en cladodios por Mediana-Torres *et al.* (2000) y en nopalitos (3.8 a 8.6 %) por Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004 y 2006) de plantas de *Opuntia* spp. que crecían en condiciones controladas.

La disminución del contenido de mucílagos después de 6 meses sin riego en ambas especies de *Ferocactus* (Figura 5.1 y 5.2) fue opuesta a la observada en nopalitos de los cultivares Moradaza y Solferino de *O. ficus-indica* por Camacho *et al.* (2007). En ese estudio con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo, de -0.14 a -3.5 MPa, incrementó (28 y 35 %) significativamente el contenido de mucilago en los dos cultivares. En el mismo estudio el contenido de mucílago de los nopalitos del cultivar Copena (*O. ficus-indica*) y de una recolecta silvestres de *O. streptacantha* fluctuó sin una tendencia única con la caída del  $\Psi_A$  del suelo, y con el  $\Psi_A$  menor del suelo (-3.5 MPa) no se modificó respecto a los nopalitos de las plantas con  $\Psi_A$  del suelo de -0.14 MPa.

La disminución del contenido de mucílagos en ambas especies de *Ferocactus* (Figura 5.1 y 5.2) es opuesta a lo observado en *Opuntia* sp. García (2007) comparó el contenido de este polisacárido en nopalitos de plantas de cinco cultivares de *Opuntia ficus-indica* y de la especie silvestre *O. streptacantha*, con riego semanal y sin él por 60 días. En esas condiciones las plantas estuvieron en suelo con  $\Psi_A$  que cambió de -0.3 a -3.27 MPa y el incremento significativamente del contenido de mucilago en los nopalitos fue de 2.5 a 6.0 %.

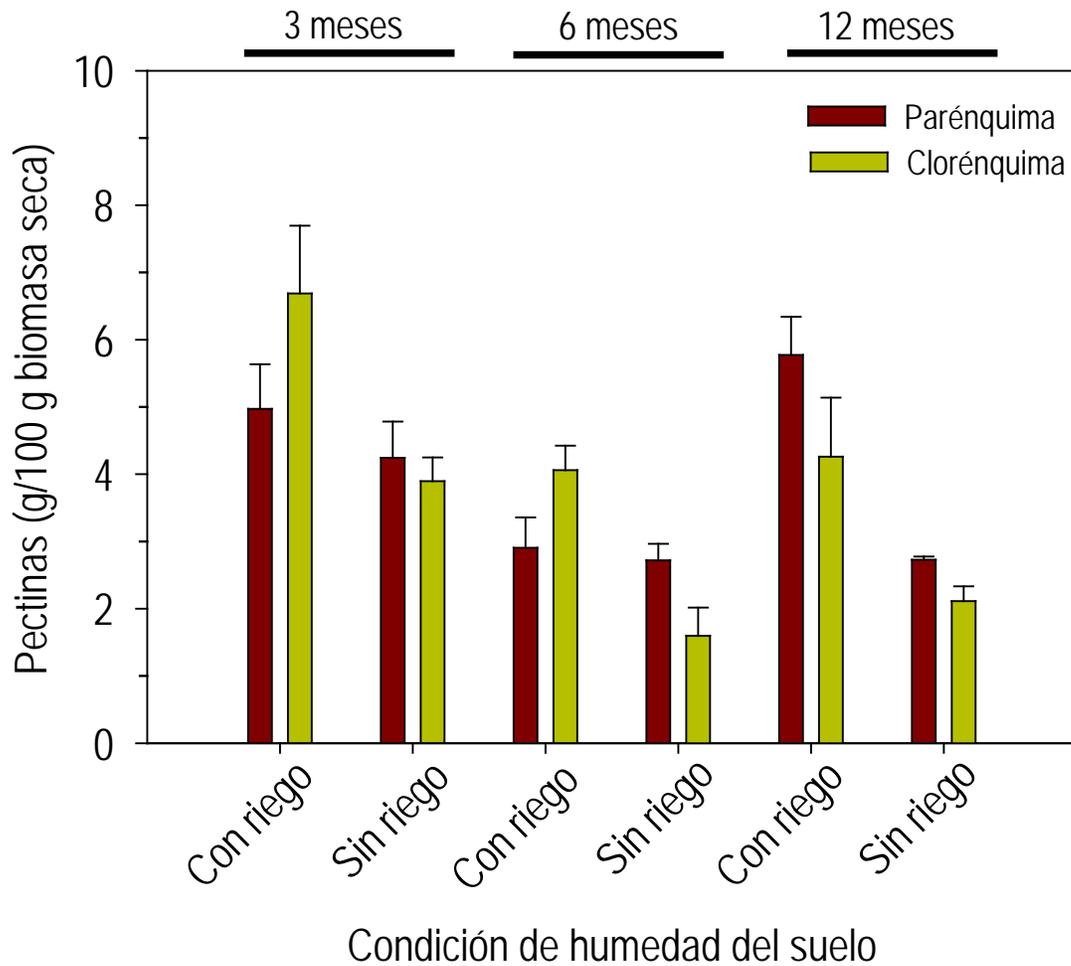
## **Pectinas**

### *Ferocactus histrix*

Con riego el contenido de pectinas en ambos tejidos de las plantas de *F. histrix* fluctuó durante el año. El contenido menor de estos polisacáridos se observó a los 6 meses, la disminución fue igual (60 %) en los tejidos de las plantas comparada con la primera evaluación (3 meses del inicio del estudio). En las condiciones del estudio, la presencia de las pectinas en ambos tejidos se reactivó a los 12 meses y fue significativamente similar a la de los 3 meses (Figura 5.3).

Aunque el  $\Psi_A$  en el clorénquima de las plantas con riego también disminuyó en el año de evaluación (1.3 MPa en promedio), la disminución del contenido de pectinas en este tejido en el mismo tiempo parece no relacionarse con el  $\Psi_A$  del tejido (Cuadro 2).

La disminución del  $\Psi_A$  en el clorénquima de las plantas con riego a lo largo del año indica que la cantidad de agua aplicada semanalmente fue insuficiente para evitar la deshidratación parcial de sus tejidos.



**Figura 5.3** Contenido de pectinas en clorénquima y parénquima de plantas de *Ferocactus histrix*, de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.

La ausencia de riego provocó la disminución significativa del contenido de pectinas en el clorénquima de las plantas de *F. histrix* desde los 3 y hasta los 12 meses, respecto a las mantenidas con riego. La caída representó hasta 61 %, a los 6 meses. En contraste la diferencia en el contenido de pectinas en el parénquima, de las plantas

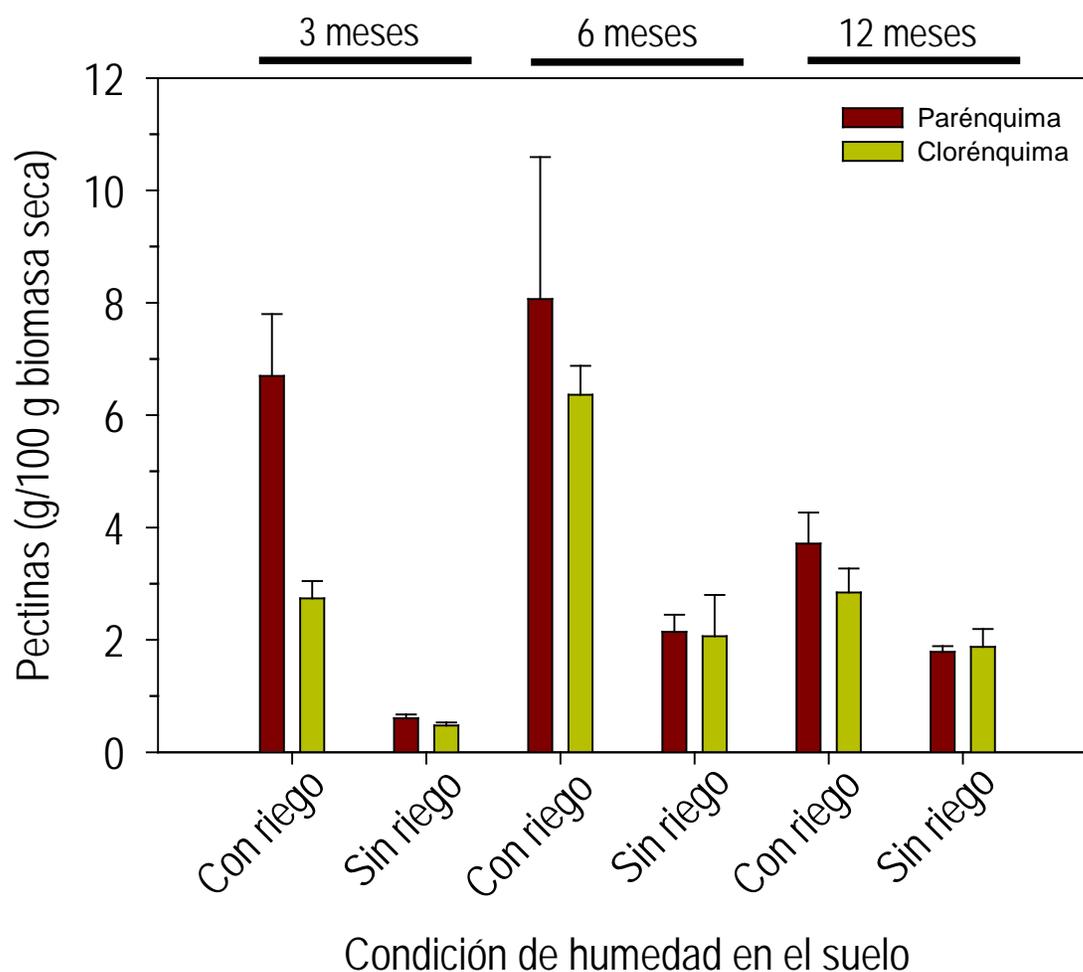
con y sin riego, entre los muestreos fue significativa solo a los 12 meses y representó 50 % del contenido en las plantas con riego (Figura 5.3).

### *Ferocactus pilosus*

En *F. pilosus* se observaron diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ) en el contenido de pectinas de cada tejido y en ambas condiciones de riego. Con riego el contenido en el clorénquima aumentó significativamente (más del doble) en la evaluación de los 6 meses en comparación con la de 3 meses; este incremento no se mantuvo y al año las plantas con riego recuperaron la concentración de los 3 meses. En las mismas condiciones, las pectinas en el parénquima disminuyó (45 %) únicamente a los 12 meses (Figura 5.4).

Sin riego, el contenido de pectinas de ambos tejidos de *F. pilosus* disminuyó drásticamente en el clorénquima (83, 68 y 34 %) y en el parénquima (91, 73 y 52 %) en comparación con los tejidos de las plantas con riego (Figura 5.4).

El contenido de mucílago en los tallos modificados de plantas de otras cactáceas, cultivadas en ambientes diferentes, ha sido documentado. Peña-Valdivia *et al.* (2012) documentaron la variabilidad del contenido de pectinas en nopalitos (*Opuntia* spp.), cultivados en un banco de germoplasma, en el Estado de México, de los 11 cultivares de consumo mayor en México, y los contenidos fluctuaron desde 5.32 % en el cv. Atlixco hasta 14.0 % en el cv. Blanco Espinoso.



**Figura 5.4** Contenido de pectinas en clorénquima y parénquima de plantas de *Ferocactus pilosus*, de 10 años de edad, c riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.

López-Palacios *et al.* (2011) determinaron el contenido de pectinas en nopalitos de 14 variantes de cinco especies de *Opuntia* (*O. streptacantha*, *O. hyptiacantha*, *O. megacantha*, *O. albicarpa* y *O. ficus-indica*) cultivadas en un banco de germoplasma en Zacatecas, para determinar su diferenciación por el efecto de la domesticación; los autores observaron que el contenido de pectinas fue desde tres hasta cerca de siete

veces menor que el contenido de mucilago, las pectinas tuvieron una variación significativa en las 14 variantes, de 1.4 a 2.9 % en biomasa seca. Estos resultados, mostraron que las pectinas en los nopalitos parecen no estar relacionadas directamente con las adaptaciones que determinan la selección natural y humana, por domesticación. Goycoolea y Cárdenas (2003) indicaron la gran amplitud que existe en el contenido de pectinas en cladodios de *Opuntia* spp. entre 1.0 y 23.9 %.

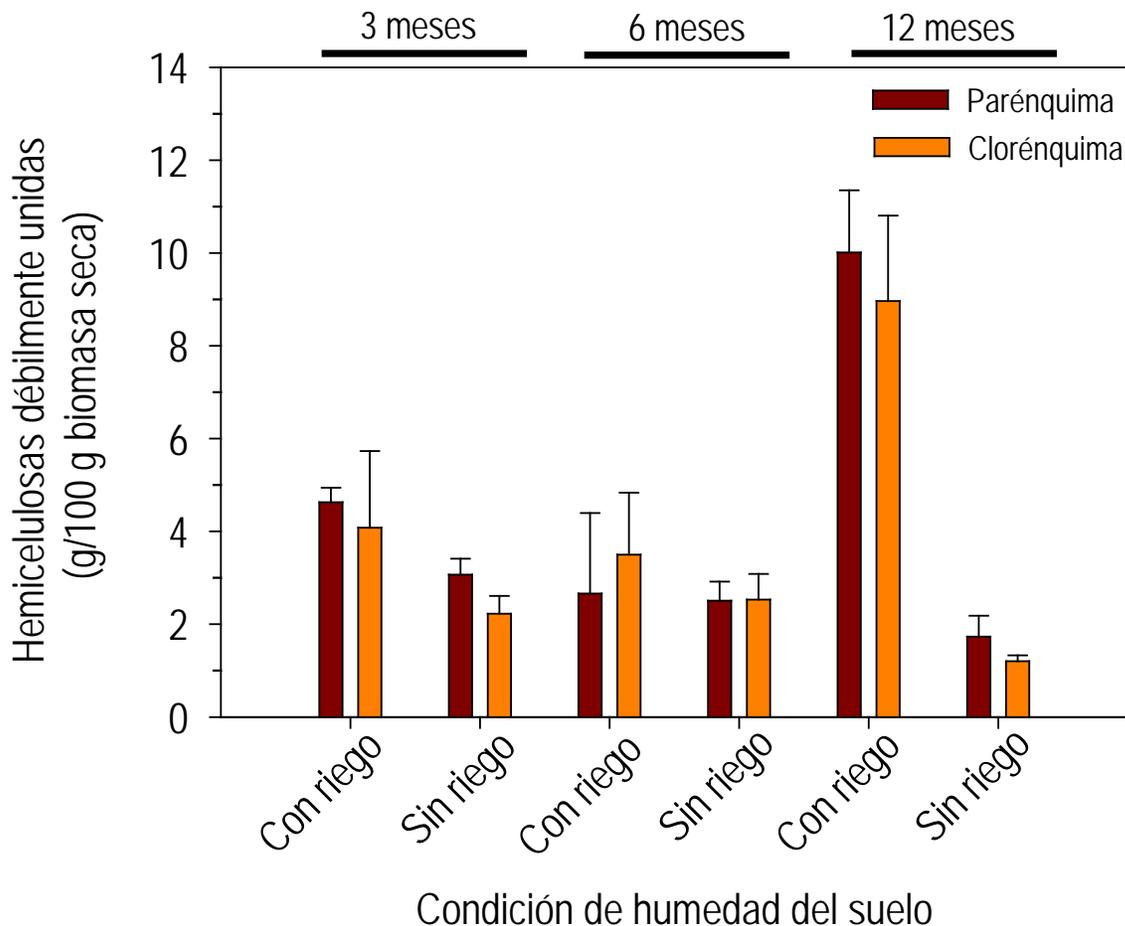
Camacho *et al.* (2007) cuantificaron el efecto del  $\Psi_A$  del suelo (de -0.14 a -3.5 MPa, después de 63 días sin riego) en el contenido de pectinas de nopalitos del cv. Moradaza. En ese estudio el contenido de ese grupo de polisacáridos incrementó linealmente, de 6.5 a 18 % con la caída del  $\Psi_A$  del suelo. García (2007) evaluó el efecto de la caída del  $\Psi_A$  del suelo (-0.3 a -3.27 MPa) debida a la suspensión de riego por 60 días en el contenido de mucílago en cinco cultivares de *Opuntia ficus-indica* y una variante silvestre de *O. streptacantha*. En ese estudio la caída del  $\Psi_A$  provocó el incremento significativo del contenido de pectinas en los nopalitos, en promedio de 3.8 a 15.0 %. Los resultados de estos estudios indican que la caída del  $\Psi_A$  del suelo, por falta de agua, afecta el contenido de pectinas en forma opuesta entre los géneros *Opuntia* y *Ferocactus*.

### **Hemicelulosas débilmente unidas**

#### *Ferocactus histrix*

El contenido de hemicelulosas débilmente unidas en las plantas con riego cambió en el tiempo, pues incrementó significativamente ( $P \leq 0.05$ ) más del doble en el clorénquima a los 12 meses respecto a los 3 y 6 meses. Una tendencia similar se

observó en el parénquima, pero con un incremento mayor a los 12 meses, pues casi se triplicó (Figura 5.5).



**Figura 5.5** Contenido de hemicelulosas débilmente unidas en clorénquima y parénquima de plantas de *Ferocactus histrix*, de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.

Sin riego el contenido de hemicelulosas débilmente unidas del clorénquima y del parénquima fluctuó en los primeros 3 y 6 meses de manera similar que en los tejidos de las plantas con riego. En contraste, a los 12 meses este grupo de polisacáridos disminuyó significativamente ( $P \leq 0.05$ ) respecto a las plantas con riego, en ambos

tejidos la disminución representó más de siete veces y seis veces en el clorénquima y el parénquima.

Los cambios en el  $\Psi_A$  del suelo y en los tejidos no se relacionaron directamente con los cambios en el contenido de hemicelulosas débilmente unidas; pues, la caída del  $\Psi_A$  del suelo no modificó el contenido de este tipo de hemicelulosas en ninguno de los tejidos en los primeros 6 meses, pero a los 12 meses, aunque el  $\Psi_A$  del suelo ya no disminuyó, respecto a los 6 meses, el contenido se abatió casi totalmente (Figura 5. 5, Cuadro 1).

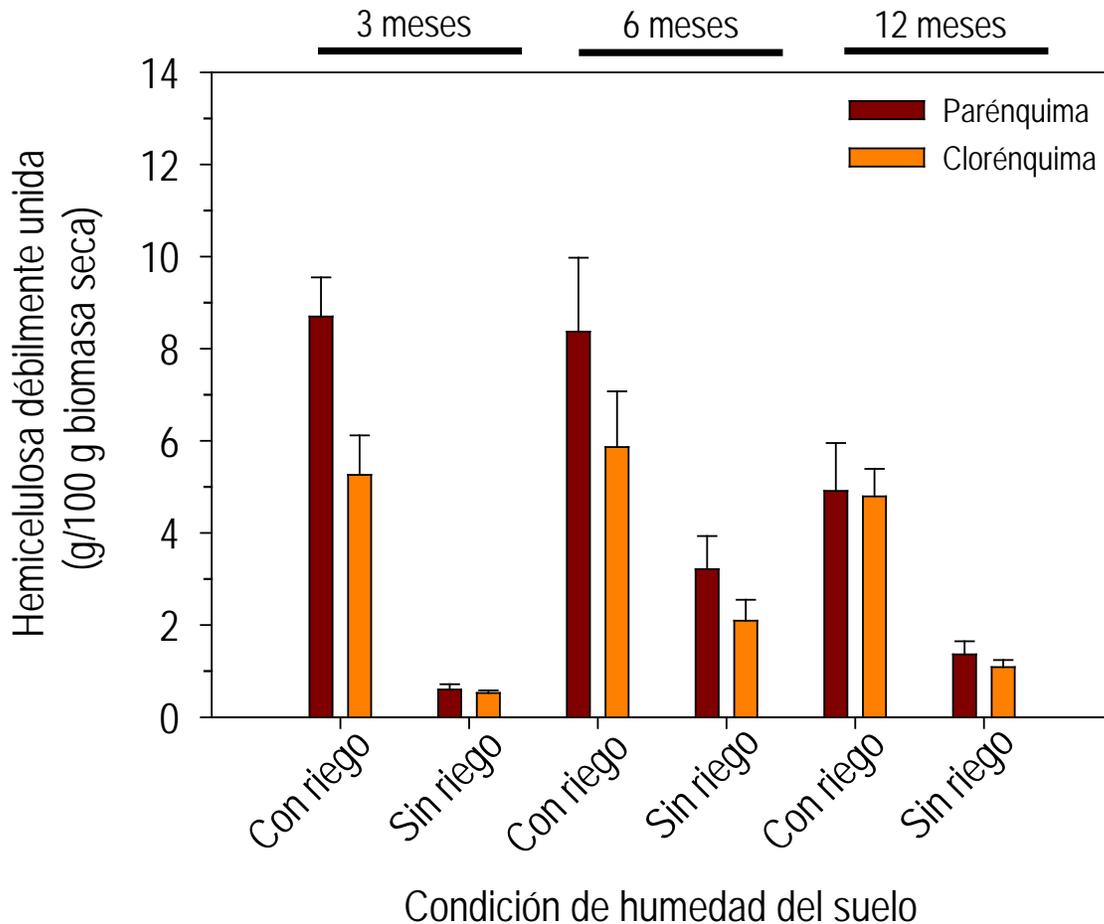
#### *Ferocactus pilosus*

En *F. pilosus* se observaron diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ) en el contenido de hemicelulosas débilmente unidas en ambos tejidos y en ambas condiciones de riego. Las variaciones de este tipo de hemicelulosas en el clorénquima de las plantas de *F. pilosus* con riego semanal no fueron significativas entre los 3 y 6 meses; en contraste, la disminución del 44 % sí fue significativa a los 12 meses.

Las plantas de *F. pilosus* sin riego durante un año tuvieron una fluctuación de 0.60 a 1.36 g/100 g en el parénquima ( $\Psi_A$  de -4.74 MPa) y en el clorénquima ( $\Psi_A$  de -2.86 MPa) fluctuó entre 0.52 a 1.08 g/100 g.

Sin riego, en ambos tejidos de las plantas de *F. pilosus* el contenido de hemicelulosas débilmente unidas disminuyó significativamente a los 3, 6 y 12 meses, las disminuciones representaron 64 y 90 % en el clorénquima y entre 72 y 93 % en el parénquima respecto a los tejidos de las plantas con riego. La disminución del

contenido de estos polisacáridos fue mayor en ambos tejidos después de 3 meses sin riego (Figura 5.6)



**Figura 5.6** Contenido de hemicelulosas débilmente unida en clorénquima y parénquima de plantas de *Ferocactus pilosus*, de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.

Se ha comprobado la riqueza de polisacáridos estructurales o de pared celular en la familia cactácea (Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta, 2004 y 2006). Específicamente, el contenido de hemicelulosas débilmente unidas en cladodios jóvenes y frutos del género *Opuntia* ha sido evaluado con objetivos diversos. Este grupo de polisacáridos,

como los otros analizados previamente, varía ampliamente. En nopalito el contenido de hemicelulosas débilmente unidas (*Opuntia* spp.) varió en un grupo de 11 cultivares de 4.3 a 10.7 % (Peña *et al.*, 2012) y en la pulpa de los frutos dulces de los cultivares Mordaza y Solferino el contenido fue 1.58 y 2.11 % (Peña *et al.*, 2012), en la cáscara del fruto ácido de xoconostle su contenido representó 3.9 % (Álvarez y Peña-Valdivia, 2009) y en nopalitos de 14 variantes, representantes de cinco especies con grado variable de domesticación, representaron entre 2 y 10.5 %.

El contenido de hemicelulosas débilmente unidas y los cambios de éste en las plantas de *F. pilosus* y *F. histrix* fue variable entre los tejidos y se modificó en el tiempo en forma diferente, tanto con riego como sin él. Por lo que, con los resultados no puede describirse un patrón particular del género, con excepción de la disminución significativa a los 12 meses, en ambos tejidos de las plantas sin riego respecto a los de las mantenidas con riego (Figura 5.5 y 5.6).

La relativa estabilidad del contenido de hemicelulosas débilmente unidas después de 3 y 6 meses sin riego, equivalente a la caída del  $\Psi_A$  del suelo a -117.56 MPa en *F. histrix* y la disminución a -87.22 MPa en *F. pilosus* (Figura 5.5 y 5.6) fue opuesta al incremento de este grupo de polisacáridos en nopalitos del cultivar Moradaza de *O. ficus-indica* observada por Camacho *et al.* (2007). En ese estudio con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo, de -0.14 a -3.5 MPa (Cuadro 1), incrementó (28 y 35 %) significativamente el contenido de hemicelulosas en los dos cultivares. En el mismo estudio el contenido de hemicelulosas de los nopalitos del cultivar Copena (*O. ficus-indica*) y de una recolecta silvestres de *O. streptacantha* fluctuó sin una tendencia única con la caída del

$\Psi_A$  del suelo, y con el  $\Psi_A$  del suelo mínimo (-3.5 MPa) no se modificó el contenido del polisacárido respecto a los nopalitos de las plantas con  $\Psi_A$  del suelo de -0.14 MPa.

Las hemicelulosas son biomoléculas formadas por una cadena compleja, ramificada, de monosacáridos; sus funciones fisiológicas en las plantas probablemente dependen de su estructura molecular, tamaño molecular y de la abundancia en el tejido. Las hemicelulosas probablemente actúan como un sensor ambiental, como también se ha sugerido para los mucilagos (Nobel *et al.* 1992), y participan en el mantenimiento de las actividades fisiológicas de los tejidos de la planta, como los de los cladodios cuando el  $\Psi_A$  es bajo y hay un déficit de humedad en el suelo, esto es común cuando *Opuntia* crece en condiciones naturales (López-Palacios *et al.* 2011).

La estabilidad relativa y disminución del contenido de hemicelulosas débilmente unidas en las especies de *Ferocactus* (Figura 5.5 y 5.6) es opuesta a lo observado en *Opuntia* sp. García, (2007) comparó el contenido de estos polisacáridos en nopalitos de cinco cultivares de *Opuntia ficus-indica* y de la especie silvestre de *O. streptacantha*, con riego semanal y sin él por 60 días. Los nopalitos desarrollados en las plantas con riego, con  $\Psi_A$  del suelo de -0.39 MPa, mostraron diferencias pequeñas en el contenido de hemicelulosas débilmente unidas entre los cultivares y la especie silvestre (entre 7.2 y 7.8 %). Pero la suspensión del riego durante 60 días, disminuyó el  $\Psi_A$  del suelo a -3.27 MPa, y propició el incremento del contenido de los polisacáridos hasta 18.3 % en los cultivares y 16 % en *O. streptacantha*.

La respuesta de los tejidos de las especies de *Ferocactus* a la caída del  $\Psi_A$ , por la ausencia de riego, es diferente a la observada en cladodios de *Opuntia* spp. y debido a

la falta de información en la literatura y la derivada del presente estudio no se tiene una explicación para las diferencias entre las especies.

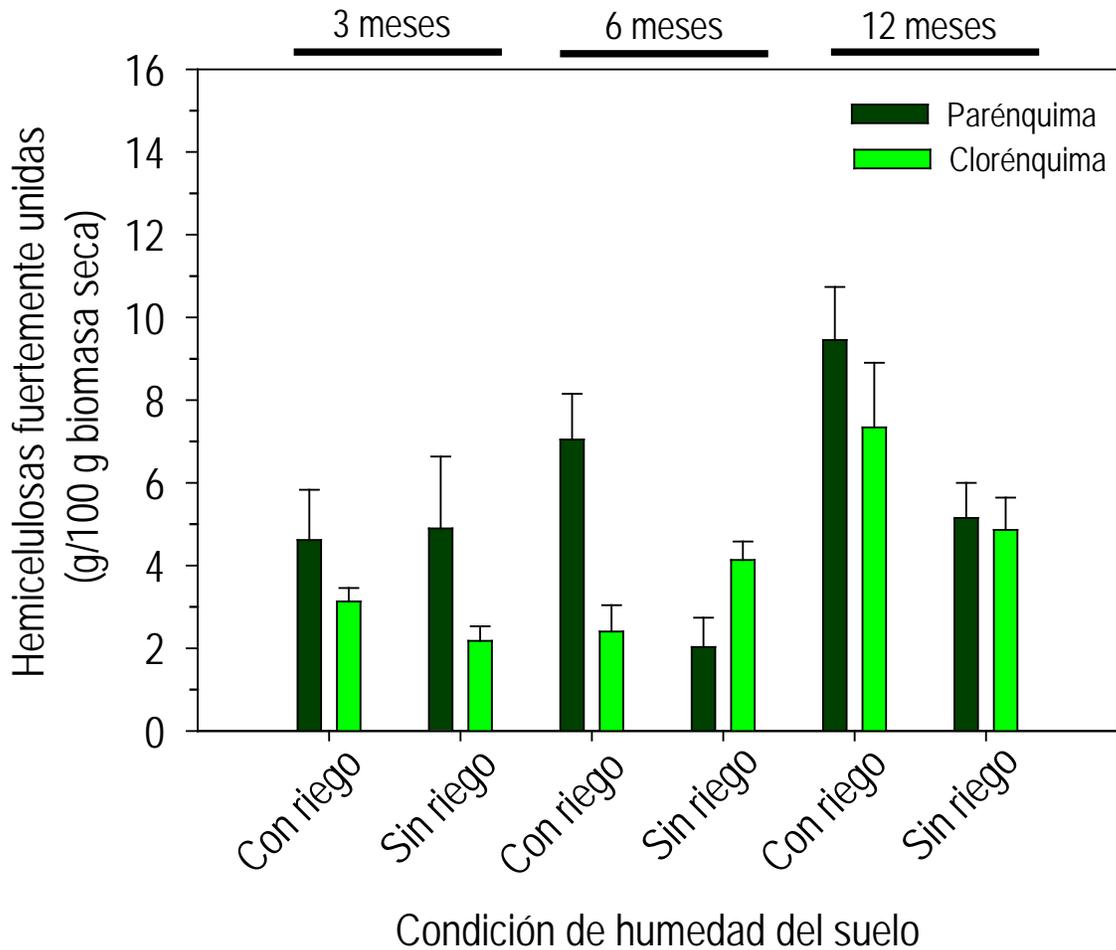
### **Hemicelulosas fuertemente unidas**

#### *Ferocactus histrix*

El contenido de hemicelulosas fuertemente unidas en el clorénquima de las plantas de *F. histrix* con riego mostró una tendencia similar de acumulación que en el parénquima; pues, no cambió a los 3 y 6 meses, e incrementó en el clorénquima cerca de tres veces a los 12 meses, respecto a los primeros meses. La respuesta fue similar en el parénquima, aunque el incremento fue menor, cercano al doble, y los contenidos de hemicelulosas fuertemente unidas fueron significativamente mayores que en el clorénquima (Figura 5.7).

Sin riego, con la caída del  $\Psi_A$  del suelo de -70.56 a -81.61 MPa, los tejidos de las plantas de *F. histrix* modificaron su contenido de hemicelulosas fuertemente unidas con tendencias diferentes entre los 3 y 12 meses, respecto al de las plantas con riego, en suelo con  $\Psi_A$  entre -20.35 a -44 MPa. En el clorénquima de las plantas sin riego por 6 meses sobresalió el incremento de este grupo de polisacáridos; el incremento representó un aumento del 72 % respecto al tejido de las plantas con riego. La disminución aparente de hemicelulosas fuertemente unidas a los 3 y 12 meses no fue estadísticamente significativa respecto a las plantas con riego. (Figura 5.7).

Sin riego, el contenido de hemicelulosas fuertemente unidas en el parénquima de las plantas de *F. histrix* disminuyó significativamente a los 6 meses (72 %) y a los 12 meses (46 %), respecto al mismo tejido de las plantas con riego (Figura 5.7).



**Figura 5.7** Contenido de hemicelulosas fuertemente unidas en clorénquima y parénquima de plantas de *Ferocactus histrix*, de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.

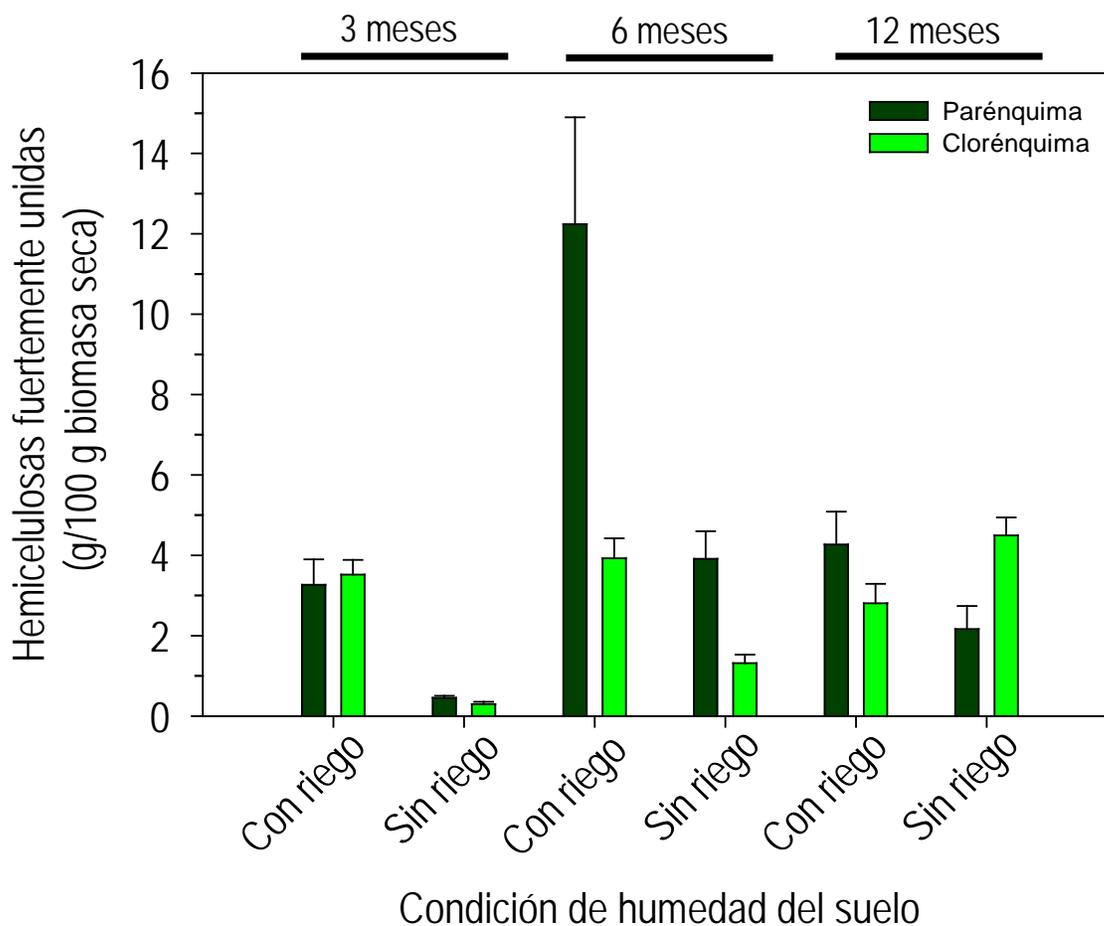
#### *Ferocactus pilosus*

En el clorénquima de las plantas con riego de *F. pilosus* el contenido de hemicelulosas fuertemente unidas fue estable en los primeros 6 meses y disminuyó significativamente (25 %) a los 12 meses, respecto a los primeros meses. En el

parénquima de las mismas plantas sobresalió el contenido significativamente alto de hemicelulosas fuertemente unidas a los 6 meses, ya que representó 12.24 % del tejido seco y tres veces más el contenido promedio del mismo tejido a los 3 y 12 meses.

El clorénquima de las plantas de *F. pilosus* sin riego modificó su contenido de hemicelulosas fuertemente unidas con cierta tendencia en el tiempo. A los 3 meses el contenido de estos polisacáridos disminuyó ( $P \leq 0.05$ ) casi totalmente (92 %), respecto a las plantas con riego; 3 meses después la acumulación de hemicelulosas fuertemente unidas se recuperó parcialmente, por lo que la disminución ( $P \leq 0.05$ ) fue menor (66 %) respecto al contenido en las plantas con riego; y a los 12 meses el contenido de este tipo de hemicelulosas se recuperó totalmente, y sobrepasó con 32 % el de las plantas con riego.

En el parénquima de las plantas sin riego disminuyó significativamente el contenido de hemicelulosas fuertemente unidas de los 3 a los 12 meses, respecto a las plantas con riego. En los tres periodos evaluados la disminución de este tipo de hemicelulosas fue drástica, pues representó entre 60 y 86 % del contenido en el parénquima de las plantas con riego (Figura 5.8).



**Figura 5.8** Contenido de hemicelulosas fuertemente unidas en clorénquima y parénquima de plantas de *Ferocactus pilosus* de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.

Los resultados de este estudio indican que, en un periodo de 12 meses, el contenido de hemicelulosas fuertemente unidas se modifica en el clorénquima y el parénquima sin una tendencia única independientemente del riego regular. Además, independientemente de otros factores, el  $\Psi_A$  del suelo afectó el contenido de hemicelulosas fuertemente unidas, en el clorénquima y el parénquima, en ambas

especies del género *Ferocactus*, también sin un patrón único (Figura 5.7 y 5.8; Cuadro 1).

López-Palacios *et al.* (2011) determinaron el contenido de hemicelulosas fuertemente unidas en los cladodios jóvenes de 14 variantes de 5 especies de *Opuntia* (*O. streptacantha*, *O. hyptiacantha*, *O. megacantha*, *O. albicarpa* y *O. ficus-indica*) con el objeto de conocer el efecto de la domesticación en el contenido de esos polisacáridos; los autores observaron que el contenido de los polisacáridos en cuestión fue menor que el de las hemicelulosas débilmente unidas en las 14 variantes evaluadas y por lo tanto en las cinco especies, y en promedio *O. albicarpa*, una especie domesticada, fue la de contenido menor (1.4 %) y contrastó con la especie silvestre *O. streptacantha* (3.7 %), la que presentó el contenido mayor entre las cinco especies. Peña-Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2004) indicaron que el contenido de hemicelulosas fuertemente unidas en nopalitos (*Opuntia* spp.) de 13 cultivares, varió entre 2 y 4.7 %, y contrastó con el contenido mayor del grupo de hemicelulosas débilmente unidas. En la pulpa de frutos dulces de *Opuntia ficus-indica*, el contenido de hemicelulosas fuertemente unidas también representa (0.61 y 1.88 %) la mitad de las débilmente unidas (1.45 a 2.14 %) y en la cáscara de las tunas ácidas de *O. matudae* representan (1.09 y 3.09 %) cerca de un tercio (Peña-Valdivia *et al.*, 2012).

García, (2007) evaluó el efecto del  $\Psi_A$  del suelo en el contenido de hemicelulosas fuertemente unidas en nopalitos de cinco cultivares de *Opuntia ficus-indica* y los de *O. streptacantha*, una especie silvestre; los nopalitos desarrollados en plantas con riego ( $\Psi_A$  de -0.39 MPa) presentaron contenido de hemicelulosas fuertemente unidas de 4.5 a 6.2 % y después de 60 días sin riego (la caída del  $\Psi_A$  fue de -0.3 a -3.27 MPa) se

favoreció el incremento significativo del contenido de las hemicelulosas débilmente unida de 10.57 % hasta 16.5 %. En un estudio similar Camacho *et al.* (2007) evaluaron la suspensión de riego durante poco más de dos meses en el contenido del mismo tipo de polisacáridos y observaron que la disminución del  $\Psi_A$  del suelo disminuyó de -0.14 a -3.5 MPa, y con él se favoreció el incremento de estos polisacáridos desde 8.0 hasta 16.0 %.

Los resultados de esos estudios contrastan parcialmente con los del presente, pues algunos tratamientos tuvieron contenido de hemicelulosas fuertemente unidas menor que el de las débilmente unidas, pero no fue la generalidad y en general la disminución del  $\Psi_A$  del suelo y de los tejidos, por la ausencia de riego, incrementó sólo en algunos casos el contenido de estos polisacáridos en las plantas del género *Ferocactus*.

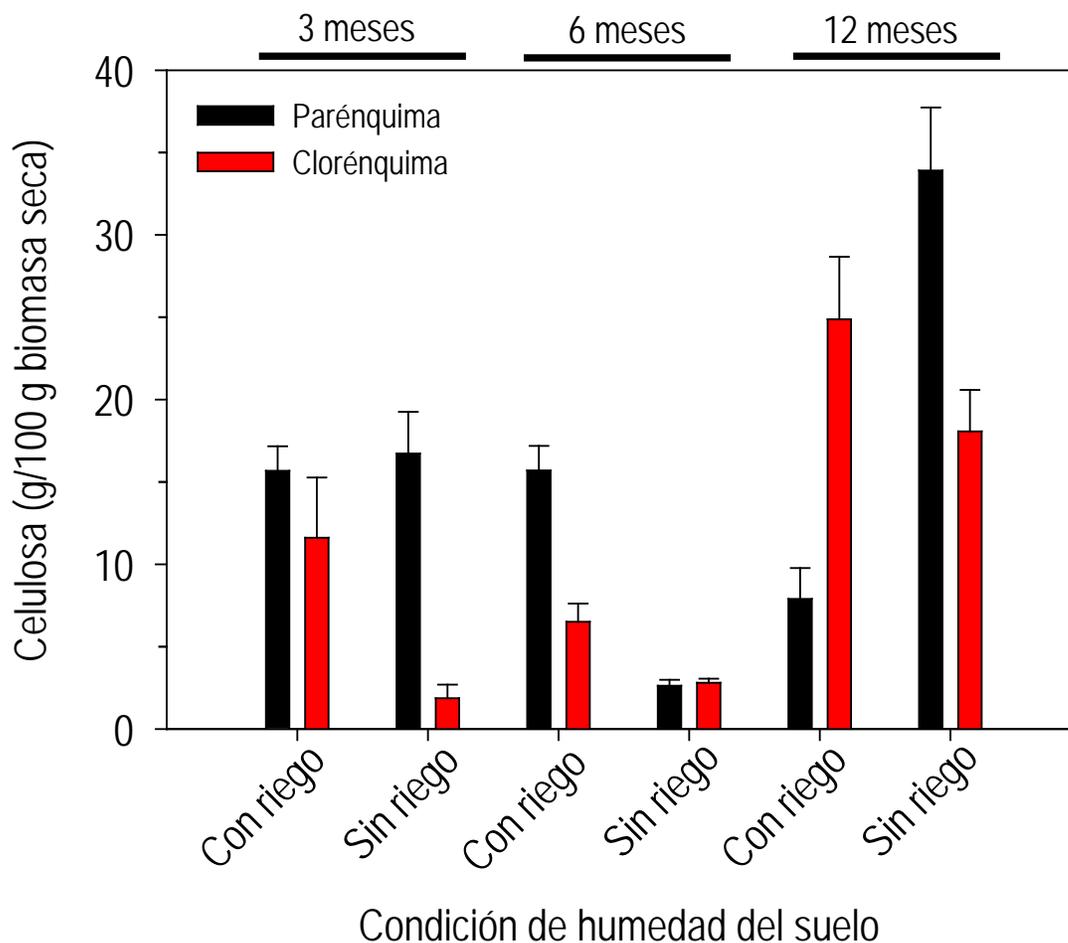
## **Celulosa**

### *Ferocactus histrix*

El contenido de celulosa en el clorénquima de las plantas de *F. histrix* con riego permaneció sin cambio significativo en los primeros 6 meses, pero a los 12 meses incrementó ( $P \leq 0.05$ ) más del triple de los primeros meses. El contenido de este polisacárido en el parénquima presentó una tendencia parcialmente opuesta que en el clorénquima pues aunque en los primeros 6 meses se mantuvo constante, disminuyó (16 %) significativamente a los 12 meses.

Sin riego el contenido de celulosa en el clorénquima de las plantas de *F. histrix* disminuyó significativamente a los 3, 6 y 12 meses respecto al de las plantas con riego,

y se observó que el porcentaje de disminución se redujo con el incremento del tiempo, de 84 % a los 3 meses, a 57 % a los 6 meses y 27 % a los 12 meses (Figura 5.9).



**Figura 5.9** Contenido de celulosa en clorénquima y parénquima de plantas de *Ferocactus histrix*, de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.

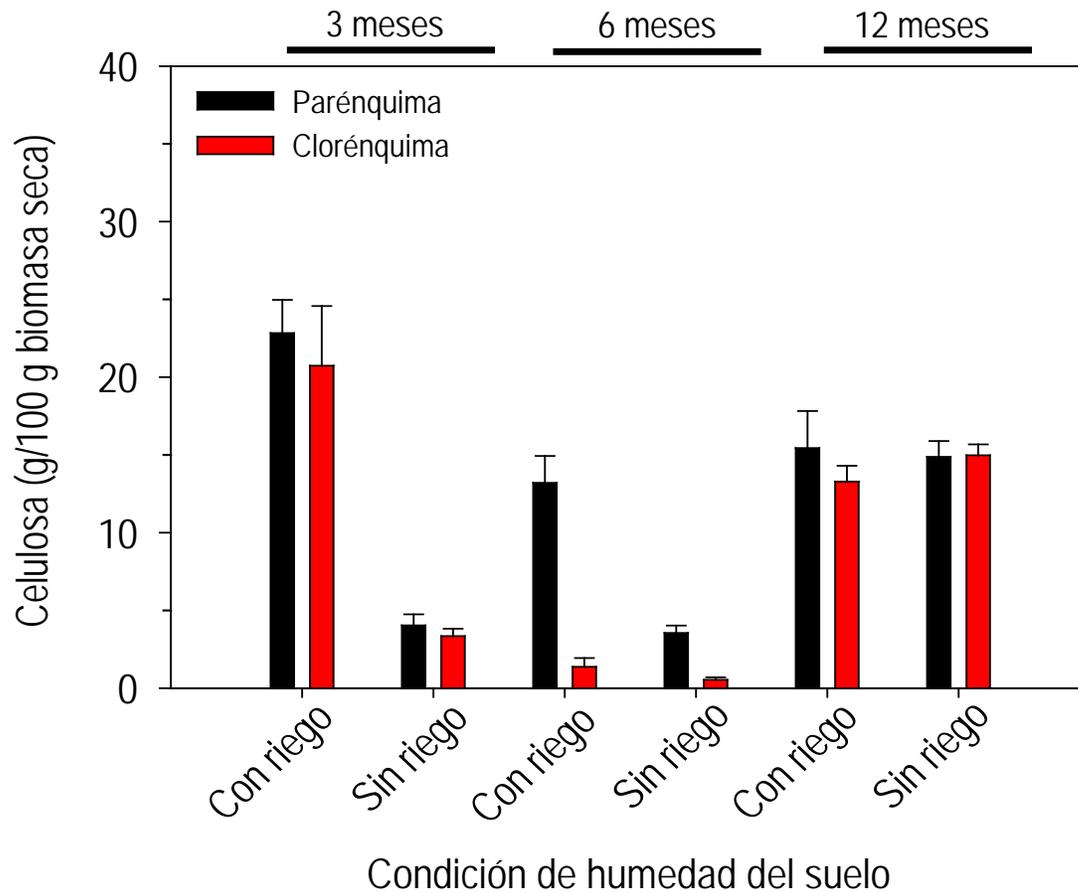
Sin riego el contenido de celulosa en el parénquima de las plantas de *F. histrix* se afectó significativamente únicamente a los 6 y 12 meses respecto al de las plantas con riego, pero en forma opuesta. Así, se observó que a los 6 meses el porcentaje del

polisacárido disminuyó ( $P \leq 0.05$ ) 83 % respecto al contenido del mismo tejido de las plantas con riego; pero, a los 12 meses el incremento de celulosa ( $P \leq 0.05$ ) representó más de cuatro veces el contenido en las plantas con riego (Figura 5.9).

#### *Ferocactus pilosus*

El contenido de celulosa del clorénquima de las plantas con riego fue mayor a los 3 meses, después, aunque se mantuvo el riego semanal, a los 6 meses el contenido de celulosa disminuyó ( $P \leq 0.05$ ) drásticamente (84 %). El contenido de celulosa se recuperó parcialmente en los siguientes 6 meses, por lo que en la evaluación de los 12 meses el clorénquima de estas plantas disminuyó sólo 36 % respecto a los 3 meses. Esto indicó que el contenido de celulosa del clorénquima en las plantas de *F. pilosus* con riego fluctuó ampliamente a lo largo del año (Figura 5.10).

El contenido de celulosa del parénquima de las plantas con riego fue mayor a los 3 meses, como en el caso del clorénquima, y a los 6 meses el contenido del polisacárido disminuyó ( $P \leq 0.05$ ; 42 %); pero, la disminución fue menos drástica que en el clorénquima. El contenido de celulosa del parénquima también se recuperó parcialmente en los siguientes 6 meses, y la disminución a los 12 meses en el parénquima de estas plantas representó sólo 32 % respecto a los 3 meses (Figura 5.10), y aunque el riego continuó el  $\Psi_A$  del tejido en estas plantas disminuyó de -1.30 a -2.64 MPa (Cuadro 2).



**Figura 5.10** Contenido de celulosa en clorénquima y parénquima de plantas de *Ferocactus pilosus*, de 10 años de edad, con riego y su suspensión por un año en condiciones de invernadero.

Los resultados indicaron que en las condiciones del estudio el contenido de celulosa del parénquima fue más estable que en el clorénquima y que en las plantas de *F. pilosus* con riego algunos factores internos, como el  $\Psi_A$  del tejido, o externos, como  $\Psi_A$  del suelo, la luz, la temperatura, entre otros, afectaron el contenido de celulosa en las plantas a lo largo del año (Figura 5.10).

Sin riego el contenido de celulosa en el clorénquima de las plantas de *F. pilosus* disminuyó significativamente a los 3 y 6 meses, respecto al tejido de las plantas con riego. La disminución a los 3 meses fue drástica, pues el contenido disminuyó 84 %; a los 6 meses la disminución respecto al tejido de las plantas con riego representó 61 %. Aunque, este último parece menos drástico en la Figura 5.10 debido a que el contenido de celulosa en el clorénquima de las plantas con riego fue notablemente bajo (menos de 1.5 %) a los 6 meses. En los siguientes meses, a los 12 meses el contenido de celulosa en el clorénquima de las plantas sin riego se igualó ( $P > 0.05$ ) al de las plantas con riego (Figura 5.10).

Sin riego el contenido de celulosa en el parénquima de las plantas de *F. pilosus* disminuyó significativamente y drásticamente a los 3 y 6 meses, respecto al tejido de las plantas con riego. La disminución representó 82 y 73 % del contenido del tejido en las plantas con riego a los 3 y 6 meses. En los siguientes 6 meses, el contenido de celulosa en el parénquima de las plantas sin riego por 12 meses se igualó ( $P > 0.05$ ) al de las plantas con riego (Figura 5.10), aunque el  $\Psi_A$  de este tejido en las plantas sin riego era más de 2 MPa menor que el de las plantas con riego (-2.64 y -4.74 MPa; Cuadro 2).

Los resultados de este estudio mostraron coincidencia parcial en el contenido de celulosa del clorénquima y el parénquima en las plantas de ambas especies de *Ferocactus* y en su respuesta a las condiciones ambientales (de cultivo en invernadero) que conducen a modificaciones en ese contenido. Además, los resultados evidenciaron diferencias en la reacción de las plantas y sus tejidos, al  $\Psi_A$  del suelo y otros factores ambientales presentes durante el estudio. Esta información indica que hay diferencia en la respuesta y tolerancia al déficit de humedad en el suelo entre las dos especies, o que

los mecanismos fisiológicos que les permiten enfrentar exitosamente esa condición son parcialmente diferentes entre ellas.

Los estudios del contenido de celulosa, como el de otros polisacáridos estructurales, en algunas cactáceas son abundantes; es el caso de los cladodios jóvenes y maduros, y en la pulpa y cáscara de frutos de plantas del género *Opuntia*. Por lo anterior, la información disponible en la literatura es abundante de esas plantas. Malaonine *et al.* (2003) evaluaron el contenido de celulosa en cladodios de *O. ficus-indica* y obtuvieron valores desde 22 hasta 75 %.

Aunque este intervalo es amplio, puede decirse que los contenido de este polisacárido en los tejidos de ambas especies de *Ferocactus* fueron, en general, menores; ya que salvo una cuantas excepciones los valores, con y sin riego, fueron menores a 22 % (Figura 5.9 y 5.10). En los nopalitos de un grupo de 11 cultivares de *Opuntia*, Peña *et al.* (2012) determinaron contenido de celulosa desde 4 hasta 15 %.

Según los resultados de este estudio, la mayoría de los tratamientos de *Ferocactus* presentaron contenido de celulosa en el intervalo de los nopalitos de los cultivares evaluados por Peña *et al.* (2012). Otros contenidos de celulosa en nopalitos de 14 variante de cinco especies de *Opuntia* con grado diferente de domesticación fueron cuantificados por López-Palacios *et al.* (2012); estos autores determinaron que aunque no hubo diferencias significativas entre las cinco especies, que en promedio presentaron 5.1 % de celulosa, sí hubo diferencias entre las variantes y el intervalo estuvo entre 3 y 7 %. Estos valores coinciden con algunos de los valores obtenidos en los tratamientos de *Ferocactus* (Figura 5.9 y 5.10).

En cuanto al efecto del  $\Psi_A$  del suelo en el contenido de celulosa, García (2007) evaluó el contenido de celulosa en los nopalitos de cinco cultivares de la especie domesticada *Opuntia ficus-indica* y la silvestre *O. streptacantha*, de plantas desarrollados con riego y mantenidas por 6 meses sin él. Los nopalitos desarrollados en condiciones de riego y en suelo con  $\Psi_A$  de -0.39 MPa presentaron contenido de celulosa entre 4.8 y 8.4 % y los de las plantas sin riego, por 60 días, incrementaron significativamente el contenido del polisacárido a 21 %, cuando el  $\Psi_A$  había caído a -3.27 MPa.

Este incremento en el contenido de celulosa en los nopalitos se considera parte de los mecanismo de reacción de las especies tolerantes a la deshidratación del suelo en el que se desarrollan (Gigon *et al.*, 2004; Habibi *et al.*, 2009). Sin embargo, salvo la excepción del parénquima en las planta de *F. histrix* sin riego por 12 meses, la disminución del  $\Psi_A$  del suelo se mantuvo sin cambio o promovió la disminución del contenido de celulosa en las dos especies de *Ferocactus* (Figura 5.9 y 5.10).

Camacho *et al.* (2007) evaluaron la suspensión de riego durante dos meses en el de celulosa de los nopalitos del cv. Moradaza. En ese estudio, la ausencia de riego disminuyó el  $\Psi_A$  del suelo de -0.14 a -3.5 MPa y el contenido de celulosa cambió irregularmente con el  $\Psi_A$  del el suelo. Estos resultados son parcialmente similares a los obtenidos en el presente estudio, referentes a la respuesta errática de acumulación de celulosa por los tejidos en ambas especies.

## Conclusiones

La disminución del  $\Psi_A$  del suelo, por la ausencia de riego, afectó sin una tendencia única el contenido de los polisacáridos estructurales de ambos tejidos en ambas especies estudiadas.

En general, la disminución del  $\Psi_A$  del suelo influyó en la reducción del contenido de los cinco polisacáridos estructurales (mucilago, pectinas, hemicelulosas débil y fuertemente unida y celulosa), en oposición con la hipótesis de que esas biomoléculas se acumulan en proporción mayor con la disminución del  $\Psi_A$  del suelo.

## Literatura citada

- Álvarez A. R. y Peña-Valdivia C.B. 2009. Structural polysaccharides in xoconostle (*Opuntia matudae*) fruits with different ripening stages. Journal Professional Association Cactus Development 11: 26-44.
- Anderson E. F. 2001. The cactus family. Timber Press, Inc. Portland, Oregon, U.S.A. pp 18-19, 331-334.
- Bravo-Hollis H. y Sánchez-Mejorada, H. 1993. Las cactáceas de México Volumen 2. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Caffall K. H.; Mohnen D. 2009. The structure, function, and biosynthesis of plant cell wall pectic polysaccharides. Carbohydrate Research 344: 1879–1900.
- Camacho C. O.; Peña-Valdivia C. B.; Sánchez-Urdaneta. 2007. El potencial de agua del suelo en el crecimiento y contenido de polisacáridos estructurales de nopalito (*Opuntia* spp). Revista de la facultad de Agronomía (LUZ) 24. 1: 254-259.

- Clarke A. E.; Andreson R. L.; Stone B. A. 1979. Form and function of arabinogalactans and arabinogalactan-proteins. *Phytochemistry* 18: 521–40.
- Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES). 2015. Apéndices I, II Y III.
- Cosgrove D. J. 1997. Assembly and enlargement of the primary cell wall in plants. *Annual Review of Cell Developmental Biology* 13: 171-201.
- Cota-Sánchez J. H. 2002. Taxonomy, distribution, rarity status, and uses of Canadian cacti. *Haseltonia* 9: 17-25.
- Davis K. R.; Darvill A. G.; Albersheim P.; Dell A. 1986. Host-pathogen interactions. Oligogalacturonides released from sodium polypectate by endopolygalacturonic acid lyase are elicitors of phytoalexins in soybean. *Plant Physiology* 80: 568–77.
- Del Castillo R. F. y Trujillo S. 1991. Ethnobotany of *Ferocactus histrix* and *Echinocactus platyacanthus* (Cactaceae) in the semiarid central Mexico: Past, Present and Future. *Economic Botany* 45: 495-502.
- Fangel J.N.; Ulvskov P.; Knox J. P; Mikkelsen M. D.; Harholt J.; Popper Z. A. y Willats W. G. 2012. Cell Wall evolution and diversity. *Frontiers in Plant Science* 3. 1-8.
- Franz G. 1979. Metabolism of reserve polysaccharides in tubers of *Orchis morio* L. *Planta Med.* 36: 68–73.
- García E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 5ª edición. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 90 p.

- García H. E. y Peña-Valdivia C. B. 1995. La pared celular: componente fundamental de las células vegetales. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Edo. de México, México.
- García M. T. 2007. Procesos fisiológicos y contenido de polisacáridos estructurales en nopalito (*Opuntia* spp.) y su modificación por el potencial de agua del suelo. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México. p 112-120.
- Ghanem M. E.; Albacete A.; Smigocki A. C.; Frébort I.; Martínez-Andújar C.; Acosta M.; Sánchez-Bravo J.; Lutts S.; Dood I. C.; Pérez-Alfocea F. 2011. Root-synthesized cytokinins improve shoot growth and fruit yield in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *Journal of Experimental Botany* 62: 125-140.
- Gibson A.C. y Nobel P. S. 1986. The cactus Premier. Harvard University Press, London.
- Gigon G.; Matos A. R.; Laffray D.; Zuily-Fodil Y.; Pham-Thi A. T. 2004. Effect of drought stress on lipid metabolism in the leaves of *Arabidopsis thaliana* (Ecotype Columbia). *Annals of Botany* 94: 345-351.
- Goldstein G.; Andrade J.L.; Nobel P. 1991. Differences in water relations parameters for the chlorenchyma and parenchyma of *Opuntia ficus-indica* under wet versus dry conditions. *Australian Journal of Plant Physiology* 18: 95-107.
- Goldstein G.; Nobel P. 1991. Changes in osmotic pressure and mucilage during low-temperature acclimation of *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* 97: 954-107.
- Goycoolea F. M. y Cárdenas A. 2003. Pectins from *Opuntia* spp: a short review. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 5: 17-29.

- Habibi Y.; Mahrouz M.; Vignon M. R. 2009. Microfibrillated cellulose from the peel of prickly pear fruits. *Food Chemistry* 115: 423-429.
- Hématy K.; Cherk C.; Somerville S. 2009. Hostpathogen warface at the plant cell Wall. *Current Opinion in Plant Biology* 12: 406-413.
- Hernández H. 2006. La vida en los desiertos mexicanos. Fondo de Cultura Económico. Secretaría de Educación Pública. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Convenio Andrés Bello. México.
- Lipp C. C.; Goldstein G.; Meinzer F. C.; Niemczura W. 1994. Freezing tolerance and avoidance in high-elevation Hawaiian plants. *Plant, Cell and Environment* 17: 1035–1044.
- López-Palacios C.; Peña-Valdivia C. B.; Reyes-Agüero J. A.; Rodríguez-Hernández A. 2012. Effects of domestication on structural polysaccharides and dietary fiber in nopalito (*Opuntia* spp.). *Genetic Resources and Crop Evolution* 59: 1015-1026.
- Loveys B. R.; Stoll M.; Davies W. J. 2004. Physiological approaches to enhance water use efficiency in agriculture: exploiting plant signaling in novel irrigation practice. In: Bacon M.A. (ed.) *Water use efficiency in plant biology*. Blackwell Publishing Ltd, London, pp. 113–141.
- Malainine M. E.; Dufresne A.; Dupeyre D; Mahrouz M; Voung R.; Vignon R. 2003. Structure and morphology of cladodes and spines of *Opuntia ficus-indica*. Cellulose extraction an characterization. *Carbohydrate Polymers* 51: 77-83.
- Medina- Torres L.; Brito de la Fuente. 2000. Rheological Properties of the Mucilage Gum (*Opuntia ficus-indica*). *Food Hydrocolloids* 14: 417-424.

Nobel, S. P.; Cavalier, J.; Andrade, J.L. 1992. Mucilage in cacti its apoplastic capacitance associated solutes, and influence on tissue water relation. *Journal of Experimental Botany* 43: 641-643.

NOM-059-ECOL-2011. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de Riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 30 Diciembre 2010, México.

Ochoa-Villareal M.; Aispuro-Hernández E.; Vargas-Arispuro I.; Martínez-Téllez M.A. 2012. Plant cell Wall polymers: function, structure and biological activity of their derivatives. Chapter 4. INTECH Open Science.

ONeill M. A.; York W. S. 2003. The composition and structure of primary cell walls. In: Rose JKC, editor. The plant cell wall. *Annual Plant Review* 8: 1–54.

Peña-Valdivia C. B.; Sánchez-Urdaneta A. B. 2006. Nopalito and cactus peat (*Opuntia* spp) polysaccharides: mucilage and pectin. *Acta Horticulture* 728: 241-247.

Peña-Valdivia C. B.; Trejo C.; Arroyo-Peña V. B.; Sánchez U. B.; Balois M. R. 2012. Diversity of unavailable polysaccharides and dietary fiber in domesticated Nopalito and cactus pear fruit (*Opuntia* spp.). *Chemistry & Biodiversity* 9: 1599-1610.

Peña-Valdivia C.B.; Sánchez-Urdaneta A. 2004. Polisacáridos de nopalito y tuna (*Opuntia* spp) en: Flores, V. C. (Ed). Memoria del X congreso nacional y VII Internacional congress on cactus pear an cochineal. Universidad Autónoma Chapingo, Food and agriculture organization e Internacional society for Horticultural Science. Chapingo, México.

- Popper Z. A. y Fry S. C. 2004. Primary cell wall composition of Pteridophytes and Spermatophytes. *New Phytologist* 164: 165–174.
- Reid G. J. 1985. Cell wall storage carbohydrates in seeds biochemistry of seed gums and hemicelluloses. *Advance in Botanical Research* 2: 125–155.
- Saéncz C. 2004. Compuestos funcionales y alimentos derivados de *Opuntia* spp. In: Esparza, F.; Valdés, C y Méndez, G. (eds.). *El nopal. Tópicos de actualidad.* Universidad Autónoma Chapingo-Colegio de Postgraduados. Pp. 211-222.
- Sepúlveda E.; Sáenz C.; Aliaga E.; Aceituno C. 2007. Extraction and characterization of mucilage in *Opuntia* spp. *Journal of Arid Environments* 68: 534-345.
- York W. S. 2004. Structural analysis of xyloglucans produced by diverse plant species. Evolutionary and functional implications. Invited lecture. Tsukuba University, Tsukuba.
- Zimmermann U.; Thürmer F.; Jork A.; Weber M.; Mimietz S.; Hillgärtner M. 2001. A novel class of amitogenic alginate microcapsules for long-term immuno-isolated transplantation. In: Hunkeler D., editor. *Bioartificial organs III: tissue sourcing, immunoisolation, and clinical trials.* Annals of the New York academy of science. New York: New York Academy of Science. pp. 199–215.
- Zimmermann U.; Zhu J. J.; Meinzer F. C.; Goldstein G.; Schneider H.; Zimmermann G. 1994. High molecular weight organic compounds in the xylem sap of mangroves: implications for long-distance water transport. *Botanical Acta* 107: 218–29.

## CAPÍTULO 6. DISCUSIÓN GENERAL

Los resultados del presente estudio mostraron el efecto de la disminución del potencial de agua ( $\Psi_A$ ) del suelo en el crecimiento, la acidez y el contenido de polisacáridos estructurales, de los tejidos primarios (parénquima y clorénquima), en plantas de *Ferocactus histrix* y *F. pilosus* en condiciones de invernadero.

Se demostró la tolerancia de ambas especies al  $\Psi_A$  bajo del suelo (hasta 75 y 82 MPa), después de 12 meses, las plantas de los tratamientos sin riego sobrevivieron. El efecto de la caída del  $\Psi_A$  del suelo se observó en los tejidos de ambas especies, pues su  $\Psi_A$  decayó entre -1.18 Y -9.29 MPa. En *F. histrix* el  $\Psi_A$  del clorénquima disminuyó de -1.29 a -4.61 MPa y el parénquima de -1.21 a -3.23 MPa. En *F. pilosus* el  $\Psi_A$  del clorénquima disminuyó de -1.27 a -4.38 MPa y del parénquima disminuyó de -1.26 a -9.29 MPa. El  $\Psi_A$  representa parte de la capacidad permitida por los tejidos de la planta para hidratarse y es usado como indicador de tolerancia a la sequía (Liu *et al.*, 2003).

Los resultados indican que ambas especies de *Ferocactus* ajustaron el  $\Psi_O$  de sus tejidos en reacción al déficit prolongado de humedad edáfica. En las cactáceas las células de los tejidos parcialmente deshidratados se caracterizan por tener concentraciones más altas de solutos en la vacuola, en comparación con los mejor hidratados, por lo que el  $\Psi_A$  de los tejidos es bajo (Palta, 1990; Liu *et al.*, 2003), la eficiencia del uso de agua de las plantas es alta, la composición y organización de las membranas celulares son modificadas (García *et al.*, 2008; Shewfelt, 1992), la cutícula puede modificar su espesor, y junto con las paredes celulares se afecta la textura y firmeza de los tejidos (Hamann, 2012).

Observaciones complementarias a este estudio permitieron conocer que ambas especies después de la suspensión de riego por 9 meses mostraron un incremento significativo ( $P < 0.001$ ) en todas las características morfológicas y de crecimiento, cuando el riego fue reanudado por otros 8 meses, en comparación con las plantas con riego durante los 17 meses.

Los principales tejidos primarios en los tallos de las cactáceas son clorénquima, parénquima, médula y cilindro vascular; ellos llevan a cabo al menos dos funciones principales: la fotosíntesis y el almacenamiento de agua (Nobel, 1998). En ambas especies el espesor del clorénquima fue menor que el reportado por Nobel (1998); el investigador señaló la coloración verde, característica de este tejido, debido a la presencia de cloroplastos. Esta característica y su presencia, en una banda bien definida en la periferia de las plantas de *Ferocactus*, permitió su separación y evaluación en el presente estudio. En contraste, el espesor del clorénquima de las plantas de las especies estudiadas sí coincidió con los valores obtenidos en otro estudio por Gibson y Nobel (1986).

En general, los cambios en el contenido de ácido málico en las plantas de ambas especies de *Ferocactus* coincidieron con el comportamiento típico de las plantas MAC; pero se observó una modificación en el metabolismo por *CAM-idling*, con y sin riego. Esta modificación coincidió con lo descrito por varios autores. Sipes y Ting (1985), Cushman y Bohnert (1997), Drennan y Nobel (2000), Cushman (2001), Lüttge (2004 y 2006), Ruiz *et al.* (2007), Lara *et al.* (2010) y Borland *et al.* (2011), quienes describieron el *CAM-idling* como la modificación del metabolismo MAC típico de cuatro fases, debida al estrés hídrico y por otras condiciones ambientales, como la intensidad de luz y

humedad relativa, no controladas (Lara *et al.*, 2010), en consecuencia se presenta el cierre total de los estomas tanto de día como de noche, con lo que disminuye casi toda la pérdida de agua por transpiración, y el CO<sub>2</sub> acumulado en el interior es refijando, durante la noche y durante el día la descarboxilación del ácido málico conduce a la producción de carbohidratos en el ciclo de Calvin (Borland *et al.*, 2011).

Los resultados de este estudio mostraron que el  $\Psi_A$  del suelo y de los tejidos afectó el contenido de polisacáridos estructurales sin una tendencia única entre las especies y entre los tejidos. Tanto en *F. hirtus* como en *F. pilosus* disminuyeron significativamente ( $P \leq 0.05$ ) en el contenido de mucilago y de pectinas. Pero, de acuerdo con García *et al.* (2007) y Goldstein y Nobel (1991) la mayor o menor presencia de mucilago es un indicador de la resistencia de la planta a ciertas condiciones ambientales, también la cantidad de mucilago puede variar en dependencia de otras condiciones en las que las plantas se encuentren, como el frío y la lluvia, lo que ha sido interpretado como un papel de estos polisacáridos en el mantenimiento de los tejidos hidratados por su capacidad de absorber agua y mantenerse hidratados aunque las plantas se encuentren en un medio deshidratado (Goldstein y Nobel, 1991; Nobel *et al.*, 1992).

Aunque no fue un efecto general, las hemicelulosas débil y fuertemente unidas tendieron a disminuir significativamente ( $P \leq 0.05$ ) después de doce meses sin riego. Reid, 1985 mencionó que las plantas tienden a incrementar su contenido de hemicelulosas, con lo que sus tejidos disminuyen la posible deshidratación, incrementan la tolerancia a la congelación y a la invasión de ciertos patógenos (Nobel *et al.*, 1992; Loveys *et al.*, 2004).

*Ferocactus histrix* incrementó su contenido de celulosa debido a la caída del  $\Psi_A$  del suelo (-4.61 MPa). El incremento en el contenido de celulosa en los nopalitas de algunas especies de *Opuntia* se ha interpretado como un mecanismo de supervivencia de los tejidos en las especies tolerantes a la deshidratación (Gigon *et al.*, 2004; Habibi *et al.*, 2009).

### **Literatura citada**

- Borland, A. M.; Barrera, Z. A.; Ceusters, J.; Shorrocks, K. 2011. The photosynthetic plasticity of crassulacean acid metabolism: an evolutionary innovation for sustainable productivity in a changing world. *New Phytologist* 191:619-633.
- Cushman, J. 2001. Crassulacean acid metabolism. A plastic photosynthetic adaptation to arid environment. *Plant Physiology* 127: 1439-1448.
- Cushman, J. C. y Borland, H. 1997. Molecular genetics of crassulacean acid metabolism. *Plant Physiology* 113: 667-676.
- Drennan, P. M. y Nobel, P. S. 2000. Responses of CAM species to increasing atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. *Plant, Cell and Environment* 23: 767-781.
- García R, M.T.; Peña-Valdivia, C.B.; Trejo-López, C.; S. Valle G.; Corrales-García, J.; García-Nava, J.R. 2008. Tissue osmotic potential and membranes permeability of nopalitas (*Opuntia* spp.) affected by changes in soil water potential. *Journal of Professional Association for Cactus Development* 10: 133-147.
- García, M. T. 2007. Procesos fisiológicos y contenido de polisacáridos estructurales en nopalito (*Opuntia* spp.) y su modificación por el potencial de agua del suelo. Tesis

de maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México. 112-120.

Gibson, C. A y P. Nobel S. 1986. *The Cactus Premier*. Harvard University Press. London England. USA. 286 p.

Gigon, G.; Matos, A. R.; Laffray D.; Zuily-Fodil, Y.; Pham-Thi, A. T. 2004. Effect of drought stress on lipid metabolism in the leaves of *Arabidopsis thaliana* (Ecotype Columbia). *Annals of Botany* 94: 345-351.

Goldstein, G.; Andrade, J.L.; Nobel, P. 1991. Differences in water relations parameters for the chlorenchyma and parenchyma of *Opuntia ficus-indica* under wet versus dry conditions. *Australian Journal of Plant Physiology* 18: 95-107.

Goldstein, G. y Nobel, P. 1991. Changes in osmotic pressure and mucilage during low-temperature acclimation of *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* 97: 954-107.

Habibi, Y.; Mahrouz, M.; Vignon, M. R. 2009. Microfibrillated cellulose from the peel of prickly pear fruits. *Food Chemistry* 115: 423-429.

Hamann, T. 2012. Plant cell wall integrity maintenance as an essential component of biotic stress response mechanisms. *Front Plant Science* 3:77.

Lara, M. V.; Drincovich, F. M.; Andreo, C. S. 2010. Transiciones metabólicas en la fijación fotosintética del carbono en plantas del género *Portulaca*. En aplicación de especies autóctonas C4 y CAM en programas de revalorización y desarrollo de zonas áridas y semiáridas del mediterráneo español; CSIC. Fundación Ramón Areces. Editores: González, J. L. y Chueca, A. ISBN 978-84-00-09213-9.

- Liu, M.Z.; Jiang, G.M.; Li, Y.G.; Niu, S.L.; Gao, L.M.; Ding, L.; Peng, Y. 2003. Leaf osmotic potentials of 104 plant species in relation to habitats and plant functional types in Hunshandak Sandland, Inner Mongolia, China. *Trees* 17: 554-560.
- Loveys, B. R.; Stoll, M.; Davies, W. J. 2004. Physiological approaches to enhance water use efficiency in agriculture: exploiting plant signaling in novel irrigation practice. In: *Water use efficiency in plant biology* (ed. Mark A. Bacon). Blackwell Publishing Ltd., London, UK. Pp 113-141.
- Lüttge, U. 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of Botany* 93: 629-652.
- Lüttge, U. 2006. Photosynthetic flexibility and ecophysiological plasticity: questions and lessons from *Clusia*, the only CAM tree, in the neotropics. *New Phytologist* 171: 7-25.
- Nobel, P. S. 1998. *Los incomparables agaves y cactus*. México: Trillas. pp. 116- 123.
- Nobel, S. P.; Cavalier, J.; Andrade, J.L. 1992. Mucilage in cacti its apoplastic capacitance associated solutes, and influence on tissue water relation. *Journal of Experimental Botany* 43: 641-643.
- Palta, J. P. 1990. Stress interaction at the cellular and membranes levels. *HortScience* 25: 1377-1381.
- Reid, G. J. 1985. Cell wall storage carbohydrates in seed biochemistry of seed gums and hemiceluloses. *Advances in Botanical Research* 2: 125-155.
- Ruiz G., S.; C. B. Peña-Valdivia; C. Trejo L.; A. Sánchez. 2007. Reacción fisiológica del maguey (*Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck) a la sequía intermitente. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* 24 (Sup. 1): 318-325.

Shewfelt, R.L. 1992. Response of plant membrane to chilling and freezing. In: Plant membrane. Leshem, Y.Y.; Shewfelt, R.L.; Wilcomer, C.M.; Pantoja, O. Kluwer (ed.), London. pp. 192-219.

Sipes, D. L.; Ting, I. P. 1985. Crassulacean acid metabolism and crassulacean acid metabolism modifications in *Peperomia camptotricha*. Plant Physiology 77: 59-63.

## CAPÍTULO 7. CONCLUSIONES GENERALES

- La morfología de las plantas de *F. histrix* y *F. pilosus* en condiciones de invernadero y con riego semanal coincide con la descrita en la literatura.
- Las plantas de ambas especies se desarrollan exitosamente en condiciones de invernadero, y con 10 años de edad toleran  $\Psi_A$  del suelo entre -6.84 y -117.56 MPa por un año, por lo que la multiplicación y el crecimiento *ex situ* de ambas es posible y podrían ser utilizadas para reforestación de poblaciones naturales.
- Al reanudar el riego, después de un año en suelo parcialmente deshidratado ( $\Psi_A$  de -81.61 y -74.77 MPa) el crecimiento de ambas especies se reactiva e incrementa significativamente, respecto a las plantas sin suspensión del riego.
- Los cambios en la acidez, en un ciclo de 24 h, de las plantas de ambas especies de *Ferocactus*, en condiciones de invernadero y con riego semanal son típicos o parcialmente similares a los de las plantas MAC.
- La disminución del  $\Psi_A$  del suelo afecta el contenido de los polisacáridos estructurales (mucilago, pectinas, hemicelulosas débil y fuertemente unida y celulosa) en los tejidos primarios, parénquima y clorénquima, después de doce meses sin riego, sin un patrón identificable.