



Agrociencia

ISSN: 1405-3195

agrocien@colpos.mx

Colegio de Postgraduados

México

Andrade, José Luis; Rengifo, Elizabeth; Ricalde, M. Fernanda; Simá, J. Luis; Cervera, J. Carlos;
Vargas Soto, Gustavo

Microambientes de luz, crecimiento y fotosíntesis de la pitahaya (*hylocereus undatus*) en un
agrosistema de Yucatán, México

Agrociencia, vol. 40, núm. 6, noviembre-diciembre, 2006, pp. 687-697

Colegio de Postgraduados

Texcoco, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30240601>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

MICROAMBIENTES DE LUZ, CRECIMIENTO Y FOTOSÍNTESIS DE LA PITAHAYA (*Hylocereus undatus*) EN UN AGROSISTEMA DE YUCATÁN, MÉXICO

LIGHT MICROENVIRONMENTS, GROWTH AND PHOTOSYNTHESIS FOR PITAHAYA (*Hylocereus undatus*) IN AN AGROSYSTEM OF YUCATÁN, MÉXICO

José Luis Andrade¹, Elizabeth Rengifo^{1, 2}, M. Fernanda Ricalde¹, J. Luis Simá¹, J. Carlos Cervera¹ y Gustavo Vargas-Soto¹

¹Unidad de Recursos Naturales. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C., Calle 43. Núm. 130. Colonia Chuburná de Hidalgo. 97200. Mérida, Yucatán. (andrade@cicy.mx) (fricalde@cicy.mx) (cervera@cicy.mx) (vargas@cicy.mx). ²Centro de Ecología. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. km 11. Carretera Panamericana. Altos de Pipe. Caracas, Venezuela. (erengifo@oikos.ivic.ve).

RESUMEN

Con el fin de incrementar el crecimiento de los tallos de una cactácea en las primeras etapas de una plantación comercial se estudió el efecto del microambiente de luz sobre la fisiología de *Hylocereus undatus* (Haworth) Britton & Rose en Yucatán, México. Se colocaron esquejes de tallos en cuatro tratamientos de luz para evaluar su crecimiento durante 55 semanas. La elongación de los tallos fue 67% mayor con 36 a 48% de flujo de fotones para fotosíntesis (FFF) diario incidente que en tallos con 25% y 90% de FFF. Durante el periodo de lluvias la acidez tisular (una medida de la actividad fotosintética de plantas con metabolismo ácido) fue 44% mayor en los individuos bajo 36 a 48% del FFF diario incidente, que en aquellos con menor o mayor radiación. Durante el periodo de nortes (previo a la sequía con eventos esporádicos de fuertes vientos y poca lluvia) la acidez fue similar bajo 36%, 48% y 90% del FFF diario incidente, pero 44% menor en el tratamiento con menor radiación. La eficiencia cuántica máxima indicó que plantas expuestas sufrían fotoinhibición durante el periodo de nortes. El periodo de lluvias presenta condiciones ambientales óptimas para la fotosíntesis de *H. undatus*, por las bajas temperaturas del aire y del déficit de presión de vapor por la noche.

Palabras clave: Acidez tisular, árbol tutor, Cactaceae, flujo de fotones para fotosíntesis, fluorescencia de la clorofila, metabolismo ácido de las crasuláceas.

INTRODUCCIÓN

En el mundo, varias especies de cactáceas tienen importancia económica; entre ellas destacan algunas del género *Opuntia* originarias de zonas áridas de México y otras de los géneros *Hylocereus* y *Selenicereus* originarias de América tropical (Nobel, 1994; Nobel y De la Barrera, 2004). Estas últimas especies y otras cactáceas tropicales desarrollan raíces

ABSTRACT

With the aim of increasing the growth of the stems of a cactacea in the first stages of a commercial plantation, the effect of light microenvironments on the physiology of the cactus *Hylocereus undatus* (Haworth) Britton & Rose in Yucatan, México, was studied. Stem cuttings were placed in four light treatments to evaluate their growth over 55 weeks. Stems under 36 to 48% of the daily incident photosynthetic photon flux (PPF) elongated 67% more than those under 25 and 90% PPF. During the rainy season, tissue acidity (a measure of photosynthetic activity in plants with acid metabolism) was 44% higher in individuals under 36 to 48% daily incident PPF than in those under lower or higher radiation. During the period of nortes (before the dry season with sporadic events of strong winds and little rain), tissue acidity was similar under 36, 48, and 90% daily incident PPF, but 44% lower than in the treatment with lower radiation. The maximum quantum efficiency indicated that exposed plants suffered photoinhibition during the period of nortes. The rainy season provides optimal conditions for photosynthesis in *H. undatus*, due to low air temperature and small deficit of vapor pressure during the night.

Key words: Tissue acidity, host tree, Cactaceae, photosynthetic photon flux, chlorophyll fluorescence, crassulacean acid metabolism.

INTRODUCTION

Several cactus species over the world are economically important; of these some of the *Opuntia* species native of the arid zones of México and others of the genera *Hylocereus* and *Selenicereus* native of tropical America (Nobel, 1994; Nobel and De la Barrera, 2004) are outstanding. The latter species and other tropical cacti develop aerial roots and grow as epiphytes or hemiepiphytes in climates that have little annual temperature variation, high rainfall and low levels of light due to foliage of host trees (Benzing, 1990; Lüttge, 1997). In several of these species, gas exchange and growth are inhibited when the plants

Recibido: Agosto, 2005. Aprobado: Agosto, 2006.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 40: 687-697. 2006.

aéreas y crecen como epifitas o hemiepifitas en climas con poca variación anual de temperatura, alta precipitación pluvial y niveles de luz reducidos por el follaje de los árboles que las hospedan (Benzing, 1990; Lüttge, 1997). En varias de estas especies el intercambio gaseoso y el crecimiento se inhiben cuando las plantas crecen en sitios expuestos a la radiación solar total (Andrade y Nobel, 1996; Raveh *et al.*, 1995, 1998).

La mayoría de las cactáceas presentan el metabolismo ácido de las crasuláceas (MAC), el cual es beneficioso para las plantas que crecen en sitios con poca agua, como los desiertos y las copas de los árboles (Nobel, 1988; Lüttge, 1989). Las plantas MAC fijan el carbono por la noche, cuando la temperatura es menor y la humedad relativa del aire es mayor que durante el día y, por tanto, al abrir sus estomas pierden menos agua. Por esto, las plantas MAC tienen una eficiencia de uso del agua dos a cinco veces mayor que las plantas C_3 (la mayoría de las especies vegetales) y C_4 (plantas con anatomía Kranz como el maíz y la caña de azúcar) (Lambers *et al.*, 1998), bajo condiciones ambientales similares (Nobel, 1988; Nobel y De la Barrera, 2004).

Hylocereus undatus (Haworth) Britton & Rose (Cactaceae; nombre común pitahaya) se encuentra en bosques tropicales con un periodo seco muy marcado y, por ende, con diferencias estacionales en la cantidad de follaje de los árboles tutores en que habita. Por tanto, el flujo de fotones para fotosíntesis (FFF; longitud de onda de 400-700 nm) que *H. undatus* recibe cambia drásticamente durante el año. Por ejemplo, en el dosel de una selva baja caducifolia, un sitio en el que *H. undatus* también crece, dos especies de epifitas MAC reciben tres a nueve veces más FFF en el periodo seco que en el de lluvias (Graham y Andrade, 2004). Los cambios en FFF durante el año afectan el crecimiento de la pitahaya porque la fijación de CO_2 disminuye bajo sequía y con altos valores de FFF (Raveh *et al.*, 1995; Ortiz-Hernández *et al.*, 1999a, b); Por esto, en plantaciones comerciales de pitahaya se usa sombra artificial que atenúa 30 a 60% de la radiación (Nobel y De la Barrera, 2004).

En Yucatán hay grandes áreas dedicadas al cultivo de la pitahaya sin sombra artificial, donde las plantas se propagan por esquejes y se usan como soporte árboles tutores vivos. Por tanto, el objetivo del presente trabajo fue evaluar el efecto de la radiación sobre la fotosíntesis y el crecimiento de tallo de *Hylocereus undatus* y se realizó un estudio fisiológico durante las primeras etapas de crecimiento de esquejes en un agrosistema donde las plantas de pitahaya crecen junto a diversas especies de árboles tutores. Se usó sombra artificial que atenúa 40 a 80% la radiación solar incidente.

grow in sites exposed to total solar radiation (Andrade and Nobel, 1996; Raveh *et al.*, 1995, 1998).

Most cacti have crassulacean acid metabolism (CAM), which is beneficial for plants that grow in sites with little water such as deserts and tree crowns (Nobel, 1988; Lüttge, 1989). CAM plants fix carbon at night when temperature is lower and relative humidity is higher than during the day, and therefore, they lose less water when they open their stoma. For this reason, CAM plants have a water use efficiency two to five times higher than C_3 (most plant species) and C_4 (plants with Kranz anatomy, such as maize and sugar cane) plants (Lambers *et al.*, 1998), under similar environmental conditions (Nobel, 1988; Nobel and De la Barrera, 2004).

Hylocereus undatus (Haworth) Britton & Rose (Cactaceae; common name pitahaya) is found in tropical forests that have a well-defined dry period and, consequently, seasonal differences in the quantity of foliage on tutor trees where it lives. This makes the photosynthetic photon flux (PPF; 400-700 nm wave length) that *H. undatus* receives change drastically over the year. For example, in the canopy of low deciduous tropical forests, a site in which *H. undatus* also grows, two species of CAM epiphytes receive three to nine times more PPF in the dry season than in the rainy season (Graham and Andrade, 2004). Changes in PPF during the year affect growth of pitahaya because CO_2 fixation decreases in the dry season with high PPF values (Raveh *et al.*, 1995; Ortiz-Hernández *et al.*, 1999a,b). Because of this, commercial pitahaya plantations use artificial shade that subdues incident solar radiation 30 to 60% (Nobel and De la Barrera, 2004).

In Yucatán there are large areas dedicated to the cultivation of pitahaya without artificial shade, where plants are propagated with cuttings and live tutor trees are used for support. Therefore, the objective of this study was to evaluate the effect of radiation on photosynthesis and stem growth in *Hylocereus undatus*. Also, a physiology study was conducted during the first stages of cutting growth in an agrosystem in which pitahaya plants grow next to diverse tutor tree species. Artificial shade was used to attenuate 40 to 80% of the incident solar radiation.

MATERIALS AND METHODS

Study site and plant material

This study was conducted in a pitahaya production field in Yaxcopoil, Yucatán (20° 45' 37" N, 89° 42' 93" W; altitude 13.4 m) 30 km southwest of Mérida. In this site most of the trees of the original low deciduous tropical rain forest vegetation have been

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio y material vegetal

El presente estudio se realizó en un campo de producción de pitahaya en Yaxcopoil, Yucatán (20° 45' 37'' N, 89° 42' 93'' O; altitud 13.4 m), a 30 km al suroeste de Mérida. En este sitio se han conservado la mayoría de los árboles de la vegetación original de una selva baja caducifolia y sólo se ha recortado el tronco principal a una altura aproximada de 1.5 m, para sostener las plantas de pitahaya. La precipitación anual es 900 a 1000 mm y la temperatura promedio 26 °C (Orellana, 1999). El periodo seco (marzo-mayo) del año se separa del de lluvias (junio-octubre) por uno conocido como de nortes (noviembre a febrero), que se caracteriza por eventos intermitentes (2-3 d) con vientos fuertes, poca a moderada precipitación, y temperaturas menores a 20 °C (Herrera-Silveira, 1995). Los valores de flujo de fotones para fotosíntesis (FFF) promedio diarios arriba del dosel de una selva baja caducifolia de Yucatán son 45.4 mol m⁻² en el periodo seco y 39.3 mol m⁻² durante el de lluvias (Graham and Andrade, 2004).

Se obtuvieron estacas de *H. undatus* (longitud promedio 68.0±1.9 cm) del productor y se sembraron cerca del tronco de tres especies de árboles tutores: *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae), *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. (Fabaceae) y *Piscidia piscipula* (L.) Sarg. (Fabaceae). Se establecieron cuatro tratamientos de radiación: plantas expuestas, y sombreadas con mallas de alta densidad con aberturas de 0.48, 0.25 y 0.06 cm² (Protescol, Yucatán, México), para recibir aproximadamente 60, 40 y 20% de la radiación total incidente. Estos tratamientos se establecieron en un diseño completamente al azar con 12 repeticiones. Las mediciones de la cantidad real de FFF se detallan en la siguiente sección y en los resultados se presentan los porcentajes de FFF de los tratamientos con respecto al FFF recibido arriba del dosel. El experimento se inició el 2 de junio de 2003 y terminó el 26 de junio de 2004. Todos los tratamientos recibieron riego durante los periodos de sequía y de nortes (una vez por semana). En marzo de 2004 se aplicó fertilizante N:P:K (Triple 17, 100 g) en la base de cada árbol tutor y esqueje. Cada 45 d se aplicó el fungicida Fungymycin (QUINASA, México), con la recomendación comercial.

CreCIMIENTO y microambiente

La elongación de los tallos principales y la aparición de nuevas ramas del tallo principal se registraron semanalmente durante los primeros cuatro meses después de plantar las estacas y luego cada 15 d hasta el final del experimento. Durante los nortes (marzo 2004) y las lluvias (junio 2004) se hicieron mediciones microclimáticas y fisiológicas. Dado que el periodo seco fue muy breve durante el estudio, no se consideró. Para registrar las mediciones meteorológicas y microclimáticas se instaló una estación meteorológica en un espacio abierto (altura 2.5 m) para medir la humedad relativa y la temperatura del aire con una sonda Vaisala (HMP35C-L, Campbell Scientific Inc., Logan, Utah, EUA), la velocidad del viento con un anemómetro (Met One, Inc., Grants Pass, Oregon, EUA) y el flujo

preserved, and only the trunk was trimmed at a height of approximately 1.5 m to support the pitahaya plants. Yearly rainfall is 900 to 1000 mm and average temperature is 26 °C (Orellana, 1999). The dry season (March to May) is separated from the rainy season (June to October) by one known as the period of "nortes" (November to February), which is characterized by intermittent events (2-3 d long) with strong winds, little to moderate precipitation, and temperatures below 20 °C (Herrera-Silveira, 1995). Average daily values of photosynthetic photon flux (PPF) above the canopy of a low deciduous forest in Yucatan are 45.4 mol m⁻² during the dry season and 39.3 mol m⁻² during the rainy season (Graham and Andrade, 2004).

H. undatus cuttings 68.0±1.9 cm long on average were obtained from the grower and planted close to the trunks of three tree tutor species: *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae), *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. (Fabaceae) and *Piscidia piscipula* (L.) Sarg. (Fabaceae). Four radiation treatments were set up: exposed plants and plants shaded with high density screens with 0.48 cm², 0.25 cm² and 0.06 cm² openings (Protescol, Yucatán, México) to provide approximately 60%, 40%, and 20% total incident radiation. These treatments were set up in a completely random design with 12 replications. Measurements of real quantity of PPF are detailed in the following section, and in the results the percentages of PPF treatment are presented with regard to PPF received above the canopy. The experiment began on June 2, 2003, and ended on June 26, 2004. All of the treatments were irrigated during the dry and northerly seasons (once a week). In March 2004 N:P:K (Triple 17, 100 g) fertilizer was applied at the base of each tutor tree and cutting. Every 45 d the fungicide Fungymycin (QUINASA, México) was applied following the recommendations of the manufacturer.

Growth and microenvironment

Elongation of the main stems and appearance of new branches was recorded weekly during the first four months after planting the cuttings and, later, every 15 d until the end of the experiment. During the "nortes" (March 2004) and the rainy (June 2004) periods, microclimatic and physiological measurements were taken. Given that the dry season was very short during this study, it was not taken into account. To record the meteorological and microclimatic measurements, a meteorological station was installed in an open space (2.5 m high) to measure relative humidity and air temperature with a Vaisala (HMP35C-L, Campbell Scientific Inc., Logan, Utah, USA) probe, wind speed with an anemometer (Met One, Inc., Grants Pass, Oregon, USA), and photosynthetic photon flux (PPF; 400 to 700 nm) with a quantum sensor Par Lite (Kipp & Zonen, Delft, Netherlands). In the central part of the main stem of two *H. undatus* individuals of each treatment, temperature was recorded with thermocouples made of fine copper-constantan wire 0.08 mm in diameter, and PPF with photodiodes (Hamamatsu Corporation, New Jersey, USA), previously calibrated with the quantum sensor. All of the measurements were recorded every 15 s for 3 d in a data logger (CR21X (Campbell Scientific) equipped with a 32-channel multiplexor (AM416, Campbell Scientific). The averages of every 10 min were

de fotones para fotosíntesis (FFF; 400 a 700 nm) con un cuantómetro Par Lite (Kipp & Zonen, Delft, Holanda). En la parte central del tallo principal de dos individuos de *H. undatus* de cada tratamiento se registraron: temperatura, con termopares de alambre fino de cobre-constantan (0.08 mm diámetro), y el FFF con fotodiodos (Hamamatsu Corporation, New Jersey, EEUU) calibrados previamente con el cuantómetro. Todas las mediciones se registraron cada 15 s durante 3 d en un registrador de datos CR21X (Campbell Scientific) equipado con un multiplexor de 32 canales (AM416, Campbell Scientific). Los promedios de cada 10 min se almacenaron en módulos de memoria (SM 192, Campbell Scientific) y luego en una computadora portátil para su análisis.

Variables fisiológicas y morfológicas

En los días en que se hicieron las mediciones ambientales, se midió también la eficiencia cuántica máxima (F_v/F_m ; unidades relativas) a las 6:30 y a las 18:00 h con un medidor portátil (Plant Efficiency Analyzer, Hansatech Instruments Ltd., Kings Lynn, Inglaterra); F_v es la fluorescencia variable ($F_m - F_0$), F_0 la fluorescencia inicial y F_m la fluorescencia máxima. Además, se tomaron muestras para medir la acidez y la concentración de clorofila de los tejidos. La acidez de los tejidos ($\text{mmol H}^+ \text{m}^{-2}$) es un criterio para caracterizar una planta MAC, ya que el CO_2 fijado en la noche se almacena en vacuolas como ácidos orgánicos (Nobel, 1991; Lambers *et al.*, 1998). Ésta se midió en muestras de tallo (1.5 cm diámetro), congeladas en nitrógeno líquido, homogenizadas, hervidas 5 min en 10 mL de agua destilada; el líquido se aforó a 50 ml y se tituló con NaOH 0.01 N hasta pH 7.0 con un potenciómetro (Metrohm Ltd., Herisau, Suiza). La concentración de clorofila (mg cm^{-2}) se determinó por extracción fría con acetona a 100% en penumbra (Bruisma, 1963). El área específica del tallo se determinó como el cociente del área de la muestra (cm^2) sobre su peso seco (g) (Chiariello *et al.*, 1989). Las muestras se secaron en un horno a 60 °C durante 48 h.

Análisis estadístico

El análisis de varianza correspondiente a un experimento completamente al azar se hizo con SigmaStat version 1.0 para las variables de los tallos y temperatura del aire, tasa de elongación, acidez tisular, área específica del tallo, concentración de clorofila, y eficiencia cuántica máxima. La comparación de medias se efectuó con la prueba de Student-Newman-Keuls ($p \leq 0.05$). Las diferencias en el número de tallos producidos durante los periodos de lluvias 2003 y nortes 2004 se evaluaron con la prueba de Mann-Whitney. Las diferencias en la concentración de clorofila entre las estaciones de 2004 se evaluaron con una prueba *t* de Student.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Tratamientos de luz y microambiente

Dentro del periodo de mediciones se eligieron los días completamente despejados para las comparaciones,

stored in memory modules (SM 192, Campbell Scientific) and later in a portable computer for analysis.

Physiological and morphological variables

On days in which environmental measurements were taken, maximum quantum efficiency was also measured (F_v/F_m ; relative units) at 6:30 and at 18:00 h with a portable meter (Plant Efficiency Analyzer, Hansatech Instruments Ltd., Kings Lynn, Great Britain); F_v is variable fluorescence ($F_m - F_0$), F_0 is initial fluorescence, and F_m the maximum fluorescence. Also, samples were taken to measure acidity and chlorophyll concentration in tissues. Tissue acidity ($\text{mmol H}^+ \text{m}^{-2}$) is a criterion for characterizing a CAM plant since the CO_2 fixed at night is stored in vacuoles as organic acids (Nobel, 1991; Lambers *et al.*, 1998). This was measured in stem samples 1.5 cm in diameter, frozen in liquid nitrogen, homogenized, and boiled in 10 mL of distilled water for 5 min; the liquid was decanted to 50 mL and later titrated with NaOH 0.01 N to pH 7.0 with a potentiometer (Metrohm Ltd., Herisau, Switzerland). The chlorophyll concentration (mg cm^{-2}) was determined by cold extraction with 100% acetone in the dark (Bruisma, 1963). The specific stem area was determined to be the coefficient of the sample area (cm^2) over its dry weight (g) (Chiariello *et al.*, 1989). The samples were dried in an oven at 60 °C for 48 h.

Statistical analysis

The analysis of variance corresponding to a completely randomized experiment was done with the software SigmaStat version 1.0 for the variables stem and air temperature, rate of elongation, tissue acidity, specific stem area, chlorophyll concentration, and maximum quantum efficiency. Comparison of means was performed with the Student-Newman-Keuls test ($p \leq 0.05$). Differences in number of stems produced during the rainy season 2003 and "nortes" 2004 were assessed with the Mann-Whitney test. Differences in chlorophyll concentration between 2004 seasons were evaluated with the *t* Student test.

RESULTS AND DISCUSSION

Light treatments and microenvironment

Within the period of measurements, completely clear days were chosen for comparisons since clouds provoked different degrees of reduction in PPF. In the treatment of total exposure, PPF was $40.86 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ on a clear day during the nortes period (March 4, 2004); in contrast, on a clear day in the rainy season (June 25, 2004) PPF was $49.7 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Daily environmental PPF on measurement days was $46.4 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ during the nortes and $53.5 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in the rainy periods (Figure 1), which are high compared with average daily environmental PPF reported for another low deciduous rain forest in Yucatán that

ya que las nubes provocan diferentes grados de disminución en el FFF. En el tratamiento totalmente expuesto FFF fue $40.86 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en un día despejado del periodo de nortes (4 de marzo de 2004); en cambio, en un día despejado del periodo lluvioso (25 de junio de 2004) FFF fue $49.7 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. El FFF diario ambiental en los días de medición fue $46.6 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en los nortes y $53.5 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en las lluvias (Figura 1), los cuales son altos comparados con el FFF diario ambiental promedio reportado para otra selva baja caducifolia de Yucatán que recibe menos precipitación ($45.4 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y $39.3 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en el periodo seco y en el de lluvias (Graham y Andrade, 2004). El FFF promedio que recibieron los tratamientos de *Hylocereus undatus* en ambas estaciones fue 90% del FFF diario total en los individuos expuestos y 48, 36 y 25% del FFF total en los tratamientos con malla sombra en los que se redujo la radiación incidente en 40, 60 y 80%. Durante el periodo de lluvias hubo 1 h 10 min más tiempo de radiación que durante los nortes (Figura 1).

La temperatura de los tallos fue mayor que la del aire al mediodía en todos los tratamientos durante el periodo de nortes ($p \leq 0.05$; Figura 2). En el periodo de lluvias la temperatura de los tallos fue menor a la del aire por la mañana ($> 3 \text{ h}$; $p \leq 0.05$; Figura 2); lo que favorece el intercambio gaseoso de plantas CAM, en especial de cactáceas y agaváceas (Nobel, 1988). La conductancia óptima del CO_2 en fase líquida ocurre entre 1 y 4 °C sobre la temperatura óptima para la fijación neta de CO_2 (de 12 a 19 °C; Nobel, 1988). Por esto, en el periodo de lluvias las temperaturas matutinas menores a 24 °C favorecerían la fijación de CO_2 en esta especie (Nobel y De la Barrera, 2002a).

A pesar de que la velocidad del viento promedio fue mayor en el periodo de nortes (2.79 m s^{-1}) que en el de lluvias (1.38 m s^{-1}), durante los periodos de medición la temperatura de los tallos no pudo ser disipada al mediodía. Sin embargo, el sombreado redujo 6% (3 °C) la temperatura máxima del tallo en plantas en el tratamiento de 48% FFF y 10% (5 °C) en los tratamientos de 48 y 36% FFF (Figura 2). Durante el periodo de lluvias la temperatura de los tallos fue similar a la del aire (Figura 2), posiblemente por la transpiración diurna, como ocurre en otras especies con MAC (Andrade y Nobel, 1997; Andrade, 2003; Graham y Andrade, 2004).

Aunque los patrones del curso diario del déficit de presión de vapor (DPV) entre el periodo seco y el de lluvias fueron similares (Figura 3), el DPV es menor en el periodo de lluvias durante la noche y la mañana que en el periodo de nortes (recuadro Figura 3). Un valor bajo de DPV favorece el MAC y reduce la pérdida de agua de los tejidos porque la conductancia al

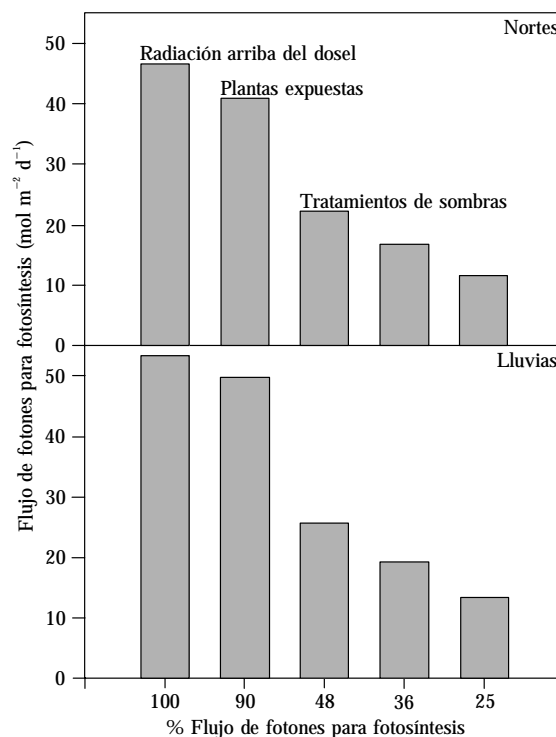


Figura 1. Flujo de fotones para fotosíntesis (FFF) total diario incidente sobre el dosel (100%) y sobre los individuos de *Hylocereus undatus* en cuatro tratamientos de radiación en un día despejado del periodo de nortes (4 de marzo 2004) y un día despejado del periodo de lluvias (25 de junio 2004) en Yaxcopoil, Yucatán, México.

Figure 1. Total daily incident photosynthetic photon flux (FFF) over the canopy (100%) and on *Hylocereus undatus* individuals in four radiation treatments on a clear day during the “nortes” period (March 4, 2004) and a clear day in the rainy season (June 25, 2004) in Yaxcopoil, Yucatán, México.

receives less precipitation ($45.4 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ and $39.3 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in the dry season and rainy season; Graham and Andrade, 2004). Average PPF that the *Hylocereus undatus* treatments received in both seasons was 90% of the total daily PPF in exposed individuals and 48, 36, and 25% of the total PPF in treatments with shade net in which incident radiation was reduced by 40, 60, and 80%. During the rainy season there was 1 h 10 min more radiation time than during the period of nortes (Figure 1).

At midday, stem temperature was higher than air temperature in all of the treatments during the period of nortes ($p \leq 0.05$; Figure 2). In the rainy season, stem temperature was lower than air temperature in the morning ($> 3 \text{ h}$; $p \leq 0.05$; Figure 2), favoring gas exchange of CAM plants, especially cacti and agaves

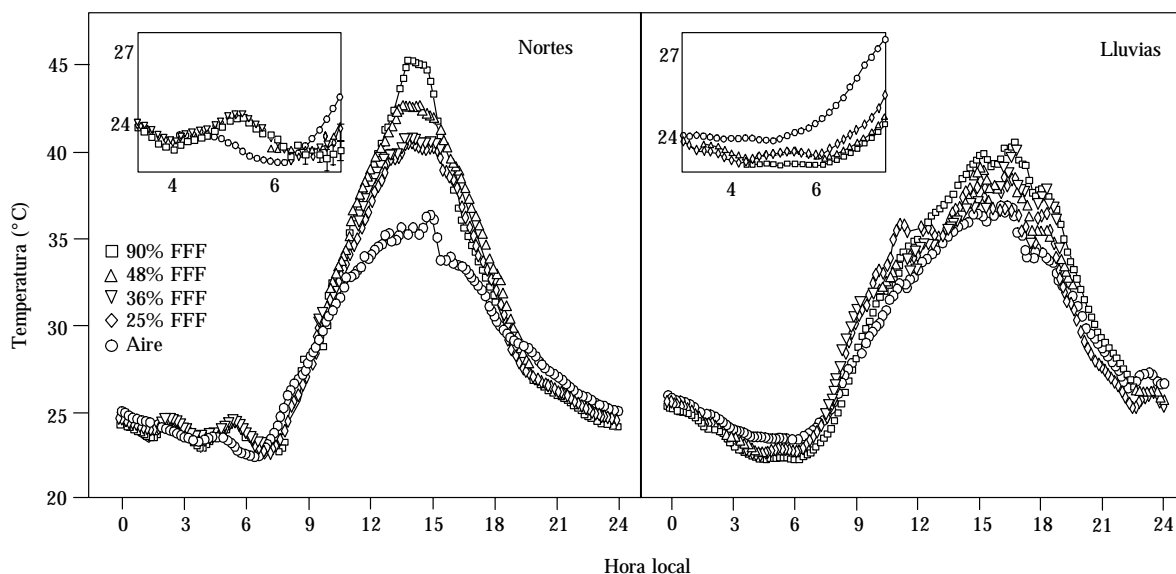


Figura 2. Curso diario de la temperatura del aire y de los tallos de *Hylocereus undatus* bajo cuatro tratamientos de FFF en un día despejado del periodo de nortes (4 de marzo 2004) y un día despejado del periodo de lluvias (25 de junio, 2004) en Yaxcopoil, Yucatán, México. En los recuadros se muestran las temperaturas de 3 h a 7 h.

Figure 2. Daily course of air and *Hylocereus undatus* stem temperatures under four FFF treatments on a clear day during the nortes period (March 4, 2004) and a clear day in the rainy season (June 25, 2004) in Yaxcopoil, Yucatán, México. Temperatures from 3 h to 7 h are shown in the inserts.

vapor de agua disminuye (Nobel, 1991). Sin embargo, debido a que las temperaturas de los tallos fueron menores a la temperatura del aire durante la madrugada, el depósito de rocío puede ocurrir más frecuentemente en el periodo lluvioso (Andrade, 2003), lo que podría limitar la tasa de fijación de CO_2 (Martin, 1994) o causar infecciones por hongos (Everts y Lacy, 1990).

Microambiente de luz y elongación de los tallos

La elongación de los tallos de *H. undatus* fue mayor en los tratamientos con sombra, principalmente después de 19 semanas bajo los tratamientos (Figura 4; $p \leq 0.05$). Al final del experimento, los tratamientos de 36 y 48% de flujo de FFF diario total mostraron tallos más largos que a 25 y 90% del FFF total (Figura 4; $p \leq 0.05$). La tasa de elongación de los tallos fue mayor durante el periodo de lluvias y en los tratamientos con 36 y 48% de FFF total que en los otros dos (Cuadro 1; $p \leq 0.05$). El número de tallos secundarios producidos fue mayor en el periodo de lluvias que en el de nortes del 2003 ($p \leq 0.05$). La elongación de los tallos continuó durante el periodo seco del año, porque los tallos maduros proveen agua y azúcares a los jóvenes vía floema (Nerd y Neumann, 2004). Estos resultados concuerdan con lo observado en otras especies MAC. Por ejemplo, *Hylocereus polyrhizus* tiene

(Nobel, 1988). Optimum CO_2 conductance in the liquid phase occurs between 1 and 4 °C above the optimum temperature for net CO_2 fixation (12 to 19 °C; Nobel, 1988). For this reason, during the rainy season, morning temperatures below 24 °C would favor CO_2 fixation in this species (Nobel and De la Barrera, 2002a).

Even though the average wind speed was higher in the period of “nortes” (2.79 m s^{-1}) than during the rainy season (2.38 m s^{-1}), during the periods of measurement, stem temperature could not be dissipated at midday. However, shade reduced the maximum stem temperature by 6% (3 °C) in plants in the 48% PPF treatment and by 10% (5 °C) in treatments of 48 and 36% PPF (Figure 2). During the rainy season, stem temperature was similar to air temperature (Figure 2), possibly because of diurnal transpiration, as occurs in other CAM species (Andrade and Nobel, 1997; Andrade, 2003; Graham and Andrade, 2004).

Although the daily vapor pressure deficit (VPD) patterns in the dry season were similar to those in the rainy season (Figure 3), VPD is lower in the rainy season at night and in the morning than in the “nortes” period (Figure 3 insert). A low VPD value favors CAM and reduces water loss from tissues because conductance to water vapor decreases (Nobel, 1991). However, because stem temperatures were lower than air temperature in the early morning, deposition of dew

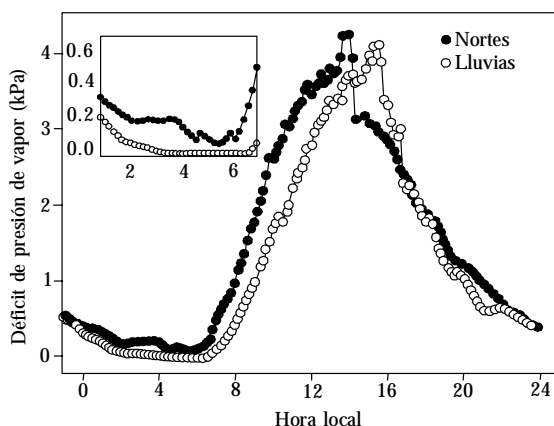


Figura 3. Curso diario del déficit de presión de vapor (DPV) del aire en un día despejado del periodo de nortes (4 de marzo 2004) y un día despejado del periodo de lluvias (25 de junio 2004) en Yaxcopoil, Yucatán, México (en el recuadro se muestra el DPV de 1 h a 7 h).

Figure 3. Daily course of air vapor pressure deficit (DPV) on a clear day during the period of nortes (March 4, 2004) and a clear day in the rainy season (June 25, 2004) in Yaxcopoil, Yucatán, México. (DPV from 1 h to 7 h is shown in the insert).

mayor elongación a 70% que a 40 o 10% del FFF total (Raveh *et al.*, 1998). El cactus epifito *Epiphyllum phyllanthus* tiene mayor elongación de sus tallos cuando crece a 50% del FFF incidente que a mayor o menor FFF diario (Andrade y Nobel, 1996). La bromeliácea epifita *Tillandsia brachycaulos* tiene mayor elongación y producción de hojas en individuos bajo 30 a 59% del FFF total que en individuos de microhábitats más iluminados o más sombreados (Cervantes *et al.*, 2005). Sin embargo, para *H. undatus* el exceso de sombra debe reducir la fotosíntesis durante el día como en otras cactáceas (Nobel, 1988), pero principalmente por la escasez de agua durante el periodo de nortes. Este no es el caso para la cactácea

Cuadro 1. Tasa de elongación y número de tallos producidos en *Hylocereus undatus* en cuatro tratamientos de flujo de fotones para fotosíntesis (FFF): total diario en tres periodos de crecimiento (n= 6).

Table 1. Elongation rate and number of stems produced in *Hylocereus undatus* in four treatments of photosynthetic photon flux (FFF): daily total and in three growth periods (n= 6).

	Tratamiento de luz	Lluvias 2003	Nortes 2004	Lluvias 2004
Tasa de elongación (cm semana ⁻¹)	90% FFF	3.39± 0.62 a [†]	2.13± 0.46 a	3.72± 2.48 a
	48% FFF	6.92± 0.96 b	2.92± 0.21 a	7.05± 0.09 a
	36% FFF	5.70± 0.58 b	2.37± 0.44 a	4.12± 1.16 a
	25% FFF	3.38± 0.36 a	2.47± 0.32 a	5.50± 0.87 a
Número de tallos producidos	90% FFF	23	6	4
	48% FFF	33	9	15
	36% FFF	29	9	14
	25% FFF	28	6	10

[†]Medias con diferente letra en una columna son estadísticamente diferentes (p≤0.05).

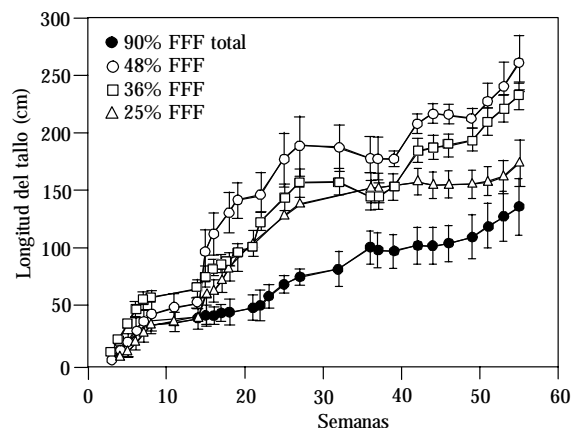


Figura 4. Elongación del tallo de *Hylocereus undatus* bajo cuatro tratamientos de flujo de fotones para fotosíntesis (FFF) durante 55 semanas en Yaxcopoil, Yucatán, México. Los puntos corresponden a promedios ± error estándar (n= 6).

Figure 4. *Hylocereus undatus* stem elongation under four treatments of photosynthetic photon flux (FFF) during 55 weeks in Yaxcopoil, Yucatán, México. Data correspond to averages ± standard error (n= 6).

can occur more frequently in the rainy season (Andrade, 2003), and this could limit the CO₂ fixation rate (Martin, 1994) or provoke fungus infections (Everts and Lacy, 1990).

Light microenvironment and stem elongation

Hylocereus undatus stem elongation was greater in treatments with shade, principally after 19 weeks under treatments (Figure 4; p≤0.05). At the end of the experiment, treatments with 36 and 48% of daily total PPF showed longer stems than at 25 and 90% of total PPF (Figure 4; p≤0.05). Stem elongation rate was higher during the rainy season and in treatments with 36 and 48% total PPF than in the other two treatments

hemiepífita *Selenicereus megalanthus* que parece mejor adaptada a la sombra y su biomasa se reduce poco, aun con 90% de sombra (Raveh *et al.*, 1998). Con más agua en el suelo, la tasa de elongación de los tallos a 25% del FFF total fue similar a la tasa de elongación de los tallos expuestos de *H. undatus* (Cuadro 1).

Microambiente de luz y fotosíntesis

La acidez tisular para evaluar la fotosíntesis de *H. undatus* fue diferente sólo en el periodo de lluvias para los tratamientos 48 y 36% del FFF total incidente (Figura 5; $p \leq 0.05$). La acidez de los tallos a 25% del FFF total fue menor a la de los tejidos de los individuos expuestos en el periodo de nortes ($p \leq 0.05$), pero fue similar en el periodo lluvioso (Figura 5). Esto indicaría que *H. undatus* es una especie tolerante a la sombra como otras especies CAM, las cuales tienen una fotosíntesis mayor en bajos niveles de FFF que a mayores niveles cuando están bien irrigadas (Skillman y Winter, 1997; Raveh *et al.*, 1998; Graham y Andrade, 2004). De hecho, *H. undatus* es más sensible a los cambios de humedad en el suelo que a los cambios de FFF (Nobel y De la Barrera, 2002b; Graham y Nobel, 2005), al igual que otras especies MAC de sitios naturales, cuyos microhabitats sombreados implican menor acceso al agua ambiental por intercepción del agua por el dosel del bosque (Graham y Andrade, 2004; Cervantes *et al.*, 2005).

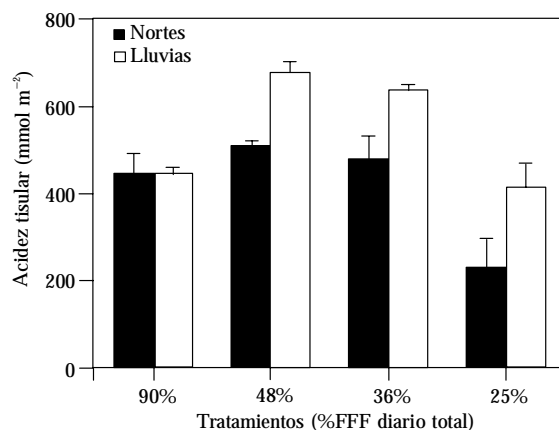


Figura 5. Acidez tisular promedio de tallos de *Hylocereus undatus* bajo los cuatro tratamientos de flujo de fotones para fotosíntesis (FFF) en el periodo de nortes y en lluvias en Yaxcopoil, Yucatán, México (las barras delgadas representan un error estándar de la media).

Figure 5. Average tissue acidity for *Hylocereus undatus* stems under the four treatments of photosynthetic photon flux (FFF) during the “nortes” period and the rainy season in Yaxcopoil, Yucatan, México (thin bars represent a standard error of the mean).

(Table 1; $p \leq 0.05$). The number of secondary stems produced was higher in the rainy season than during the nortes in 2003 ($p \leq 0.05$). Stem elongation continued during the dry season of that year because mature stems provide water and sugars to the young stems through the phloem (Nerd and Neumann, 2004). These results coincide with observations in other CAM species. For example, *Hylocereus polyrhizus* elongates more with 70% of the total PPF than with 40 or 10% (Raveh *et al.*, 1998). The epiphyte cactus *Epiphyllum phyllanthus* has greater stem elongation when it grows with 50% of the incident PPF than at more or less daily PPF (Andrade and Nobel, 1996). The bromeliad epiphyte *Tillandsia brachycaulos* has greater elongation and leaf production in individuals under 30 to 59% total PPF than in individuals in more illuminated or more shaded microhabitats (Cervantes *et al.*, 2005). However, for *H. undatus*, excess shade should reduce photosynthesis during the day as in other cacti (Nobel, 1988), but this is mainly due to water scarcity during the “nortes” period. This is not the case for the hemiepiphyte cactus *Selenicereus megalanthus* that appears to adapt better to shade, and its biomass production decreases little even with 90% shade (Raveh *et al.*, 1998). With more water in the soil, the rate of stem elongation under 25% total PPF was similar to the elongation rate of exposed *H. undatus* stems (Table 1).

Light microenvironment and photosynthesis

Tissue acidity as an estimation of *H. undatus* photosynthesis was different only in the rainy season for treatments 48 and 36% of total incident PPF (Figure 5; $p \leq 0.05$). Acidity of the stems at 25% total PPF was less than that of tissues of exposed individuals in the “nortes” period ($p \leq 0.05$), but similar in the rainy season (Figure 5). These would indicate that *H. undatus* is a species tolerant to shade like other CAM species, which have higher photosynthesis at low PPF levels than at higher levels when they are well irrigated (Skillman and Winter, 1997; Raveh *et al.*, 1998; Graham and Andrade, 2004). In fact, *H. undatus* is more sensitive to changes in soil moisture than to changes in PPF (Nobel and De la Barrera, 2002b; Graham and Nobel, 2005), as are other CAM species in natural sites, where the shaded microhabitats imply less access to environmental water because the forest canopy intercepts the water (Graham and Andrade, 2004; Cervantes *et al.*, 2005).

The specific stem area (stem area/stem dry weight) was higher in the period of nortes (Figure 6; $p \leq 0.05$), but there were no differences among light treatments. Specific leaf area is low in species of slow growth and is positively correlated with relative growth rate

El área específica del tallo (área del tallo/peso seco del tallo) fue mayor en el periodo de nortes (Figura 6; $p \leq 0.05$) pero no hubo diferencias entre los tratamientos de luz. El área foliar específica es baja en especies de lento crecimiento y está correlacionada positivamente con la tasa de crecimiento relativo (Lambers *et al.*, 1998). No obstante, el área específica del tallo de *H. undatus* es mayor en el periodo de nortes cuando la tasa de elongación del tallo es menor que en el periodo de lluvias. Sin embargo, una menor área específica del tallo en el periodo lluvioso podría estar relacionada con una menor eficiencia de uso del agua (estomas abiertos por un mayor tiempo) y con la mayor cantidad de luz (Andrade, 2003; Graham y Andrade, 2004). Se requieren estudios detallados del análisis de crecimiento de suculentas con MAC para entender estas diferencias.

La concentración de clorofila por unidad de área fue mayor en el periodo de lluvias que en la de nortes en todos los tratamientos (Cuadro 2; $p \leq 0.05$). Una mayor acidez en los tejidos de las plantas sombreadas que en las expuestas pudo deberse a la menor eficiencia cuántica máxima (F_v/F_m) en estas últimas (Cuadro 2; $p \leq 0.05$). El hecho de que los valores de F_v/F_m no se recuperaran por la mañana como ocurre en otras especies CAM (Adams y Demmig-Adams, 1996; Graham y Andrade, 2004; Cervantes *et al.*, 2005) sugiere foto-oxidación en el aparato fotosintético de los individuos expuestos de *H. undatus*. Se ha observado que *H. undatus* sufre fotoinhibición bajo un FFF mayor a $20 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y, además, una disminución de F_v/F_m con altas temperaturas y sequía (Raveh *et al.*, 1998).

Hylocereus undatus tiene una asimilación neta de CO_2 apreciable a un FFF de tan sólo $2 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, condiciones de luz típicas del dosel de los bosques tropicales. La fijación neta diaria máxima de CO_2 se alcanza a un FFF de $20 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Nobel y De la Barrera, 2004). En el sitio de estudio, el FFF diario promedio en ambas estaciones alcanzó $50 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, cantidad fotoinhibitoria aun para las cactáceas del desierto (Nobel, 1988). Como lo indican nuestros resultados, la mayor fotosíntesis y tasa de elongación ocurren en la época de lluvias en un microambiente de luz de 36 a 48% del FFF diario total, es decir 18 a $24 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. A pesar del riego durante el periodo de nortes, la fotosíntesis y la tasa de elongación disminuyen principalmente por la fotoinhibición y los valores mayores de déficit de presión de vapor durante la noche.

CONCLUSIONES

Un microambiente de luz que reduce el flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF) en 48 a 36% (de un

(Lambers *et al.*, 1998). Nevertheless, the specific stem area of *H. undatus* is greater in the period of “nortes” when the rate of stem elongation is lower than in the rainy season. However, a lower specific stem area in the rainy season could be related to lower water use efficiency (stomata open for a longer time) and to a greater quantity of light (Andrade, 2003; Graham and Andrade, 2004). Detailed studies of the analysis of CAM succulent growth are required to understand these differences.

Chlorophyll concentration per unit area was higher in the rainy season than in that of “nortes” in all of the treatments (Table 2; $p \leq 0.05$). Greater acidity in shaded plant tissues than in those of exposed plants could be due to lower maximum quantum efficiency (F_v/F_m) in the latter (Table 2; $p \leq 0.05$). The fact that the F_v/F_m values are not recovered in the morning as occurs in other CAM species (Adams and Demmig-Adams, 1996; Graham and Andrade, 2004; Cervantes *et al.*, 2005) suggests photooxidation in the photosynthetic apparatus of the exposed *H. undatus* individuals. It has been observed that *H. undatus* suffers photoinhibition under PPF greater than $20 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, and a decrease in F_v/F_m is observed with high temperatures and drought (Raveh *et al.*, 1998).

Hylocereus undatus has a net observable CO_2 assimilation at PPF of only $2 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, typical light conditions under tropical forest canopies. Maximum net daily CO_2 fixation is reached at a PPF of 20 mol

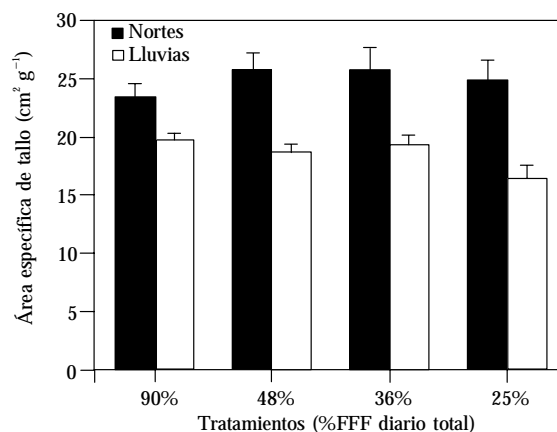


Figura 6. Área específica del tallo promedio para *Hylocereus undatus* bajo los cuatro tratamientos de flujo de fotones para fotosíntesis (FFF) en el periodo de nortes y en el de lluvias en Yaxcopoil, Yucatán, México (las barras delgadas representan un error estándar de la media).

Figure 6. Average specific stem area for *Hylocereus undatus* under the four treatments of photosynthetic photon flux (FFF) during the “nortes” period and the rainy season in Yaxcopoil, Yucatán, México (thin bars represent a standard error of the mean).

Cuadro 2. Eficiencia cuántica máxima (F_v/F_m), pre-alba y en el ocaso, y concentración de clorofila en tallos de *Hylocereus undatus* en cuatro tratamientos de flujo de fotones para fotosíntesis (FFF) total diaria y en dos estaciones del año (n=6).**Table 2. Maximum quantum efficiency (F_v/F_m), at predawn and dusk, and chlorophyll concentration for *Hylocereus undatus* stems in four treatments of photosynthetic photon flux (FFF) daily total in two seasons of the year (n=6).**

Tratamiento	F_v/F_m †				Clorofila total (mg cm ⁻²)‡	
	Nortes		Lluvia		Nortes	Lluvia
	6:30 am	6:00 pm	6:30 am	6:00 pm		
90% FFF	0.72 ± 0.023 a§	0.59 ± 0.101 a	0.76 ± 0.031 a	0.71 ± 0.081 a	31.58 ± 4.74 a	46.99 ± 0.48 b
48% FFF	0.81 ± 0.007 b	0.83 ± 0.001 b	0.83 ± 0.007 b	0.83 ± 0.001 b	34.35 ± 6.58 a	45.63 ± 1.55 b
36% FFF	0.81 ± 0.008 b	0.77 ± 0.031 b	0.84 ± 0.006 b	0.83 ± 0.003 b	37.38 ± 4.73 a	45.70 ± 10.89 b
25% FFF	0.83 ± 0.008 b	0.80 ± 0.013 b	0.85 ± 0.015 b	0.84 ± 0.007 b	45.44 ± 12.55 a	54.13 ± 3.61 b

† Los datos fueron transformados con la función arcoseno antes del análisis.

‡ Medias con diferente letra entre estaciones son estadísticamente diferentes (t de Student, $p \leq 0.05$).

§ Medias con diferente letra en una columna son estadísticamente diferentes (Student-Newman-Keuls, $p \leq 0.05$).

valor promedio diario de 45.3 mol m⁻²) y el periodo de lluvias incrementan la elongación de los tallos (66%) y la fotosíntesis (36%) de *H. undatus*. Durante este periodo hubo valores bajos de déficit de presión de vapor durante la mayor parte de la noche, lo que favorece el intercambio de gases. La reducción de la tasa de elongación y de la fotosíntesis en el tratamiento más expuesto se debe a la fotoinhibición de la fotosíntesis.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Ing. Leopoldo Chel permitirnos usar su plantación para nuestra investigación; al proyecto SEP-CONACYT-36931 por el apoyo financiero; al M. en C. Manuel Mandujano, al Dr. Jorge Herrera y al Dr. Jorge Santamaría por el apoyo brindado. Tres revisores anónimos proporcionaron excelentes comentarios al manuscrito.

LITERATURA CITADA

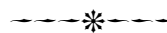
- Adams, W. W. III, and B. Demmig-Adams. 1996. Energy dissipation and the xanthophyll cycle in CAM plants. *In: Crassulacean Acid Metabolism: Biochemistry, Ecophysiology and Evolution*. Winter, K. and J. A. C. Smith (eds). Springer, Berlin, Alemania. pp: 97-114.
- Andrade, J. L. 2003. Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *J. Trop. Ecol.* 19: 479-488.
- Andrade, J. L., and P. S. Nobel. 1996. Habitat, CO₂ uptake and growth for the CAM epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* in a Panamanian tropical forest. *J. Trop. Ecol.* 12: 291-306.
- Andrade, J. L., and P. S. Nobel. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica* 29: 261-270.
- Benzing, D. H. 1990. *Vascular Epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge, USA. 354 p.
- Bruisma, J. 1963. The quantitative analysis of chlorophylls a and b in plant extracts. *Photochem. Photobiol.* 2: 241-249.
- Cervantes, S. E., E. A. Graham, and J. L. Andrade. 2005. Light microhabitats, growth and photosynthesis of an epiphytic bromeliad in a tropical dry forest. *Plant Ecol.* 179: 107-118.

m⁻² d⁻¹ (Nobel and De la Barrera, 2004). In the study site, average daily PPF in both seasons reached 50 mol m⁻² d⁻¹, a quantity that is photoinhibitory even for desert cacti (Nobel, 1988). As our results indicate, the greatest photosynthesis and elongation rate occur in the rainy season in a light microenvironment of 36 to 48% total daily FFF, that is 18 to 24 mol m⁻² d⁻¹. In spite of irrigation during the "nortes" period, photosynthesis and elongation rate decrease mainly due to photoinhibition and higher values of vapor pressure deficit during the night.

CONCLUSIONS

A light microenvironment that reduces photosynthetic photon flux by 48 to 36% (of a daily average value of 45.3 mol m⁻²) and the rainy season both increase stem elongation (66%) and photosynthesis (36%) in *H. undatus*. During the rainy period, values of vapor pressure deficit are low during most of the night, favoring gas exchange. The reduction in elongation rate and photosynthesis in the most exposed treatment is due to photoinhibition of photosynthesis.

—End of the English version—



- Chiariello, N. R., H. A. Money, and K. Williams. 1989. Growth, carbon allocation and cost of plant tissues. *In: Plant Physiological Ecology. Field Methods and Instrumentation*. Pearcy, R. W., J. Ehleringer, H. A. Mooney, and P. W. Rundel (eds). Chapman & Hall, Londres. U.K. pp: 327-365.
- Everts K. L., and M. L. Lacy. 1990. The influence of dew duration, relative humidity, and leaf senescence on conidial formation and infection of onion by *Alternaria porri*. *Phytopathology.* 80: 1203-1207.

- Graham, E. A., and J. L. Andrade. 2004. Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *Am. J. Bot.* 91: 699-706.
- Graham, E. A., and P. S. Nobel. 2005. Daily changes in stem thickness and related gas exchange patterns for the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus*. *Int. J. Plant Sci.* 166: 13-20.
- Herrera-Silveira, J. A. 1995. Seasonal patterns and behavior of nutrients in a tropical coastal lagoon with groundwater discharges. *Int. J. Ecol. Environ. Sci.* 22: 45-57.
- Lambers, H., F. S. Chapin III, and T. L. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York, USA. 540 p.
- Lüttge, U. 1989. *Vascular Plants as Epiphytes*. Springer, Berlin, Alemania. 270 p.
- Lüttge, U. 1997. *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Springer, Berlin, Alemania. 384 p.
- Martin, C. E. 1994. Physiological ecology of the Bromeliaceae. *Bot. Rev.* 60: 1-82.
- Nerd, A., and P. M. Neumann. 2004. Phloem water transport maintains stem growth in a drought-stressed crop cactus (*Hylocereus undatus*). *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 129: 486-490.
- Nobel, P. S. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press, New York, USA. 270 p.
- Nobel, P. S. 1991. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press, San Diego, CA, USA. 474 p.
- Nobel, P. S. 1994. *Remarkable Agaves and Cacti*. Oxford University Press, Nueva York. EUA. 166 p.
- Nobel, P. S., and E. De la Barrera. 2002a. High temperatures and net CO₂ uptake, growth, and stem damage for the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus*. *Biotropica* 34: 225-231.
- Nobel, P. S., and E. De la Barrera. 2002b. Stem water relations and net CO₂ uptake for a hemiepiphytic cactus during short-term drought. *Environ. Exp. Bot.* 48: 129-137.
- Nobel, P. S., and E. De la Barrera. 2004. CO₂ uptake by the cultivated hemiepiphytic cactus, *Hylocereus undatus*. *Ann. Appl. Biol.* 144: 1-8.
- Orellana, R. 1999. Evaluación climática. *In: Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán*. García A., y J. Córdova (eds.). Facultad de Arquitectura, Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán, México. pp: 163-182.
- Ortiz-Hernández, Y. D., M. Livera-Muñoz, y A. Carrillo-Salazar. 1999a. Asimilación de CO₂ por la pitahaya *Hylocereus undatus* en condiciones de campo. *Agrociencia* 33: 165-169.
- Ortiz-Hernández, Y. D., M. Livera-Muñoz, M. T. Colinas-Leon, y A. Carrillo-Salazar. 1999b. Estrés hídrico e intercambio de CO₂ de la pitahaya. *Agrociencia* 33: 397-405.
- Raveh, E., Gersani, M., and P. S. Nobel. 1995. CO₂ uptake and fluorescence responses for a shade-tolerant cactus *Hylocereus undatus* under current and doubled CO₂ concentrations. *Physiol. Plant.* 93: 505-511.
- Raveh, E., A. Nerd, and Y. Mizrahi. 1998. Responses of two hemiepiphytic fruit crop cacti to different degrees of shade. *Sci. Hort.* 73: 151-164.
- Skillman, J. B., and K. Winter. 1997. High photosynthetic capacity in a shade tolerant Crassulacean acid metabolism plant: implications for sunflecks use, nonphotochemical energy dissipation, and susceptibility to photoinhibition. *Plant Physiol.* 113: 441-450.