



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**CARACTERIZACIÓN FISIOLÓGICA Y ANATÓMICA  
DE LA PATA DE ELEFANTE YUCATECA,  
*BEAUCARNEA PLIABILIS* (BAKER) ROSE**

Tesis que presenta

Susana Ariely Dzib Ek

En opción al título de

**MAESTRO EN CIENCIAS**

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

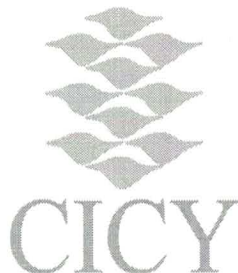
Mérida, Yucatán, México

2020

---



CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **Susana Ariely Dzib Ek** titulado “**Caracterización fisiológica y anatómica de la pata de elefante yucateca, *Beaucarnea pliabilis (baker) Rose***” fue realizado en el laboratorio de Fisiología Ambiental de Plantas de la Unidad de Recursos Naturales, en la línea Servicios Ambientales de la Biodiversidad, del **Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.** bajo la dirección de la **Dra. Casandra Reyes García**, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas dentro de la opción de Recursos Naturales de este Centro.

Atentamente.

---

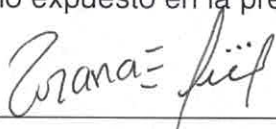
**Dra. Cecilia Hernández Zepeda**  
**Directora de Docencia**

Mérida, Yucatán, México, a 23 de enero de 2020



## DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se regirán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.



Biól. Susana Ariely Dzib Ek

Este trabajo se llevó a cabo en la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. con el título "Caracterización fisiológica y anatómica de la pata de elefante yucateca, *Beaucarnea pliabilis* (Baker) Rose" bajo la dirección de las Dras. Casandra Reyes García y Laura Yañez Espinosa.

---



## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero agradecer al CONACYT por la beca otorgada (registro 637149) durante los dos años de la maestría.

A la unidad de recursos naturales por el apoyo económico (recursos fiscales), otorgados para llevar a cabo el proyecto.

A CONACYT por la beca de movilidad 2018 Nacional (291249), la cual me permitió realizar una estancia de Investigación en la Universidad Autónoma de San Luis Potosí, México.

A mi directora de Tesis, la Dra. Casandra Reyes García, por su apoyo, confianza, paciencia, dedicación y sus siempre acertados comentarios para la realización del proyecto y el escrito, por transmitirme sus conocimientos y su pasión por la fisiología vegetal, a mi co-asesora la Dra. Laura Yañez, a quien agradezco su tutoría, orientación y buen recibimiento en la estancia de investigación que realicé en su laboratorio, y sus por aportaciones al documento. Sin el apoyo de mis directoras, este trabajo hubiera sido imposible, gracias por todo el conocimiento transmitido, por sus valiosas aportaciones, críticas, pero sobre todo por su amistad.

A mi comité tutorial conformado por los Dres. Ileana Echevarria Machado y José Luis Andrade Torres, por sus críticas, aportaciones y sugerencias en cada tutorial, y en las revisiones externas que enriquecieron el proyecto, en este tiempo encontré en ellos excelentes seres humanos y amigos que atesoraré.

Al Dr. Rodrigo Méndez por sus muy acertadas y puntuales observaciones que ayudaron a concluir este documento.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán, por todas las facilidades brindadas en la realización de esta tesis. A la unidad de recursos naturales y quienes ahí laboran (estudiantes, técnicos, investigadores), por su apoyo y consideración en todo momento.

Al personal del Parque Científico y Tecnológico de Yucatán por las facilidades otorgadas para realizar los muestreos de 36 horas, a lo largo de año y medio, de manera particular al Dr. Sigfredo Escalante Rebolledo por su apoyo y confianza en cada salida de campo.

---



A la unidad de biotecnología, por el apoyo en el equipo de microscopia, en especial a la técnico Ileana Borges Argaez, por su disposición y asesoría en el manejo del equipo.

Gracias a todos los técnicos: Matilde Margarita Ortiz García a su experiencia como técnico de laboratorio, por su apoyo y asesoría en la preparación de reactivos, Robert Us por siempre tener la disposición en el apoyo y guía de equipo de laboratorio y herramientas de campo, Manuela Tamayo por su apoyo en las salidas de campo, manejo del equipo, trabajo en laboratorio y asesoría en la parte estadística del documento, y de manera especial quiero agradecer a la Dra. Celene Espadas Manrique por su apoyo en todas las salidas de campo, trabajo en laboratorio, cuestiones administrativas, por estar siempre al pendiente y comprometida con todo lo relacionado al proyecto, a su capacidad en la resolución de problemas que surgieron a lo largo de este trabajo, que fueron de valiosa ayuda para concluyera de forma exitosa, y personalmente a su calidad de persona y su valiosa amistad.

Al departamento de instrumentación en particular al Ing. Leonardo Gus por las facilidades otorgadas al momento de requerir herramientas de campo.

Gracias a todos mis compañeros de la unidad de recursos naturales, en especial a los del laboratorio de fisiología ecológica de plantas por su apoyo, sus aportaciones en el documento, en las presentaciones y sobre todo su amistad: Diana Cisneros, David Pérez, Julio Sala, Eduardo Chávez, Rosa Guadalupe Pérez, Daniel Ix, Gerardo Carrillo, Gabriela Ceron, María Cabañas, a las personas que me apoyaron en salidas de campo David Pérez, José Carlos Rosas y Dylan García por su paciencia y su buena disposición de ayudar en este proyecto.

Agradezco al Dr. Richard Feldman, por atender mis dudas en la cuestión estadística y siempre tener la disposición de ayudar.

A todos aquellos quienes, directa o indirectamente, participaron en diversas etapas de este proyecto.

---

## **DEDICATORIAS**

A mis papás, María y José, por toda su comprensión y cariño durante este proceso, por su apoyo incondicional y sus buenos deseos siempre, y por todo su amor.

A mis hermanas Gaby y Janet, por sus palabras de ánimo y su apoyo incondicional, a mis cuñados Walther y Samuel por su amistad y por brindarme su ayuda cuando me hacía falta.

A mis amigos de siempre y a los nuevos amigos que forme durante este proceso, por siempre echarme porras y mostrarme su cariño.





**ÍNDICE**

**ÍNDICE.....i**

**ÍNDICE DE FIGURAS.....v**

**ÍNDICE DE CUADROS..... vii**

**ABREVIATURAS ..... viii**

**RESUMEN.....viii**

**ABSTRACT.....ix**

**INTRODUCCIÓN..... 1**

**CAPÍTULO I ..... 3**

**ANTECEDENTES ..... 3**

**1.1.1 INFLUENCIA DEL AMBIENTE EN LAS RESPUESTAS FISIOLÓGICAS DE LAS PLANTAS..... 3**

**1.1.2 TEMPERATURA ..... 3**

**1.1.3 RADIACIÓN ..... 4**

**1.1.4 HUMEDAD..... 5**

**1.1.5 ADAPTACIONES ANATÓMICAS DE LAS PLANTAS AL AMBIENTE ..... 5**

**1.1.6 ADAPTACIONES A NIVEL DE HOJA..... 6**

**1.1.7 FUNCIÓN DEL TALLO SUCULENTO ..... 7**

**1.1.8 FOTOSÍNTESIS Y SUS TIPOS ..... 8**

**1.1.9 TRANSICIONES METABÓLICAS ..... 9**

**1.2 PARÁMETROS FISIOLÓGICOS RELACIONADOS CON EL USO DE LA LUZ ..... 10**

1.2.1 FLUORESCENCIA DE LA CLOROFILA A .....	10
1.3 PARÁMETROS RELACIONADOS CON EL USO DE AGUA.....	12
1.3.1 CONTENIDO RELATIVO DE AGUA.....	12
1.3.2 POTENCIAL HÍDRICO.....	13
1.3.3 COMPORTAMIENTO ISOHÍDRICO Y ANISOHÍDRICO.....	13
1.3.4 GÉNERO BEAUCARNEA.....	14
1.4 ESPECIE DE ESTUDIO .....	16
1.4.1 DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE .....	16
1.4.2 DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y CONDICIONES CLIMÁTICAS .....	16
1.5 JUSTIFICACIÓN.....	18
1.6 OBJETIVOS.....	19
1.6.1 OBJETIVO GENERAL.....	19
1.6.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	19
1.7 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN.....	20
1.8 HIPÓTESIS.....	23
CAPÍTULO II .....	25
MATERIALES Y METODOS.....	25
2.1 MATERIALES Y MÉTODOS.....	25
2.1.1 SITIO DE ESTUDIO .....	25
2.1.2 DATOS MICROCLIMÁTICOS.....	25

---

2.1.3 ESTRATEGIA EXPERIMENTAL .....	25
2.2 PARÁMETROS ANATÓMICOS.....	26
2.2.1 COLECTA DE MUESTRAS .....	26
2.2.2 MATERIAL VEGETAL .....	27
2.2.3 PROCESAMIENTO Y OBSERVACIÓN DEL MATERIAL VEGETAL .....	27
2.2.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS .....	29
2.3 PARÁMETROS FISIOLÓGICOS.....	30
2.3.1 INTERCAMBIO GASEOSO .....	30
2.3.2 FLUORESCENCIA DE LA CLOROFILA.....	30
2.3.3 ACIDEZ TITULABLE .....	30
2.3.4 CONTENIDO RELATIVO DE AGUA .....	31
2.3.5 POTENCIAL HÍDRICO.....	32
ANALISIS ESTADÍSTICOS.....	32
CAPÍTULO III.....	33
RESULTADOS .....	33
3.1 RESULTADOS.....	33
3.2.1 CONDICIONES MICROCLIMÁTICAS .....	33
3.1.3 CARACTERIZACIÓN DE LA HOJA DE <i>B. PLIABILIS</i> .....	35
3.1.4 ÍNDICE ESTOMÁTICO .....	39

<b>3.1.5 CARACTERIZACIÓN DEL TALLO DE <i>B. PLIABILIS</i></b> .....	<b>39</b>
<b>3.2 INTERCAMBIO GASEOSOS</b> .....	<b>44</b>
<b>3.2.1 ASIMILACIÓN DE CO<sub>2</sub> Y TRANSPIRACIÓN</b> .....	<b>44</b>
<b>3.2.2 ACIDEZ TITULABLE</b> .....	<b>47</b>
<b>3.2.4 TRANSPORTE DE ELECTRONES, DECAIMIENTO NO FOTOQUÍMICO Y RENDIMIENTO CUÁNTICO DEL FOTOSISTEMA II</b> .....	<b>48</b>
<b>3.2.6 CONTENIDO RELATIVO DE AGUA Y POTENCIAL HÍDRICO</b> .....	<b>51</b>
<b>POTENCIAL HÍDRICO</b> .....	<b>51</b>
<b>CAPÍTULO IV</b> .....	<b>53</b>
<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>53</b>
<b>4.1 DISCUSIÓN</b> .....	<b>53</b>
<b>4.CONCLUSIONES GENERALES</b> .....	<b>53</b>
<b>CAPÍTULO V</b> .....	<b>63</b>
<b>5.1 CONCLUSIONES</b> .....	<b>63</b>
<b>5.1.1 CONCLUSIONES GENERALES</b> .....	<b>64</b>
<b>5.2 PERSPECTIVAS</b> .....	<b>65</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>67</b>



---

**LISTADO DE FIGURAS**

Figura 1.1 Filograma del género <i>Beaucarnea</i> mostrando cada variable indicadora de clado con letra mayúscula.....	17
Figura 1.2 Individuo adulto de <i>Beaucarnea pliabilis</i> .....	18
Figura 3.1 Ubicación del sitio de estudio.....	24
Figura 3.2 Individuos de <i>B. pliabilis</i> , situados en el Parque Científico y Tecnológico de Yucatán. ....	25
Figura 3.4 Extracción de núcleos de la base del tallo con el taladro de Pressler .....	26
Figura 3.5 núcleo extraído del tallo, se describe la posición de cómo fueron obtenidas las micrografías.....	27
Figura 3.6 A) FFF (mol m <sup>-2</sup> -1), registros de las horas diurnas (7:00-19:00) de las tres temporadas del año 2018. B) Deficit de presión de vapor (DPV) a los largo del día, de las tres temporadas de los años 2018 y 2019, barra negra indica periodo nocturno.....	33
Figura 3.7 Epidermis de <i>B. pliabilis</i> , en la base de la hojas, estomas tetracíclicos, superficie abaxial (40x). ....	36
Figura 3.8 Corte transversal de las hojas de <i>B. pliabilis</i> . Flechas señalan dos proyecciones de células subsidiarias, fibras (fr), xilema (x) y floema (x). Lado adaxial de la hoja. (10x).36	
Figura 3.9 Corte transversal de la hoja. Epidermis (ep) y cutícula (cu) (100x). Lado adaxial.. ..	37
Figura 3.10 Vista transversal de la hoja ondulada, parénquima empalizada (ep), cámara subestomática (ca), parénquima esponjoso (ps), hipodermis (hp). Lado adaxial de la hoja hacia arriba (10x).....	37
Figura 3.11 Cristal de oxalato de calcio en forma de estiloide (señalado con por la flecha), lado abaxial de la hoja (100x).. ..	38
Figura 3.12 Parte externa del tallo, parénquima esponjoso (ps), meristemo de engrosamiento secundario (MES), mucílago (color morado). Temporada de sequía. (10x).. ..	40
Figura 3.13 Parte externa del tallo, rafidios (r), ideoblastos (i), (40x). ....	40
Figura 3.14 Parte media del tallo, haces vasculares anfibasales, (10x). Temporada de	

sequía.....	40
Figura 3.15 Parte central del tallo, haces vasculares anfibasales, (10x). Temporada de lluvias. ....	41
Figura 3.16 Distribución de las células del parénquima vascular que atraviesan el anillo de las traqueidas en los haces secundarios anfibasales en el tallo. (40x).....	42
Figura 3.17 Parte central del tallo, meristemo de engrosamiento secundario (MES), temporada de sequía. (10x).....	42
Figura 3.18 Tasa fotosintética instantánea (A) de todas las temporadas muestreadas del 2018 y 2019, durante las diferentes horas del día (media $\pm$ error estándar, n=10 individuos). Barra oscura indica el periodo de oscuridad. ....	44
Figura 3.19 a) Transporte de electrones (ETR por sus siglas en inglés) y b) decaimiento no fotoquímico (NPQ por sus siglas en inglés) de <i>B. pliabilis</i> (n=10 individuos). Barras oscuras indican periodo de oscuridad. ....	49
Figura 3.20 Contenido relativo de agua (CRA) de <i>B. pliabilis</i> (n=10 individuos), letras iguales sin diferencias significativas, calculadas por una prueba Tukey ( $P < 0.05$ ). ....	51
Figura 3.21 Potencial hídrico de la hoja de <i>B. pliabilis</i> (n=10 individuos), letras distintas se refiere a diferencias significativas, letras iguales no, calculadas por una prueba Tukey ( $p < 0.05$ ). ....	52

## LISTADO DE CUADROS

Cuadro 3.1 Promedio de temperaturas máximas ( $T_{\text{máx}}$ ), mínimas ( $T_{\text{mín}}$ ), humedad relativa (Hr%) y déficit de presión de vapor (DPV) de las tres temporadas muestreadas de los años 2018 (nortes, sequía y lluvias) y 2019 (nortes y sequía), los valores representan los día de cada medición. ra 1 Individuo adulto de *Beaucarnea pliabilis*. **¡Error! Marcador no definido.**4

Cuadro 3.2 Índice estomático, tejidos epidérmicos y fundamentales en hojas de *B. pliabilis* ..... 35

Cuadro 3.3 Tamaño de las células del tallo de *B. pliabilis*. Promedio  $\pm$  ES letras diferentes señalan diferencias significativas dentro de cada columna. .... 39

Cuadro 3.4 Traspiración instantánea e integral del día (E), asteriscos distintos se refiere a diferencias significativas, asteriscos iguales no, y asimilación integral del día (A), medias y error estándar,  $n=10$  individuos. Letras distintas se refiere a diferencias significativas, letras iguales no, en todos los casos calculadas por una prueba Tukey ( $p < 0.05$ ).....45

Cuadro 3.5 Acidez titulable en hojas de *B. pliabilis* a las 5:00 h y 19:00 h. Valores  $\square$  de acidez titulable registrado, letras o asteriscos distintos se refieren a diferencias significativas, letras y asteriscos iguales no, calculadas por una prueba Tukey ( $p < 0.05$ ).....46

Cuadro 3.6 Eficiencia cuántica máxima del fotosistema II, de *B. pliabilis*, ( $n=10$  individuos), letras distintas se refiere a diferencias significativas, letras iguales no, calculadas por una prueba Tukey ( $p < 0.05$ )..... 50



**ABREVIATURAS**

<b>Abreviación</b>	<b>Variable</b>	<b>Unidades</b>
A	Asimilación de CO <sub>2</sub> por unidad de área foliar	μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
E	Transpiración	mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
CRA	Contenido relativo de agua	%
ETR	Transporte de electrones	μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
NPQ	Decaimiento no fotoquímico	
P <sub>s.min</sub>	Potencial osmótico mínimo	MPa
P <sub>w.</sub>	Potencial hídrico	MPa (megapascales)
DPV	Déficit de Presión de Vapor	kPa (kilopascales)
FFF	Flujo de fotones fotosintéticos	μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	Eficiencia del PSII	
HR	Humedad relativa	%
TA	Temperatura	°C
T <sub>máx</sub>	Temperatura máxima	°C
T <sub>min</sub>	Temperatura mínima	°C
ΔH <sup>+</sup>	Delta acidez	



## RESUMEN

Muchas plantas ornamentales de alto valor comercial, presentan reducciones en sus poblaciones que amenazan su estado de conservación debido al comercio ilegal y a la pérdida de hábitat. Generar información sobre la ecofisiología de este tipo de especies puede permitir un mejor aprovechamiento y manejo de los recursos naturales. Un ejemplo de lo anterior es la paya de elefante yucateca, *Beaucarnea pliabilis*, que presenta características morfo-anatómicas que reflejan un hábito de vida adaptado a la sequía, como sus hojas en forma de roseta y su tallo suculento. Este estudio brinda información sobre datos fisiológicos y anatómicos, a lo largo de tres temporadas, nortes, sequía y lluvias (entre 2018 y 2019) en la localidad Sierra Papacal, Yucatán, México. Las tasas máximas de asimilación de CO<sub>2</sub>, ocurrieron en la temporada lluviosa y las más bajas en la temporada de sequía ( $9 \pm 0.51$ ,  $3 \pm 0.29 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectivamente). Durante todo el año los potenciales hídricos de la hoja fueron menores a -2 MPa, y el contenido relativo de agua se mantuvo cerca del 88 %. Se observó una acumulación significativa de ácidos orgánicos durante la noche, sin apertura estomática nocturna (CAM débil). Las variaciones en el ambiente, como las altas temperaturas y elevado déficit de presión de vapor influyeron negativamente en las tasas de transporte de electrones, lo que generó una mayor respuesta a la disipación térmica de energía. No obstante, los valores de eficiencia cuántica máxima ( $F_v/F_m$ ) permanecieron cercanos a 0.8, indicando que no hubo fotoinhibición en todo el año. Los rasgos anatómicos fueron semejantes a los de una planta adaptada a la sequía, reflejados en el bajo índice estomático, los estomas son tetracíclicos, y la presencia de cutícula y epidermis son regularmente gruesas. En el tallo, la presencia de mucílago permitió la hidratación de las células, mostrando un mayor tamaño en la temporada de sequía ( $1196.24 \mu\text{m}^2$ ), en comparación con la temporada de lluvias ( $654 \mu\text{m}^2$ ), así como el desarrollo de meristemas de engrosamiento secundario, poco conocido en las monocotiledóneas. Además, la presencia de cristales en forma de rafidios y estiloides en las hojas y tallo, suponen una adaptación como una especie de hábito perenne. En general, las respuestas fisiológicas mostraron una estrategia isohídrica, es decir, que se modificaron las tasas de asimilación, para mantener un estatus hídrico estable durante el año. Las características que muestra *B. pliabilis*, le ayudan a evitar y tolerar un ambiente desfavorable, el desarrollo de un parénquima de reserva, cubriendo la mayor parte de sus





tejidos, permiten la formación de órganos de reserva, exhibiéndola como planta ahorradora de agua.

**ABSTRACT**

Many highly-prized ornamental plant species have shown reductions in their natural populations, threatening their viability and conservation status due to deforestation and illegal extraction. It is thus critical for conservation efforts to increase the knowledge of the ecophysiological response of this type of plants to its natural environment, allowing to improve the management and utilization of these species. The Yucatan elephant-food plant, *Beaucarnea pliabilis*, is an example of the former. This species exhibits xerophytic morphoanatomical traits, such as leaves displayed in a rosette and succulent stem. The present thesis provides physiological and anatomical data along three growing seasons, dry, wet and an intermediate referred to as "nortes" which were characterized during 2018 and 2019 at Sierra papacal, Yucatan, Mexico. The maximum photosynthetic rates ( $\text{CO}_2$  assimilation) occurred during the wet season and the lowest during the dry season ( $9 \pm 0.51$ ,  $3 \pm 0.29 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectively). Leaf water potential remained below  $-2 \text{ MPa}$  throughout the year, leaf relative water content was maintained at 88 %. Nocturnal acidification was observed, but stomata opened exclusively during the day, denoting weak crassulacean acid photosynthesis type. When ambient conditions were stressful, such as under elevated temperatures and low vapor pressure deficit, electron transport rates diminished, and non-photochemical quenching increased. This energy dissipation was enough to avoid photoinhibition and maintain high maximum quantum efficiency ( $F_v/F_m$ ,  $\sim 0.8$ ). Anatomical traits were similar as other xerophytic species, with a low stomatal index, amphistomatic stomata, and a thick cuticle and epidermis. In the stem cells, mucilage was present, cell size was larger in the dry season ( $1196.24 \mu\text{m}^2$ ), compared to the wet season ( $654 \mu\text{m}^2$ ). Secondary growth was observed in the stem, a phenomenon not well characterized in monocots. Raphides and styloids were observed in the leaves and stem, which have been linked to herbivory protection and non deciduous leaves. In general, the physiological responses were typical of an isohidric plant, which modifies assimilation rates to maintain water status relatively stable through the dry season. Both physiological and anatomical traits shown by *B. pliabilis* reinforce the water saving strategy of this species.

---





## INTRODUCCIÓN

*Beaucarnea pliabilis* (Baker) Rose, es una planta endémica de la provincia biogeográfica península de Yucatán (Durán *et al.*, 1998). Se distribuye en selvas baja caducifolia, mediana subcaducifolia y mediana subperennifolia (Hernández *et al.*, 2011), las cuales se caracterizan por poseer una acentuada estacionalidad entre las temporadas de sequía y lluvias (Islebe *et al.*, 2015). Esta especie presenta dos características particulares: la primera, son sus hojas alargadas y duras en forma de roseta; la segunda, es su tallo rugoso, alargado y de base ancha en forma de garra; donde acumula agua. Estas características se atribuyen a una adaptación a los ambientes secos (Hernández *et al.*, 2011). *Beaucarnea pliabilis* tiene uso ornamental, por lo que es común observarla decorando jardines, parques e interiores. Sin embargo, en los últimos diez años el comercio ilegal y la extracción de plantas juveniles, adultos y semillas junto con la pérdida de su hábitat por causas antropogénicas, la han hecho vulnerable a la extinción (Hernández *et al.*, 2012). Por ello, en el 2010, SEMARNAT ubicó a *B. pliabilis* bajo la categoría de “amenazada” (NOM-059-SEMARNAT-2010). Posterior a esto, se han tratado de implementar planes de manejo y aprovechamiento para esta planta, por medio de programas de Unidades de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre (UMAs). No obstante, la falta de conocimiento general de la especie ha ocasionado el abandono de los programas. Para poder llevar a cabo planes de manejo exitosos, es necesario el conocimiento de la historia y dinámica de desarrollo de la especie; mediante un enfoque fisiológico.

Dentro de los procesos fisiológicos, la fotosíntesis es un proceso central, ya que provee a la planta de energía química utilizable a partir de la energía solar y el CO<sub>2</sub> atmosférico, para cumplir con sus funciones de crecimiento y desarrollo (Heudk *et al.*, 2015). Este proceso responde directamente a las condiciones del ambiente; la temperatura, la irradiación, la disponibilidad de agua, entre otros (Winter & Holtum, 2015). Una variación no favorable de estas condiciones podría ocasionar estrés en las plantas. Las primeras respuestas al no favorable crecimiento, ocurren a nivel de hoja, con el cierre estomático, este mecanismo de respuesta, permite que las plantas reduzcan la pérdida de agua. Sin embargo, el cierre estomático produce una baja en la ganancia de carbono (Martin *et al.*, 1987). Para solventarlo, las plantas han desarrollado adaptaciones metabólicas y anatómicas que permite su supervivencia en ambientes secos. Por ejemplo, algunas de ellas alteran sus

rutas fotosintéticas (Winter & Holtum, 2015). Es decir, plantas que presentan fotosíntesis tipo  $C_3$  pueden modificarse a una vía alterna de metabolismo ácido de crasuláceas (CAM, por sus siglas en inglés). Las plantas CAM abren los estomas por la noche y acumulan el carbono en ácidos orgánicos dentro de las vacuolas, para luego ser descarboxilado, durante el día, y asimilado en la fotosíntesis. En un estudio realizado en el 2016, bajo condiciones de invernadero, se mostró que *B. pliabilis* presenta un comportamiento tipo CAM-cíclico (Peniche, 2016). Este tipo de CAM presenta una acumulación baja de ácidos orgánicos durante la noche y se caracteriza por la apertura diurna de los estomas, teniendo la mayoría del carbono fijado por la vía  $C_3$ .

Como se mencionó anteriormente, en *B. pliabilis* sobresalen dos rasgos morfológicos; su tallo suculento y sus hojas; sin embargo, es poco o nulo el conocimiento que se tiene sobre la relación de estas características con las respuestas fisiológicas de esta especie. Por lo que, el presente estudio planteó evaluar la variación temporal (en nortes, sequía y lluvias) en *B. pliabilis*, tomando en cuenta distintos parámetros fisiológicos; tales como, la asimilación de  $CO_2$ , transpiración, el potencial hídrico, la acumulación de ácidos orgánicos en las hojas, y la fluorescencia de la clorofila a. Asimismo, caracterizar la anatomía de la hoja y el tallo; este último como órgano de reserva, con el fin de entender la dinámica ecofisiológica de esta especie de hábito perennifolio.

## **CAPITULO I**

### **ANTECEDENTES**

#### **1.1.1 INFLUENCIA DEL AMBIENTE EN LAS RESPUESTAS FISIOLÓGICAS DE LAS PLANTAS**

Las condiciones del clima en los bosques tropicales provocan presiones selectivas que modulan el fenotipo de las plantas. Una de las condiciones ecológicas más importantes es la estacionalidad de las lluvias. Durante los meses más secos, los niveles altos de temperatura y radiación, junto con la baja disponibilidad de agua en el suelo prevalecen durante largos periodos, pudiendo comprometer la cadena de transporte hidráulico de las plantas (Schwinning *et al.*, 2003). Por tanto, entender como los rasgos fisiológicos, como la fotosíntesis y el estado hídrico, varían a lo largo de las estaciones del año, puede ayudar a entender los procesos y mecanismos que determinan la adaptabilidad de las especies a las limitaciones ambientales (Munne-Bosch *et al.*, 1999).

La sequía, las temperaturas desfavorables y las variaciones en la luminosidad, entre otras, dificultan los procesos fisiológicos en las plantas (Slot *et al.*, 2016), al reducir las tasas de transpiración, promover la aparición de embolismos en el tejido vascular, alterar las estructuras de los orgánulos y la concentración de varios pigmentos y metabolitos, incluidas las enzimas involucradas, así como la regulación estomática (Ashraf & Harris, 2013). A continuación, se describirán por separado la influencia, tanto de la temperatura, radiación y la humedad en las respuestas fisiológicas de las plantas, especialmente enfocada en la función fotosintética.

#### **1.1.2 TEMPERATURA**

Las hojas de las plantas frecuentemente experimentan temperaturas muy altas durante el día, con consecuencias negativas en la actividad enzimática y los flujos metabólicos (Slot *et al.*, 2016). Por ejemplo, el estrés por calor ocasionado por las altas temperaturas causa la ruptura de las membranas, particularmente las membranas de los tilacoides, inhibiendo así las actividades de los portadores de electrones y enzimas asociados a ella (Ristic *et al.*, 2008), lo cual resulta en una reducción en la tasa fotosintética. Además, disminuye la biosíntesis de la clorofila (Efeoglu & Terzioglu, 2009), al ser el primero de los procesos que

ocurre en los plastos afectados por las altas temperaturas. Una menor acumulación de clorofila en plantas estresadas a altas temperaturas puede atribuirse a un deterioro de la síntesis de clorofila o su degradación acelerada o una combinación de ambas (Dutta *et al.*, 2009). Por lo tanto, la inhibición en la biosíntesis de clorofila bajo estas condiciones resulta de la destrucción de numerosas enzimas involucradas en este proceso (Reda & Mandoura, 2011).

### **1.1.3 RADIACIÓN**

La radiación en condiciones naturales es muy variable. Por ejemplo, en selvas tropicales con varios estratos vegetales, hay variación entre las plantas que ocupan el dosel forestal respecto a plantas que viven en sotobosque, difiriendo en su capacidad de aprovechar los destellos de sol para captar CO<sub>2</sub> mediante la fotosíntesis (donde la respuesta al aprovechamiento de los rayos de sol es más acelerada en las plantas de sotobosque, que tienen mayores concentraciones de clorofilas y pigmentos accesorios, mayor área foliar con menos masa por unidad de área y menor fotoinhibición que las hojas de sol en el dosel Chapin, *et al.* 2002). Por otro lado, en las plantas que habitan en bosques estacionalmente secos, las respuestas a la intensidad lumínica presentan adaptaciones a nivel fisiológico y morfológico que les permiten responder de forma rápida a la estacionalidad (Valladares, 2004). El primer efecto fisiológico ante el excedente de irradiación solar total es el cierre estomático, lo que resulta en una reducción de la asimilación de CO<sub>2</sub> fotosintético. Cuando ocurre el cierre estomático también se reduce la transpiración, lo que genera una reducción dramática en la liberación de calor latente (el que ocurre a consecuencia del cambio de estado del agua de líquido a sólido en la hoja, Nobel, 2009). Como consecuencia, la temperatura de las hojas puede aumentar considerablemente por encima de la temperatura del aire (Heinrich *et al.*, 2014). El exceso de temperatura puede llevar a la ruptura de las membranas de los tilacoides de los cloroplastos, inhibiendo las reacciones lumínicas de la fotosíntesis que requieren transporte de electrones e iones a través de proteínas integrales de membrana, que en conjunto, resultan en la reducción de las tasas fotosintéticas (Slot *et al.*, 2016).



#### **1.1.4 HUMEDAD**

El balance hídrico de las plantas y las células está determinado por el agua perdida en la evaporación (transpiración) a la atmósfera y la absorción de agua en el suelo (Franco, 1998). Cuando la transpiración excede la absorción, la turgencia celular cae a medida que disminuye el contenido relativo de agua y el volumen celular, mientras que la concentración del osmolitos aumenta, por lo que el potencial osmótico y el potencial hídrico de la planta disminuye (Matthews *et al.*, 2017). Por otra parte, estudios reportados por Lawlor & Cornic, 2002, menciona que una reducción hídrica foliar disminuye la asimilación de carbono y con ello el consumo de electrones liberados del agua como consecuencia de las reacciones de la luz: el exceso de energía de excitación resultante se disipa por el enfriamiento no fotoquímico por medio del ciclo de las xantofilas o por emisión del calor sin fotoquímica (Taiz & Zeiger, 2006).

Sin embargo, las plantas presentan mecanismos que les permiten regular la transpiración y absorción de agua en las hojas de forma independiente en respuesta a las variaciones en el microclima ajustando constantemente la apertura estomática (Lawlor & Cornic, 2002). Este mecanismo es un componente importante del equilibrio energético de la hoja y puede ser de gran importancia para mantener su temperatura óptima adecuada para la fotosíntesis (Ashraf & Harris, 2013).

#### **1.1.5 ADAPTACIONES ANATÓMICAS DE LAS PLANTAS AL AMBIENTE**

Los efectos de los factores ambientales sobre la estructura anatómica de las plantas producen una amplia variedad de adaptaciones, las cuales son más evidentes en ambientes mayormente secos (Ávila-Lovera & Ezcurra, 2016). El incremento en el grosor de las paredes de las células epidérmicas, el grosor de la cutícula, la densidad de los tricomas y los estomas así como, estomas dentro de criptas estomáticas, son algunas de las adaptaciones en torno a la economía del agua (McClendon, 1908).

Las células con funciones de reserva y transporte constituyen el tejidos conocido como parénquima que presenta grandes vacuolas que suelen almacenar carbohidratos, sustancias nitrogenadas, amidas, proteínas, gránulos de aleurona, azúcares, mucílagos, pigmentos y particularmente agua (Mauseth, 2004). El parénquima es un tejido dinámico

en la planta que interviene en diversas funciones como fotosíntesis, difusión de gases, reserva de nutrientes, producción y reserva de sustancias ergásticas (productos de reserva o desecho resultantes de la actividad celular, por ejemplo, cristales y granos de almidón) que son utilizadas en algunas especies como mecanismos de defensa, cicatrización de heridas o regeneración de tejidos sin embargo, su desarrollo estará dado por el ambiente en el que se encuentren las plantas (Esau, 1985).

### **1.1.6 ADAPTACIONES A NIVEL DE HOJA**

La hoja es el órgano de la planta más sensible a las condiciones ambientales, por lo que refleja alteraciones fisiológicas y morfológicas como consecuencia del estrés (Trewavas, 2003). Mecanismos fisiológicos y morfológicos implicados en los procesos de adaptación-aclimatación frente al estrés operan a diferentes niveles en la planta, con el objetivo de asegurar la funcionalidad hídrica a las condiciones ambientales (Mencuccini 2003), siendo los estomas vitales para la homeóstasis de la planta. La posición, forma, tamaño y cantidad de los estomas influyen en las respuestas fisiológicas y bioquímicas de las plantas, y están directamente relacionadas a las condiciones del ambiente, debido a que a través de ellos se llevan a cabo procesos tan importantes como la evaporación del agua, facilitando el movimiento de la misma, nutrientes y fotoasimilados a todos los tejidos (Sánchez & Aguirreolea, 2008). El agua en la planta se evapora desde la superficie interna que rodea las células de las cámaras subestomáticas y pasa a través de los estomas, hacia la fase gaseosa del ambiente de la hoja (Salisbury & Ross, 2000).

La cantidad de agua que utiliza y transpira la planta depende de la especie y de las condiciones ambientales cambiantes (Gariglio *et al.*, 2007). Estos factores ambientales no solamente influyen en los procesos físicos de difusión y evaporación, sino también en la apertura y en el cierre de los estomas de la superficie foliar, a través de los que pasa el agua y el CO<sub>2</sub> (Salisbury & Ross, 2000).

Una eficiencia en los procesos fisiológicos de la planta requiere de medidas de protección, que abarcan características anatómicas/morfológicas. Por ejemplo, un esclerénquima bien desarrollado provee un mayor soporte mecánico y minimiza el colapso del tejido a bajos potenciales hídricos (Esau, 1985). El engrosamiento de la epidermis y la cutícula ayudan a disminuir la intensidad de la luz que llega al tejido fotosintético así como, el incremento en

la lignificación de las paredes celulares, la succulencia y/o estructuras que le permitan almacenar agua como una mayor proporción de parénquima esponjoso (Rudall, 2007). En general, estas adaptaciones contribuyen a mejorar las demandas fisiológicas en el metabolismo de las plantas y su supervivencia.

### **1.1.7 FUNCIÓN DEL TALLO SUCULENTO**

El almacenamiento de agua del tallo desempeña un papel fisiológico en muchas plantas y contribuye a su capacidad para sobrevivir en ambientes cambiantes como, los bosques tropicales estacionales (Ávila-Lovera & Ezcurra, 2016). Las plantas con tallos succulentos, tienen una mayor capacidad de almacenar agua y pueden mantener sus potenciales hídricos (Borchert & Pockman 2005), además de ayudar al soporte biomecánico, ya que el agua almacenada actúa como presión hidrostática contra la corteza (Chapotin *et al.*, 2006a). Sin embargo, la asignación de esta función depende del tipo de vida de las plantas, por ejemplo, en palmas arborescentes, el agua almacenada ayuda amortiguar sus potenciales de xilema hacia las hojas cuando la disponibilidad de agua es limitada (Holbrook & Sinclair, 1992 ) mientras que, plantas como el Baobab, con tallos succulentos y hojas caducas, el agua almacenada en sus tallos no amortigua sus potenciales hídricos, sino que ayuda al rebrote de nuevas hojas, lo que le permiten maximizar su capacidad fotosintética favoreciendo el crecimiento sobre otras especies de hoja caduca (Chapotin *et al.*, 2006a).

Se ha registrado que, en promedio, el contenido relativo de agua del tallo de los árboles succulentos puede llegar a abarcar un 63%, en comparación con tallos de madera dura, con 47% (Borchert 1994). Esta capacidad está altamente correlacionada con la anatomía y bioquímica de las plantas (Borchert & Pocekman 2005). En este sentido, un órgano succulento tiene una relación volumen-superficie relativamente alta y posee tejidos parenquimatosos gruesos para el almacenamiento de agua (Gibson, 1996). Con paredes del parénquima delgadas y altamente extensibles que tienen un módulo de elasticidad bajo en comparación con las paredes celulares del clorenquima y los de otros tejidos, como el esclerénquima y el xilema secundario. El bajo módulo de elasticidad de las paredes celulares del tejido succulento permite que las células se hinchen y se contraigan con los cambios en la disponibilidad de agua (Bobich & North, 2008). Además de presentar un sistema de haces vasculares complejo en comparación con otras plantas de tallos no

suculentos. Como lo es un sistema de vasos solitarios, lo cual reduce la cavitación por flexión del vástago durante fuertes vientos (Gibson, 1996).

### **1.1.8 FOTOSÍNTESIS Y SUS TIPOS**

En las plantas vasculares, la asimilación del carbono necesario para el mantenimiento y el crecimiento es realizada a través de tres vías fotosintéticas: C3, C4 y CAM (Kluge & Ting, 1978). Las diferencias clave entre estas vías son el sitio inicial de incorporación de CO<sub>2</sub> a una molécula orgánica, así como el tiempo, lugar y vía bioquímica para el procesamiento del CO<sub>2</sub> fijado. En todas las plantas ocurre la fotosíntesis C3: durante el día el CO<sub>2</sub> es incorporado a un compuesto de 5 carbonos (ribulosa 1,5 bifosfato, RuBP) en el estroma de los cloroplastos de las células del mesófilo, lo que conduce a la formación de dos moléculas de tres carbonos (de aquí en nombre de C3) (Salisbury & Ross, 2000). Esta reacción es catalizada por la enzima ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa (Rubisco). Rubisco también cataliza la oxigenación de RuBP. RuBP tiene afinidad por el oxígeno y por el CO<sub>2</sub> en función de la temperatura y concentración de especies. A altas temperaturas, RuBP tiene mayor afinidad por el oxígeno y entonces cambia su actividad de ser enzima carboxilasa a oxigenasa. Cuando ocurre oxigenación no hay ganancia de carbono, por el contrario, se pierde por fotorespiración. La razón de carboxilación-oxigenación depende principalmente de las concentraciones de CO<sub>2</sub> y O<sub>2</sub> en torno al sitio activo de Rubisco (Lambers et al., 1998).

Debido a la afinidad de RuBP por el oxígeno y CO<sub>2</sub>, en diferentes clado de Anthophyta ha evolucionado una vía alternativa para la captura y asimilación del CO<sub>2</sub>. Es la vía, conocida como C<sub>4</sub>, se diferencia de la vía convencional (C<sub>3</sub>) porque la reacción inicial de carboxilación ocurre en el citosol de las células del mesófilo un intermediario químico con mayor afinidad a CO<sub>2</sub> que RuBP, la enzima fosfoenol piruvato carboxilasa (PEPC, por sus siglas en inglés). PEPC se une a CO<sub>2</sub> para producir oxalacetato, como primer producto de la fijación, y otros compuestos de cuatro carbonos (principalmente malato y aspartato). El siguiente paso en estas plantas es la transferencia de estos compuestos de cuatro carbonos a células de la vaina del haz vascular (una lámina de células con pared engrosada que rodea al haz vascular) en donde son descarboxilados, (Lambers et al., 1998). La aparición de la vaina del haz vascular, también es conocida como anatomía Kranz, permitió una separación espacial del sitio de absorción de CO<sub>2</sub> al sitio de fijación. El CO<sub>2</sub> liberado es fijado nuevamente en las células del haz de la vaina, utilizando la vía C<sub>3</sub> normal. La fijación inicial

es realizada por PEPC en las células del mesófilo funciona como un mecanismo de concentración de CO<sub>2</sub> ya que PEPC tiene mucho mayor afinidad por el CO<sub>2</sub> que la Rubisco y no se une al oxígeno (Palliotti *et al.*, 2001). Dentro de las células de la vaina donde Rubisco es confinada la concentración de CO<sub>2</sub>, se encuentra muy por encima de los valores ambientales disminuyendo así la fotorespiración.

Las plantas CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas, siglas en inglés) se diferencian claramente de las plantas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> en que la apertura estomática ocurre principalmente durante la noche. A l igual que en las C<sub>4</sub> en CAM hay un intermediario (PEPC) con mayor afinidad al CO<sub>2</sub> que RUBP lo que produce una acumulación de compuestos de cuatro carbonos como el ácido málico en las vacuolas de las células del clorénquima (tejido especializado en cactáceas y otras suculentas). La fijación nocturna de CO<sub>2</sub> en malato por medio de la PEPC ocurre cuando los estomas están abiertos y la pérdida de agua por transpiración es baja. Durante la noche, el malato es acumulado en la vacuola y su descarboxilación promueve el cierre de estomas. La concentración interna de CO<sub>2</sub> alrededor de la Rubisco aumenta inhibiendo su actividad oxigenasa, y por lo tanto se minimiza la fotorrespiración (Cushamn, 2001). El CO<sub>2</sub> liberado dentro de la planta por descarboxilación del malato, es fijado en productos fotosintéticos por la vía C<sub>3</sub>.

### **1.1.9 TRANSICIONES METABÓLICAS**

Desde la década de los 60s, se han encontrado varias especies de plantas que presentan modificaciones en sus rutas fotosintéticas con el fin de evitar las limitaciones causadas por el estrés abiótico. Entre estas modificaciones se encuentra la denominada CAM-cíclico, la cual combina dos vías fotosintéticas, la C<sub>3</sub> y CAM. En las plantas con la ruta CAM-cíclico, En esta modificación, la ruta CAM solo se expresa débilmente, mientras que la fotosíntesis C<sub>3</sub> sigue siendo el principal proveedor de carbono (Winter & Holtum, 2015). Esta combinación particular de vías fotosintéticas se conoce en más de 15 familias de plantas, la mayoría de las cuales son suculentas establecidas en sitios con sequías recurrentes (Harris & Martin, 1991)

CAM-cíclico es una variante del metabolismo CAM, cuya principal función es reciclar el CO<sub>2</sub> respiratorio lo que da como resultado una acumulación de ácido málico durante la noche, para luego ser descarboxilado durante el día. A diferencia de las plantas CAM obligadas,

las plantas CAM-cíclico mantienen sus estomas cerrados por la noche y se abren durante el día cuando la planta está hidratada, siendo la fijación de CO<sub>2</sub> a través de la ruta C<sub>3</sub> (Martin *et al.*, 1987).

Se ha sugerido que las plantas que presentan CAM-cíclico pueden reducir las pérdidas de agua durante el día, disminuyendo la transpiración, y consecuentemente aumentan los niveles intercelulares de CO<sub>2</sub>, lo que restringe la apertura estomática (Cockburn, 1985, Martin *et al.*, 1987). En conjunto, estas características han supuesto al metabolismo CAM-cíclico como una respuesta de la planta al estrés abiótico de naturaleza estacional o no tan intensivo como el que promueve las vías CAM.

## **1.2 PARÁMETROS FISIOLÓGICOS RELACIONADOS CON EL USO DE LA LUZ**

### **1.2.1 FLUORESCENCIA DE LA CLOROFILA A**

En el proceso de fotosíntesis ocurren obligatoriamente dos eventos clave, el primero: inicia con las reacciones de la luz, la energía es absorbida por pigmentos (básicamente clorofila  $\alpha$ , b y carotenoides), la energía de excitación se transfiere a los centros de reacción de los fotosistemas (PSI y PSII). Los electrones derivados de la fotólisis del agua con la producción simultánea de O<sub>2</sub> se transportan a lo largo de la cadena de electrones incrustada en la membrana de los tilacoides. En este proceso se produce el NADPH y ATP, finalmente, el CO<sub>2</sub> se fija en carbohidratos (ciclo de Calvin) utilizando los productos de las reacciones de la luz, ATP y NADPH (reacciones de oscuridad) (Lambers *et al.*, 1998, Ashraf & Harris, 2013).

La medición de la fluorescencia de la clorofila  $\alpha$ , es una técnica no destructiva, que es ampliamente utilizada en los estudios que involucran respuesta de las plantas a diferentes tipos de estrés ambiental (Farquhar *et al.*, 1980). Las mediciones de fluorescencia de la clorofila, combinadas con las tasas de intercambio de CO<sub>2</sub> de las plantas, han demostrado ser útiles para la estimación de la eficiencia en la conservación de energía lumínica a energía química, al poder evaluar los diversos destinos de la energía que llega a los centros de reacción de la fotosíntesis, como, la disipación térmica y la fotorrespiración (Horton & Bowyer, 1990).

La energía de luz absorbida por las moléculas de clorofila de las hojas, tiene tres destinos que son comparativos y no intercambiables: 1) usarse para conducir la fotosíntesis (fotoquímica); 2) disiparse en forma de calor; o, 3) volver a emitirse como una onda electromagnética de menor longitud de onda, y por tanto de menor energía, (fluorescencia de clorofila) (Maxwell & Johnson, 2000, Baker, 2008). Estos tres procesos ocurren en competencia, de modo que cualquier aumento en la eficiencia de uno dará como resultado una disminución en el rendimiento de los otros dos (Farquhar *et al.*, 1980).

Por lo tanto, al medir la fluorescencia de la clorofila y la temperatura de la hoja se puede obtener información sobre los cambios en la eficiencia de la fotoquímica y la disipación de calor. Esto a pesar de que la cantidad total de fluorescencia de clorofila es muy pequeña (solo 1 o 2% de la luz total absorbida) (Maxwell & Johnson, 2000).

La eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ) mide la proporción de la luz absorbida por la clorofila asociada al fotosistema II (PSII) que se utiliza en los procesos fotoquímicos. El  $\Phi_{PSII}$  da una medida de la tasa lineal de transporte de electrones (ETR) y por ende es indicativo de las tasas de fotosíntesis (Baker, 2008). Cuando la planta se encuentra iluminada, al darle un pulso rápido de luz saturante, se observa una disminución en la capacidad del  $\Phi_{PSII}$  de usar luz debido a que varios de sus centros de reacción no se encuentran "abiertos" para el paso de nuevos electrones, ya que se encuentran procesando electrones (Pallioti *et al.*, 2001). Esta es una disminución fotoquímica o photochemical quenching (qP). Los parámetros  $\Phi_{PSII}$  y qP pueden ser relacionados entre sí por un tercero, el rendimiento cuántico máximo del PSII ( $F_v/F_m$ ), que es una medida de la eficacia intrínseca del PSII, cuando en ausencia de luz todos los centros de reacción del PSII están oxidados o "abiertos" (Maxwell & Johnson, 2000).

Mientras que la  $\Phi_{PSII}$  se refiere a la eficiencia alcanzada por el PSII, qP y  $F_v/F_m$  proporcionan información acerca de los procesos subyacentes que han alterado la eficiencia (González *et al.*, 2008). La disminución en qP se debe al cierre de centros de reacción, como resultado de una saturación de la fotosíntesis por la luz. Los valores adaptados a la oscuridad de  $F_v/F_m$  reflejan el potencial de eficiencia cuántica de PSII y se utilizan como un indicador sensible de rendimiento fotosintético de la planta; con valores óptimos de alrededor de 0.83 medidos para la mayoría de las especies de plantas (Maxwell & Johnson, 2000).

### 1.3 PARÁMETROS RELACIONADOS CON EL USO DE AGUA

#### 1.3.1 CONTENIDO RELATIVO DE AGUA

El contenido relativo de agua, cuantifica la proporción de agua presente en un momento dado respecto al total de agua que puede almacenar un tejido, se expresa como porcentaje y permite conocer el estado hídrico de la planta (Argentel *et al.*, 2006). Se relaciona con el potencial hídrico porque éste y sus componentes (potencial de presión y de solutos) son función del volumen de agua del protoplasma (Acevedo, 2003).

Una disminución en el contenido relativo de agua produce muchos cambios en la fisiología y el metabolismo, relacionado con la regulación (ajuste) del metabolismo a las condiciones dentro de las células y tejidos. Cuando la regulación es inadecuada y el metabolismo no se ajusta para mantener las funciones, se produce daño y eventualmente la muerte (Lawlor & Cornic, 2002). La regulación depende de la especie y del medio ambiente, y funciona dentro de límites particulares, lo que implica cambios en la bioquímica, por ejemplo, síntesis y acumulación de solutos osmóticamente activos, composición de proteínas (por ejemplo, cantidades y proporciones de enzimas) y alteraciones en la célula, el órgano y estructura de la planta (Deleu *et al.* 1999).

#### 1.3.2 POTENCIAL HÍDRICO

El potencial hídrico ( $\Psi_w$ ) es una medida de la energía libre del agua por unidad de volumen ( $J m^{-3}$ ). El concepto de potencial hídrico tiene dos implicaciones principales. En primer lugar, el potencial hídrico impulsa el transporte de agua del sitio de mayor concentración al sitio de menor concentración de agua a través de las membranas celulares (simplasto) o en los espacios intermembranales (apoplasto), a través de un continuo desde el suelo, a la planta y finalmente a la atmósfera que tiene un  $\Psi_w$  más negativo. En segundo lugar, el potencial hídrico se usa con frecuencia como una medida del estado hídrico de una planta. Estas unidades son equivalentes a las unidades de presión como el pascal, que es la unidad de medida común para el potencial hídrico (Taiz & Zeiger, 2006).

El potencial hídrico de una célula vegetal está dado por la ecuación: Potencial hídrico ( $\Psi$ ) = potencial osmótico ( $\Psi_o$ ) + potencial de presión ( $\Psi_p$ ) + potencial gravitatorio  $\Psi_g$ . El  $\Psi_o$ , es el potencial químico del agua en una solución debido a los solutos disueltos. A medida que



el suelo se seca su potencial hídrico se hace más negativo. De esta forma, para que se pueda mantener el gradiente suficiente que permita la absorción de agua por medio de las raíces, es necesario que la planta disminuya su potencial hídrico (Taiz & Zeiger, 2006). La disminución del potencial hídrico de la célula vegetal puede darse por disminución del potencial osmótico, mediante acumulación de solutos, o por reducción de la turgencia, una reducción del volumen que incrementa la concentración de solutos, consecuencia de la deshidratación (Díaz *et al.*, 1999). De estos dos procesos el más importante es la disminución del potencial osmótico por estimulación de la acumulación de iones inorgánicos y de solutos orgánicos. El  $\Psi_p$ , se origina a partir de la presión de turgencia que ejerce el interior de la vacuola, aumentando de esa manera el estado energético de agua (Lambers *et al.*, 1998).

Se reporta que las hojas de plantas bien regadas tienen valores de  $\Psi_w$  del orden de -0,2 a -1 MPa, mientras que plantas que presentan valores más negativos por lo general se considera que presentan estrés. Sin embargo, estudios hechos en plantas pertenecientes a zonas semiáridas mostraron valores muy inferiores de -2 a -5 MPa, sin afectar sus respuestas fisiológicas como, la asimilación de CO<sub>2</sub>. Por lo tanto este parámetro está en función de la especie y el hábito de vida (plantas perennes y caducifolias) (Infante *et al.*, 2008). Debido a la pérdida de agua por transpiración, el déficit hídrico afecta la conductancia estomática (gs), disminuyendo la tasa fotosintética (A), debido a que decrece la disponibilidad de CO<sub>2</sub> en el mesófilo (Lawlor & Cornic, 2002).

### **1.3.3 COMPORTAMIENTO ISOHÍDRICO Y ANISOHÍDRICO**

El balance hídrico de las plantas difiere entre dos tipos: isohídrico y anisohídrico, este comportamiento está en función del hábitat y de las características funcionales de cada especie vegetal. Las plantas isohídricas son aquellas que mantienen un contenido hídrico constante, y cuyo balance de agua varía muy poco durante el día. Sus estomas responden con gran sensibilidad a la falta de agua y los sistemas radicales son en general extensos y eficientes. Esto ayuda a reducir la tensión de la columna del xilema evitando la cavitación de los vasos conductores (Tardieu & Simonneau, 1998, Tyree & Zimmermann, 2002), y con ello, prevenir la pérdida de agua. Por otro lado, las plantas anisohídricas toleran la pérdida de grandes cantidades de agua. Son capaces de mantener las tasas de transpiración relativamente altas, pese a una disminución del estatus hídrico. Estas plantas pueden

tolerar grandes fluctuaciones en el potencial hídrico, así como la marchitez temporal. La recuperación de las plantas a estas situaciones adversas es rápida, gracias a su elevada relación raíz/parte aérea y a la eficacia de los sistemas de transporte de agua (Tardieu & Simonneau, 1998, Aranda *et al.*, 2014).

#### **1.3.4 GENERO *BEUCARNEA***

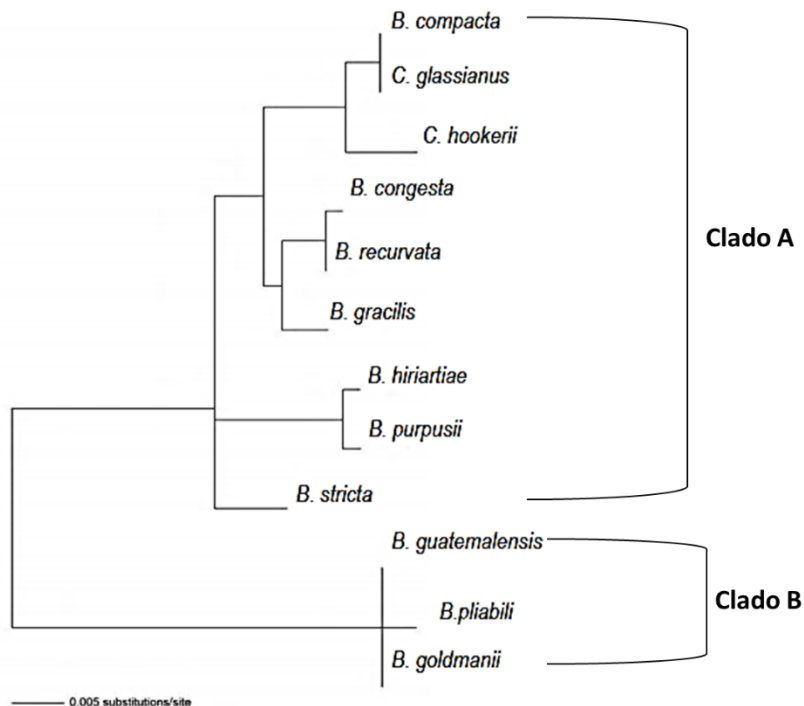
Las especies del género *Beaucarnea* Lem (Asparagaceae: Nolinoidea) forman parte de las monocotiledóneas arborescentes o arbustivas, de lento crecimiento, la mayoría de las especies del género pueden alcanzar hasta los 18 m de altura, entre su principal característica sobresale su tallo suculento de forma globosa o cónica y corteza fisurada, con placas poligonales en tonos de gris (Hernández *et al.*, 2012). Las hojas emergen en rosetas terminales densas, son verde a verde-azulado, con inflorescencias paniculadas en las que cada fruto alado contiene una semilla. Las especies de este género americano se distribuyen en México y Centroamérica, siendo la mayoría de ellas endémicas al territorio mexicano (Hernández, 1993a, Espadas *et al.*, 2017). Las especies del género se encuentran presentes en tipos de vegetación seca templada, cálida subhúmeda e incluso templada subhúmeda (Hernández *et al.*, 2012).

En las últimas tres décadas, las especies de *Beaucarnea* han adquirido un alto valor como plantas ornamentales, comercializándose en los mercados nacional e internacional. Son mejor conocidas como: pata de elefante, despeinada, tsípil, sollate, coyolillo, izote delgado y palma barrigona (Espadas *et al.*, 2017). La comercialización de las patas de elefante ha tenido como consecuencia, la sobreexplotación de semillas, de individuos juveniles y adultos en poblaciones silvestres, aunado a la continua destrucción de su hábitat, debido a la agricultura y el forraje, lo que ha ocasionado la reducción en el tamaño de sus poblaciones, una merma en proporción de sexos y en la diversidad genética, haciéndolas vulnerables a la extinción (Hernández, 1993a, Hernández *et al.*, 2012).

Las especies de *Beaucarnea* muestran un alto potencial adaptativo a distintos ambientes, su hábito perennifolio y sus características morfológicas les permiten responder de forma rápida y favorable a las variaciones en la precipitación, la altitud, la temperatura, entre otros. Estudios filogenéticos mostraron para *Beaucarnea* dos grandes grupos en el clado *Beaucarnea-Calibanus*. Uno conformado por las especies del Pacífico, Centro y Noroeste

del territorio mexicano (Clado A). Y el otro por las especies del Sureste de México y Guatemala (Clado B). Las especies dentro de cada uno de los grupos son semejantes entre sí en hábito, hábitat y caracteres foliares. En la figura 1.1, se muestra un filograma del género en el cual, dos especies de *Calibanus* (género de plantas adaptadas a la sequía), aparecen completamente anidadas dentro de *Beaucarnea* y una especie de *Beaucarnea* (*B. compacta*) apareció anidada dentro de *calibanus* (*C. hookerii* y *C. glassianus*), que implica parafilia en ambos géneros (Rojas, 2008).

Finalmente se muestra que la precipitación y la temperatura son dos de los factores que influyen fuertemente en el desarrollo morfológico de estas especies, por lo que especies pertenecientes a zonas más áridas presentan estrategias morfoanatómicas que les permiten evitar la pérdida de agua, por ejemplo, la presencia de papilas y surcos estomáticos más profundos, a diferencias de las especies que pertenecen a zonas más húmedas (Rojas, 2008).



**Figura 1.1** Filograma del género *Beaucarnea* mostrando cada variable indicadora de clado con letra mayúscula. Tomado de Peña, 2008.

## 1.4 ESPECIE DE ESTUDIO

### 1.4.1 DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

La especie *Beaucarnea pliabilis* (Baker) Rose (figura 1.2), es una planta endémica de la provincia biogeográfica península de Yucatán (Durán *et al.*, 1998). También conocida por su nombre común, “despeinada” y como tsíipil en lengua maya. Esta especie puede llegar a medir hasta 18 m de altura, sus hojas se encuentran agrupadas en roseta al final de sus ramas de color verde claro con una superficie acanalada y lisa; la corteza, presentan un color gris claro a café rojizo, su base es ancha, rugosa y un poco cónica, con prolongaciones radiales sobre el suelo en forma de garra (Hernandez *et al.*, 2012).



**Figura 1.2** *Beaucarnea pliabilis*. Fotografía de Celene Espadas Manrique.

### 1.4.2 DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y CONDICIONES CLIMÁTICAS

*Beaucarnea pliabilis* se encuentra distribuida en las selvas baja caducifolia, mediana subcaducifolia y mediana subperenifolia (Hernández *et al.*, 2012). Estas comunidades caducifolias reflejan en su comportamiento los cambios estacionales del clima a lo largo del año, ya que se observan claramente dos condiciones contrastantes que se relacionan con las diferencias en la disponibilidad de humedad en dos épocas bien marcadas; la humedad, en donde la vegetación luce con exuberante verdor, y la seca en donde las plantas pierden

su follaje. La temperatura media anual es de 24.6°C, mientras que la precipitación anual se encuentra entre los 700 y 1200 mm (Trejo, 1999).

*Beaucarnea pliabilis* es conocida por su alto valor comercial como planta ornamental. Sin embargo, el estado de conservación de esta especie es preocupante, ya que ha sido producto del comercio ilegal durante la última década, debido a la sobrecolecta, de semillas, juveniles y adultos, y aunado a la pérdida de hábitat, han propiciado una importante reducción de sus poblaciones (Hernández *et al.*, 2012). Debido a ellos, esta especie se encuentra en la categoría de amenazada y protegida por la NOM-59SEMARNAT (SEMARNAT, 2010), sin embargo estudios recientes la ubican bajo la categoría de peligro de extinción (Celene Espadas Manrique, manuscrito en preparación).



## 1.5 JUSTIFICACIÓN

Desde el 2010, se han tratado de llevar a cabo programas de manejo y aprovechamiento de *Beaucarnea pliabilis* con poco éxito en Unidades de Manejo Ambiental (UMA). Para llevar a cabo estos planes de manejo exitosos, es necesario entender las adaptaciones que permiten la colonización de esta especie a diferentes hábitats, así como el conocimiento de la historia y dinámica de desarrollo de la especie.

Una parte esencial para poder establecer medidas de conservación y manejo exsitu de especies vegetales es el entendimiento de la estructura y función de los diferentes órganos en las especies de interés. Sin embargo, son pocos los estudios enfocados en el conocimiento integrado de la anatomía y fisiología en especies como *B. pliabilis*. El presente estudio brinda información sobre datos anatómicos y fisiológicos a lo largo de la estacionalidad que contribuyen al mejor entendimiento de esta especie, con el fin de reforzar los esfuerzos para su conservación y proporcionar lineamientos para su futuro aprovechamiento y desarrollo en condiciones de invernadero.

## **1.6 OBJETIVOS**

### **1.6.1 OBJETIVO GENERAL**

Evaluar la fotosíntesis y el uso de agua de *B. pliabilis* en tres temporadas del año y su relación con las características anatómicas.

### **1.6.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Caracterizar la respuestas fisiológicas en relación al uso de agua y luz como respuesta a las variaciones microambientales (variación ambiental estacional) de *B. pliabilis* en la selva baja caducifolia.
- Describir la anatomía del tallo (base suculenta) y hoja de individuos de *B. pliabilis* creciendo bajo condiciones naturales.
- Relacionar descriptivamente las respuestas fisiológicas y los caracteres morfoanatómicos de las hojas y el tallo de *B. pliabilis*, para tratar comprender los mecanismos adaptativos de esta especie a las condiciones ambientales de su hábitat.



### 1.7 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

1. ¿El comportamiento fisiológico de *B. pliabilis* estará influido por la estacionalidad?
2. ¿Qué características anatómicas foliares o del tallo de *B. pliabilis* tienen una relación directa con las respuestas fisiológicas?

## 1.8 HIPÓTESIS

**Hipótesis I.** Las características morfológicas que presenta *B. pliabilis*, tales como su tallo succulento donde acumula agua y, sus hojas perennes relativamente duras, le permitirán responder como una especie que evita la sequía, Esto se verá reflejado en respuestas rápidas al cierre de estomas, mostrándose como una especie isohídrica, con el fin de mantener su estado hídrico relativamente alto y reducir la pérdida de agua.

**Hipótesis II.** En respuesta a la sequía prolongada *B. pliabilis* mostrará una modificación en su ruta metabólica, induciendo un comportamiento CAM-cíclico, mientras que en las temporadas de mayor humedad tendrá un comportamiento típico de una planta C<sub>3</sub>.

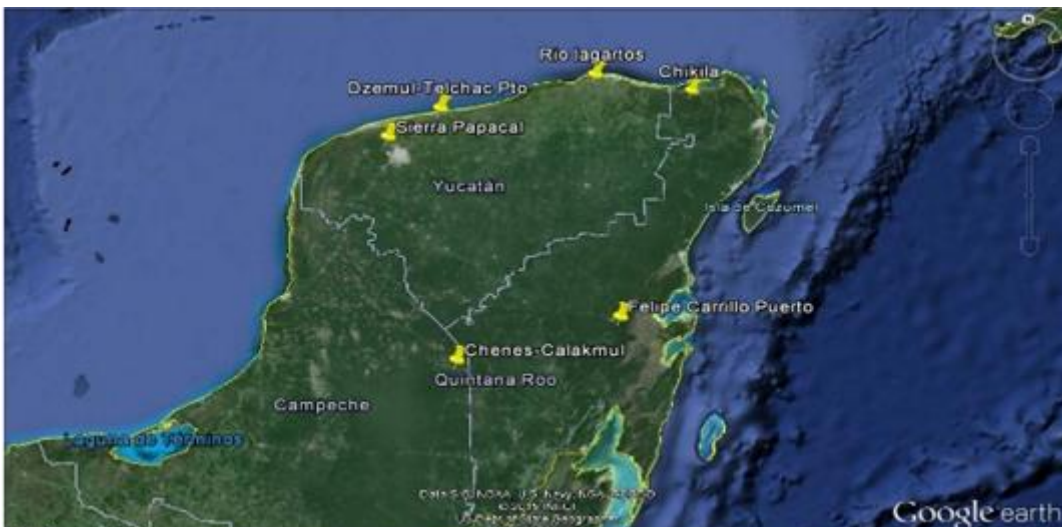
## CAPITULO II

### MATERIALES Y MÉTODOS

#### 2.1 MATERIALES Y MÉTODOS

##### 2.1.1 SITIO DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la localidad de Sierra Papacal, situado en el municipio de Mérida, Yucatán (Figura 2.1). El trabajo se realizó en el Parque Científico Tecnológico de Yucatán. La localidad presenta un tipo de vegetación de selva baja caducifolia con cactáceas candelabrifórmes (SBCC), suelos lajosos (tipo t'sekel), el clima es Cálido semiárido, con lluvias en verano y una sequía intraestival. La temperatura anual promedio es de 25. 5°C, con regímenes de precipitación anual que no sobrepasan los 800 mm (Trejo, 1999).



**Figura 2.1** Ubicación del sitio de estudio, Sierra Papacal, Mérida.

##### 2.1.2 DATOS MICROCLIMÁTICOS

Se instalaron sensores para las mediciones de humedad relativa (Hr%), temperatura (iButton Maxim, California, Estados Unidos) y para capturar el flujo de fotones de la fotosíntesis (FFF; S-LIA-M003, Massachusetts, Estados Unidos); conectados a un registrador HOBO de estación meteorológica, ubicados a la misma altura de las plantas. El registro se realizó en intervalos de 15-30 minutos.

### 2.1.3 ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

Seleccionaron al azar diez individuos de más de los 50 localizados en una franja de selva baja. La población fue plantada a partir de semillas que se colectaron en campo en la población adyacente de Sierra Papacal, Mérida. Los muestreos se realizaron durante las tres temporadas del año 2018 (nortes, sequía y lluvias) y dos temporadas del año 2019 (nortes y sequía) (figura2.2).



**Figura 2.2** Individuos de *B. pliabilis*, situados en el Parque Científico Tecnológico de Yucatán, fotografía tomada en el 2018; población de 5 años.

## 2.2 PARÁMETROS ANATÓMICOS

### 2.2.1 COLECTA DE MUESTRAS

Se colectaron muestras de hojas (solo en la temporada de lluvias del 2018) y secciones de tallo (temporada de sequía y lluvias del 2018). A cada uno de los individuos se le extrajo una sección media de la hoja y las muestras de tallo se obtuvieron con la ayuda de un taladro de Pressler, marca Haglöf (figura 2.3).



**Figura 2.3** Extracción de núcleos de la base del tallo con el taladro de Pressler.

### 2.2.2 MATERIA VEGETAL

Una vez obtenidas las muestras, se fijaron los tejidos en glutaraldehído al 3% (p/v) adicionado una solución buffer de fosfato 1.0M, pH 7.4. Las muestras se refrigeraron (-4°C) durante 24 horas. Después de ese periodo, se preparó un tren de etanol y agua (10, 30, 70, 90 y 100, cada 24 horas, respectivamente). Finalmente, las muestras fueron colocadas en frascos de vidrio y en refrigeración. El procesamiento del material vegetal se realizó en la Universidad Autónoma de San Luis Potosí (UASLP).

### 2.2.3 PROCESAMIENTO Y OBSERVACIÓN DEL MATERIAL VEGETAL

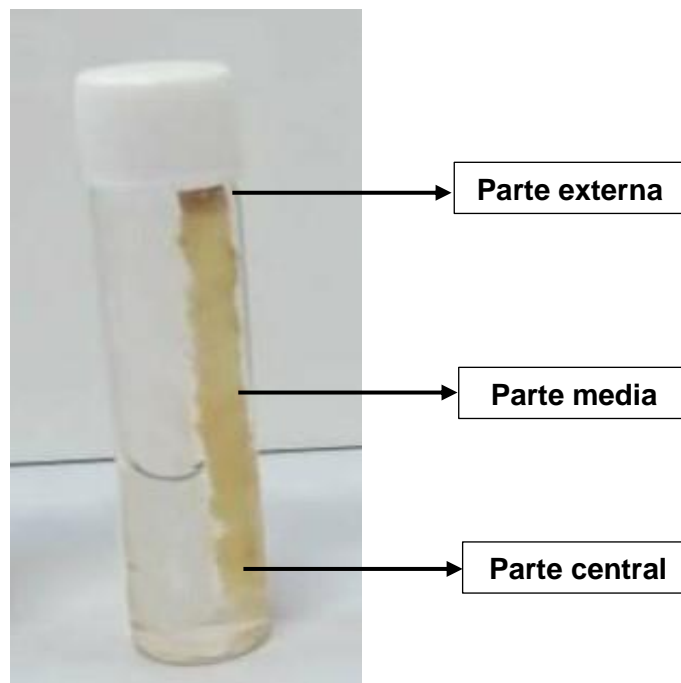
Para el procesamiento de las hojas, se obtuvo una impresión de las superficies abaxial y adaxial, para ello, se aplicó silicona para molde (pasta de uso dental), enseguida se le colocó una película de esmalte transparente para uñas, sobre cada superficie, después que se secó la película, ésta fue removida cuidadosamente con la ayuda de pinzas y agua, las cuales fueron montadas sobre el portaobjetos.

En cada impresión se observaron tres campos por hoja en un microscopio óptico (LEICA DM 2000) con el objetivo de 40x. A partir de cada imagen se contó el número de estomas y de célula epidérmicas. Con los datos obtenidos se estimó el índice estomático con la siguiente fórmula:

$$IE = (NE*100)/(CE+NE)$$

Donde: IE= índice estomático, NE= número de estomas, CE= células epidérmicas, en un área de 14.26 mm<sup>2</sup>.

Tanto para las hojas como para los núcleos extraídos del tallo, se realizaron cortes transversales y longitudinales, respectivamente. El tallo se dividió en tres secciones identificables; externa, media y central (figura 6).



**Figura 2.4** Núcleos extraídos del tallo, donde se describen las tres secciones analizadas por microscopía.

Todas las muestras se procesaron de forma similar, la infiltraron se realizó mediante incubaciones secuenciadas de metacrilato (gma), de la siguiente forma:

Metacrilato	Agitación	Vacío
30%	1 hora	2 horas
50%	1 hora	2 horas
70%	1 hora	24 horas
90%	1 hora	24 horas
100%	1 hora	24 horas

La inclusión de las muestras se hizo en resina colocadas en pequeñas cápsulas, que finalmente se acomodaron en bloques en un recipiente al vacío durante 24 horas. Se obtuvieron cortes de 0.5 a 3  $\mu\text{m}$  de grosor empleando un micrótomo de rotación (LEICA RM2125RT). Los cortes fueron adheridos a un portaobjeto, y secados en una placa caliente a una temperatura de 45 ° C, para una mejor adhesión de los tejidos. Los tejidos se tiñeron con colorante azul alcian. Para su observación al microscopio se tomaron de tres a cuatro campos en diferentes objetivos (10X, 20X, 40X, y 100X). Se utilizó un microscopio óptico, con cámara integrada. Para las muestras de tallo, las variables que se midieron fueron las siguientes: tamaño de las células del parénquima (de las tres posiciones), tamaño de los idioblastos y número de rafidios. En cambio para las hojas se evaluó: el grosor de cutícula ( $\mu\text{m}$ ), el tamaño de la epidermis ( $\mu\text{m}$ ), el tamaños de las células en empalizada ( $\mu\text{m}^2$ ), y el parénquima esponjoso ( $\mu\text{m}^2$ ), la distancia entre haces vasculares ( $\mu\text{m}$ ), los elementos de vasos del xilema ( $\mu\text{m}^2$ ) y elementos de tubo del floema ( $\mu\text{m}^2$ ).

#### 2.2.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Los análisis de las micrografías se realizaron con el programa ImageJ. Los resultados obtenidos como el índice estomático, el tamaño de las células del parénquima del tallo, y el número de rafidios fueron comparados mediante un análisis de varianza (ANOVA) de una vía, para conocer la interacción de posición (superficie adaxial y abaxial, para el caso de las hojas) y la temporalidad (para el caso del tallo). Para estos análisis se aplicó la prueba de Tukey ( $P < 0.05$ ). Por otro lado, para la descripción de variables como, el tamaño de las células del mesófilo de la hoja (parénquima esponjoso y empalizada), tamaño y la distancia de los haces vasculares (xilema y floema), el tamaño de la cutícula y la epidermis, se reportaron los valores promedio. Previo a los análisis estadísticos se comprobó la normalidad y homogeneidad de varianza de los datos obtenidos, determinadas con las pruebas de Shapiro Wilk y Levene respectivamente ( $\alpha = 0.05$ ). Los análisis estadísticos se

realizaron con ayuda del software STATISTICA 7 (StatSoft, nc. E.U.A), SigmaPlot 12.5 y Excel 2013.

## **2.3 PARÁMETROS FISIOLÓGICOS**

### **2.3.1 INTERCAMBIO GASEOSO**

Las mediciones del intercambio gaseoso, permiten estimar las tasas fotosintéticas y de transpiración. Se realizaron con un analizador portátil de CO<sub>2</sub> por infrarrojo, IRGA LI-6800 (Sistema Portátil de Fotosíntesis, Li COR Lincoln, EEUU). Para la medición se tomaron los siguientes criterios: que las hojas fueran nuevas; estuvieran ubicadas en la parte superior de la planta y con la misma orientación. Se midió la misma hoja durante un período de 24 horas, con intervalos de tiempo que fueron de entre 1 y 3 horas, se siguió el mismo protocolo en todas las temporadas.

### **2.3.2 FLUORESCENCIA DE LA CLOROFILA**

La medición de la fluorescencia de la clorofila se realizó con el IRGA LI-6800. Los parámetros medidos fueron: la tasa de transporte de electrones (ETR) y disipación de energía no fotoquímica (NPQ), además de la relación  $F_v/F_m$  (eficiencia fotosintética máxima del fotosistema II).

### **2.3.3 ACIDEZ TITULABLE**

La acumulación de ácidos orgánicos en las hojas se estimó como la diferencia entre el punto mínimo de acumulación (al final del fotoperíodo) y el máximo (al comienzo del fotoperíodo del día siguiente), de acuerdo con el ciclo esperado para una planta CAM. Las muestras se pesaron en fresco y posteriormente se colocaron en papel aluminio y se congelaron en nitrógeno líquido. Las muestras fueron maceradas en un mortero con agua destilada, se colocaron en vasos de precipitado y se hirvieron durante 5 minutos en una

placa de calentamiento. Posteriormente se dejaron enfriar a temperatura ambiente y fueron aforadas a 50 ml con agua destilada. Después las muestras fueron tituladas a pH 7 con NaOH a una concentración de 0.005 N en las temporadas de sequía y lluvias del 2018, mientras que en nortes 2018 y nortes y sequía 2019 se usó una concentración de 0.01 N.



Finalmente las muestras se analizaron con ayuda del potenciómetro (702-SM Titrino, Metrohm México).

La concentración de acidez se calculó con la siguiente formula:

$$\text{mmol H}^+ \text{ m}^{-2} = \frac{\text{L de NaOH} \times [\text{NaOH}]}{\text{g (peso fresco)}} \times 1000$$

El valor reportado es un delta ( $\Delta$ ) de iones de hidrógeno y se calculó de acuerdo a lo siguiente:

$$\Delta \text{H}^+ (\text{mmol H}^+ \text{ g}) = \text{Acidez matutina} - \text{Acidez vespertina}$$

#### 2.3.4 CONTENIDO RELATIVO DE AGUA (CRA)

Este es uno de los parámetros más usados para medir el estatus hídrico de un tejido. Es la medida del contenido de agua respecto al total que este puede almacenar; se expresa como porcentaje.

Se tomaron muestras de hoja de cada uno de los individuos de *B. pliabilis* en cada temporada muestreada. Las secciones de hoja fueron pesadas en fresco (peso fresco), enseguida se sumergieron en agua destilada durante 48 horas (peso saturado) y finalmente se colocaron en una cámara de secado a 60° y se obtuvieron los pesos (peso seco).

El valor del contenido relativo de agua (CRA) foliar se calculó con la siguiente ecuación:

$$\text{CRA} = \frac{\text{Peso fresco} - \text{peso seco}}{\text{Peso saturado} - \text{peso seco}} \times 100$$

### **2.3.5 POTENCIAL HÍDRICO**

El potencial hídrico ( $\Psi$ ) se midió durante el pre-alba (5:00) y medio día (12:00). Se colectaron fragmentos de hoja de cada uno de los individuos seleccionados, inmediatamente se resguardaron en una nevera fría y enseguida se realizó el análisis en el potenciómetro WP4 (Dewpoint Potentia Meter, Nebraska, EEUU).

### **2.3.6 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS**

Los resultados obtenidos fueron comparados mediante un análisis de varianza (ANOVA) factoriales, para conocer la interacción de los factores (temporada x hora) por variable (potencial hídrico y acidez titulable). Para las variables de asimilación de  $\text{CO}_2$ , transpiración, ETR, y NPQ, se empleó un ANOVA de medias repetidas para hacer comparaciones entre temporadas y horas. Este tipo de análisis se utilizó porque las plantas medidas fueron las mismas a lo largo del día. Mientras que para las variables de CRA y  $F_v/F_m$ , se usó el ANOVA de una vía, con el fin de ver la influencia de cada una las temporadas. Previo a los análisis estadísticos se comprobó la normalidad y homogeneidad de varianza de los datos obtenidos, determinadas con las pruebas de Shapiro Wilk y Levene respectivamente ( $\alpha=0.05$ ), en tanto, los datos que no pasaron la prueba se les aplicó una conversión de datos. Para los análisis se aplicó una prueba de Tukey ( $P < 0.05$ ) para comparaciones múltiples. Los análisis se realizaron con ayuda del software STATISTICA 7 7 (StatSoft, nc. E.U.A), Sigma Plot 11.0 SPSS 21.0 y la paquetería R studio.

## CAPÍTULO III

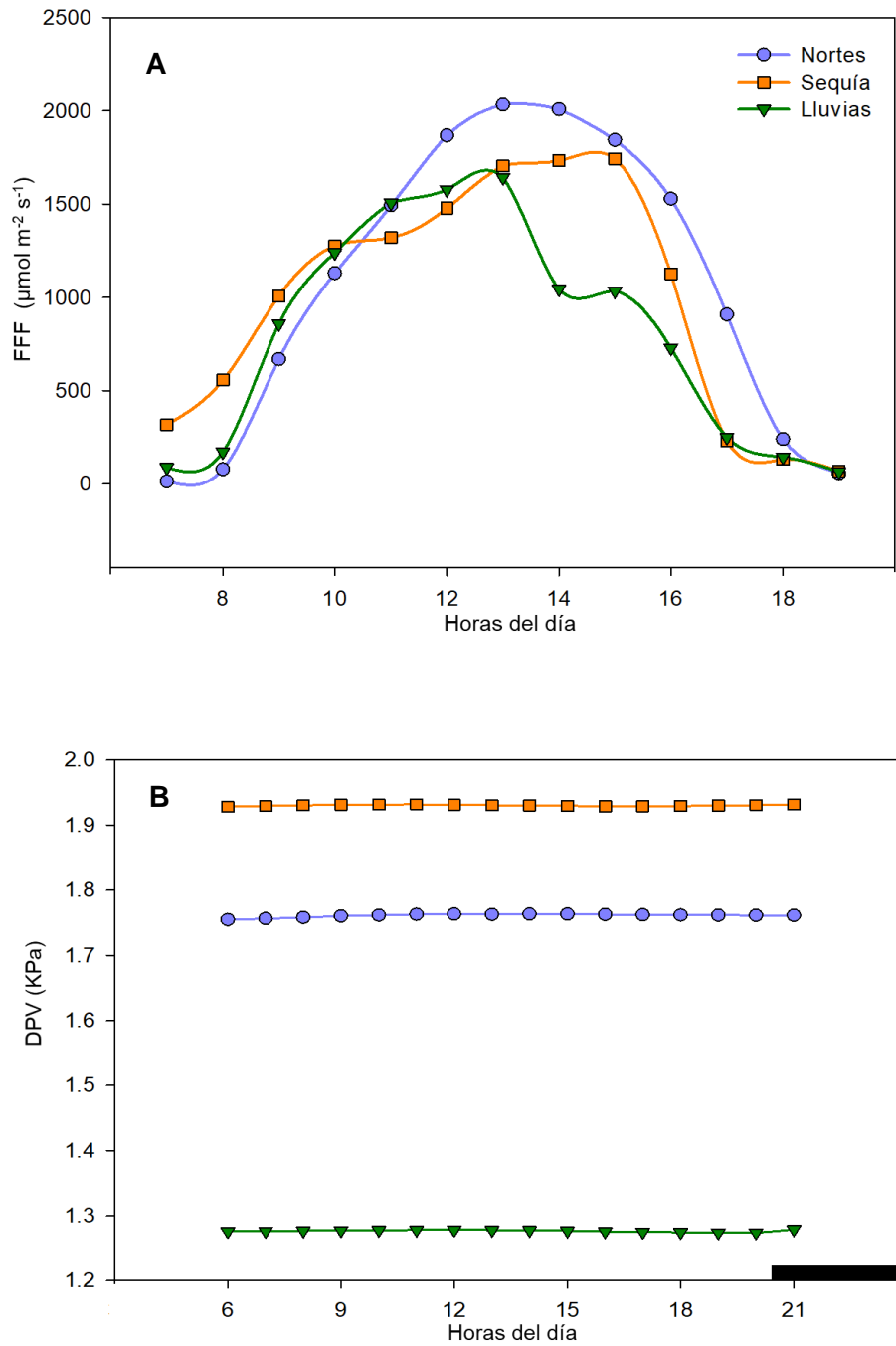
### RESULTADOS

#### 3.1 RESULTADOS

##### 3.1.2 CONDICIONES MICROCLIMÁTICAS

Se monitoreó durante un año (2018) el flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF), en las temporadas de nortes, sequía y lluvias (figura 3.1). El valor instantáneo más alto de FFF se registró en la temporada de nortes con  $1067 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , seguido de la temporada de sequía con  $977 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y los valores más bajos correspondieron a la temporada de lluvias con  $796.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Para las temporadas de nortes se registraron temperaturas de 27 a 35 °C durante el día, mientras que la noche presentó temperaturas de 20 a 25.1°C. En la temporada de sequía las temperaturas aumentaron, registrándose valores de 27.1 a 32.2°C en el día y de 21.2 a 27.2°C en la noche. En el caso de la temporada de lluvias se registraron temperaturas de 29 a 35.2°C en el día y, de 22.4 a 27°C en la noche. En cuanto a la humedad relativa, los promedios fueron de 51, 57.5 y 70% en nortes, sequía y lluvias, respectivamente. Los valores de DPV fueron más altos en la temporada de nortes con 2.34 kPa, sequía con 1.36 kPa, y por último los valores más bajos correspondieron a la temporada de lluvias con 1 kPa.

Respecto a los días en que se llevaron a cabo las mediciones, en el cuadro 1, se muestran las temperaturas máximas y mínimas, así como los valores de humedad relativa y DPV. El muestreo en el periodo de sequía registró las temperaturas máximas más elevadas con 38.4°C, una mínima de 25°C, la humedad fue de 53.63% y el DPV de 2.62 kPa. En nortes la temperatura máxima fue de 33.7°C, la mínima de 23.1°C, la humedad relativa de 51.62% y el DPV de 2.24 kPa, finalmente en el muestreo del periodo de lluvias la temperatura máxima fue de 35.5°C, mínima de 21.77°C, humedad relativa de 81.87% y DPV de 0.91 kPa.



**Figura 3.1** A) FFF ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), registros de las horas diurnas (7:00-19:00) de las tres temporadas del año 2018. B) Déficit de presión de vapor (DPV) a lo largo del día de las tres temporadas de los años 2018 y 2019, barra negra indica periodo nocturno.

**Cuadro 3.1** promedio de temperaturas máximas ( $T_{m\acute{a}x}$ ), mnimas ( $T_{mn}$ ), humedad relativa (Hr%) y dficit de presin de vapor (DPV) de las tres temporadas muestreadas de los aos 2018 (nortes, sequa y lluvias) y 2019 (nortes y sequa), los valores representan los da de cada

Temporada	$T_{m\acute{a}x}$ (°C)	$T_{mn}$ (°C)	Hr (%)	DPV (KPa)
Nortes	33.7°C	23.1°C	51.62%	2.24
Sequa	38.4°C	25°C	53.63%	2.62
Lluvias	35.5°C	21.77°C	81.87%	0.91

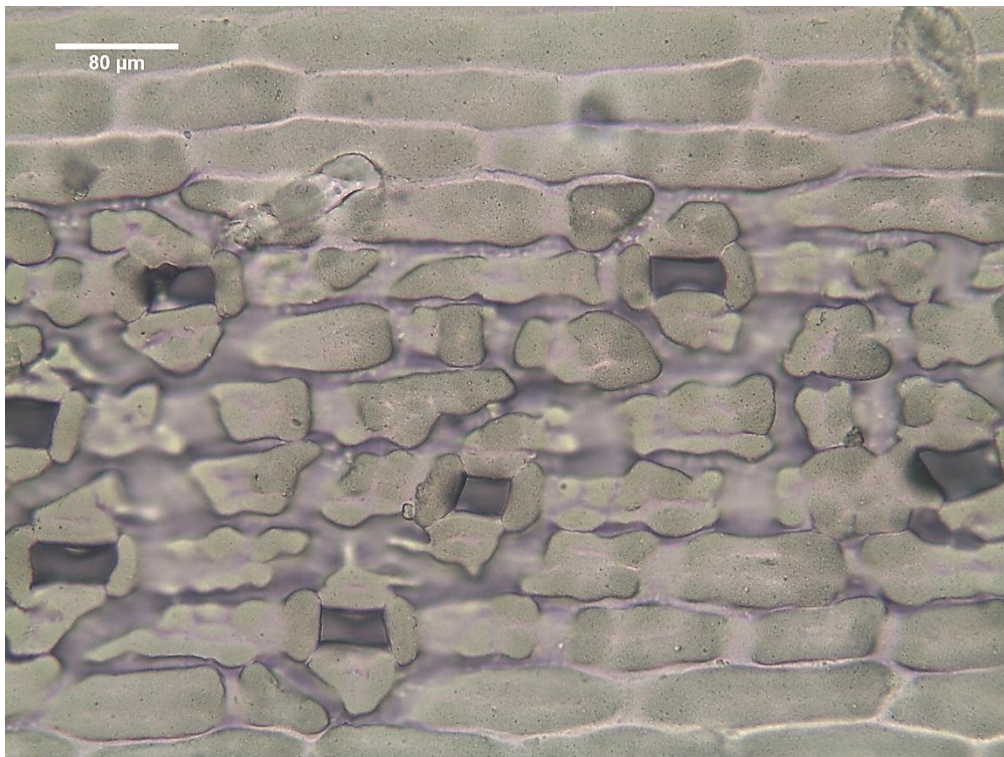
### 3.1.3 CARACTERIZACIÓN DE LA HOJA DE *B. PLIABILIS*

Los estomas de la lmina foliar de las hojas de *B. pliabilis* no presentaron diferencias significativas tanto en lado adaxial como en el abaxial, por lo que son de tipo anfiestomticas ( $F=1.52$ ,  $P<0.067$ ). Los estomas estn dispuestos en filas paralelas, al eje longitudinal de la hoja, son de tipo tetracclicos (figura 3.2) y, constan de cuatro clulas anexas. Desde la vista transversal, los estomas estn cubiertos por dos dientes que son proyecciones cuticulares de las subsidiarias (figura 3.3). Las clulas guardianas de los estomas se muestran hundidos debajo del nivel de las clulas epidrmicas. La epidermis (figura 3.4) es uniseriada, y gruesa (2  $\mu\text{m}$ , valor promedio) presente en ambas superficies (adaxial y abaxial), las clulas son tipo cuboidales, cubiertas por cutcula lisa (1.21  $\mu\text{m}$ , valor promedio).

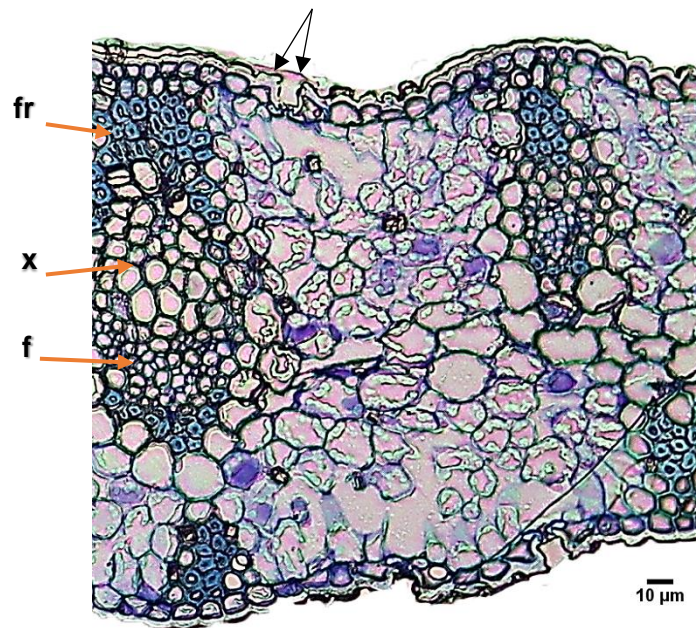
Las hojas son isobilaterales y el contorno transversal es ondulado. La cavidad de la cmara subestomtica en ambas caras, se localiza debajo de las clulas oclusivas, se encuentra delimitada por las clulas del parnquima empalizada (poco diferenciado) y esponjoso, en el complejo estomtico (figura 3.5).

En la superficie adaxial se encuentran distribuidos los haces fibrovasculares o fibras perivasculares, a una distancia de 10  $\mu\text{m}$  entre ellas. En cambio, en la superficie abaxial se encuentra una hipodermis de clulas parenquimticas esclerificadas en forma de fibras, excepto situadas en las reas por debajo de los estomas. El esclernquima asociado con el xilema (6.07  $\mu\text{m}^2$ , rea promedio de los vasos del xilema), es ms abundante, que el asociado con el floema (1.54  $\mu\text{m}^2$ , rea promedio de los vasos del floema) (figura 3.5).

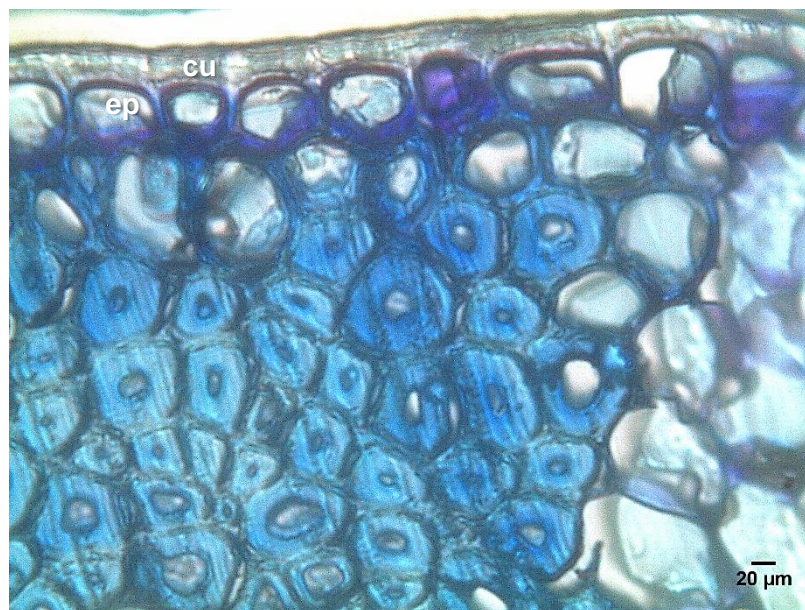
En el mesófilo, las hojas presentan un parénquima en empalizada poco diferenciado ( $859.01 \mu\text{m}^2$ , área promedio), alargadas en dirección paralela a la superficie de la hoja, y mayormente conformado por parénquima esponjoso ( $869.11 \mu\text{m}^2$ , área promedio) de células isodiamétricas (figura 3.5). Se presentan dos formas de cristales de oxalato de calcio; los rafidios y los estiloides (prismáticos) que se encuentran en ideoblastos, estas últimas rodeando los haces vasculares (figura 3.6) y cerca de la cámara subestomática.



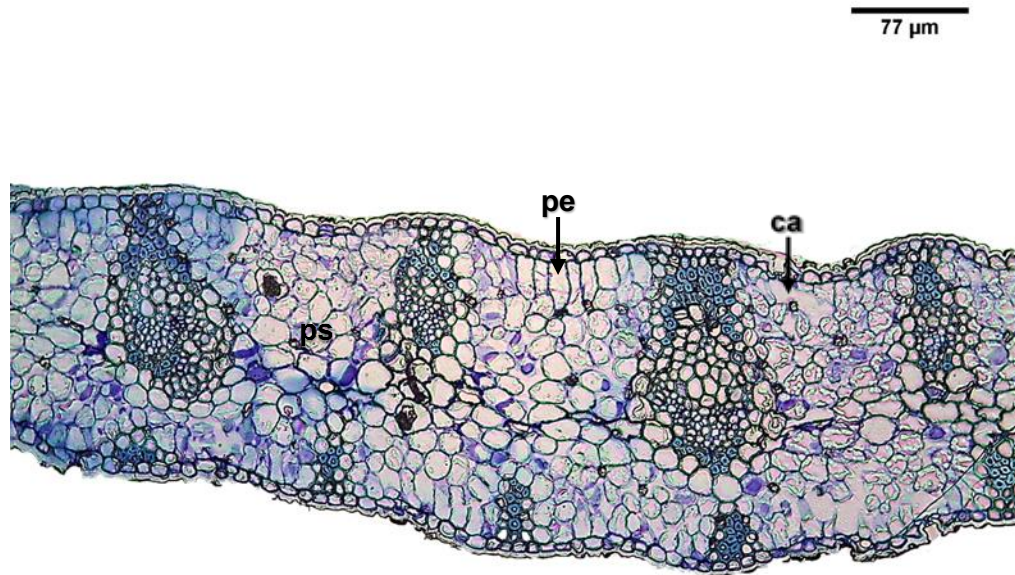
**Figura 3.2** Epidermis de *B. pliabilis*, en la base de la hojas, estomas tetracíclicos, superficie abaxial (40x).



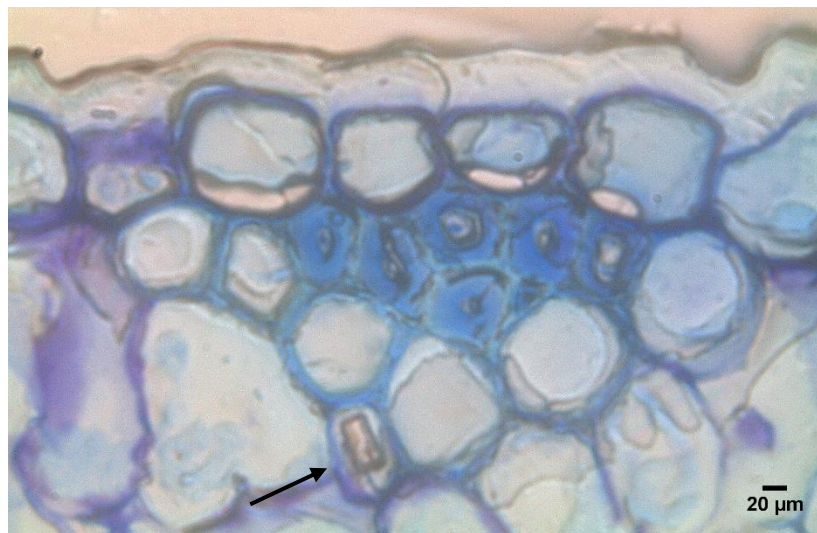
**Figura 3.3** Corte transversal de las hojas de *B. pliabilis*. Flechas negras señalan dos proyecciones de células subsidiarias, fibras (fr), xilema (x) y floema (x). Lado adaxial de la hoja (10x)



**Figura 3.4** Corte transversal de la hoja. Epidermis (ep) y cutícula (cu) (100x). Lado adaxial.



**Figura 3.5** Vista transversal de la hoja ondulada, parénquima empalizada (ep), cámara subestomática (ca), parénquima esponjoso (ps). Lado adaxial de la hoja hacia arriba (10x).



**Figura 3.6** Cristal de oxalato de calcio en forma de estiloide (señalado con por la flecha), lado abaxial de la hoja (100x).



### 3.1.4 ÍNDICE ESTOMÁTICO

El cálculo del índice estomático (cuadro 3.2), muestra valores cercanos tanto para superficie adaxial y la abaxial en las hojas de *B. pliabilis*, por lo que no fueron diferentes estadísticamente ( $F= 1.4$ ,  $P<0.07$ ). En promedio se encontraron cinco estomas por cada 27 células epidérmicas.

**Cuadro 3.2** Índice estomático, tejidos epidérmicos y fundamentales en hojas de *B. pliabilis*.

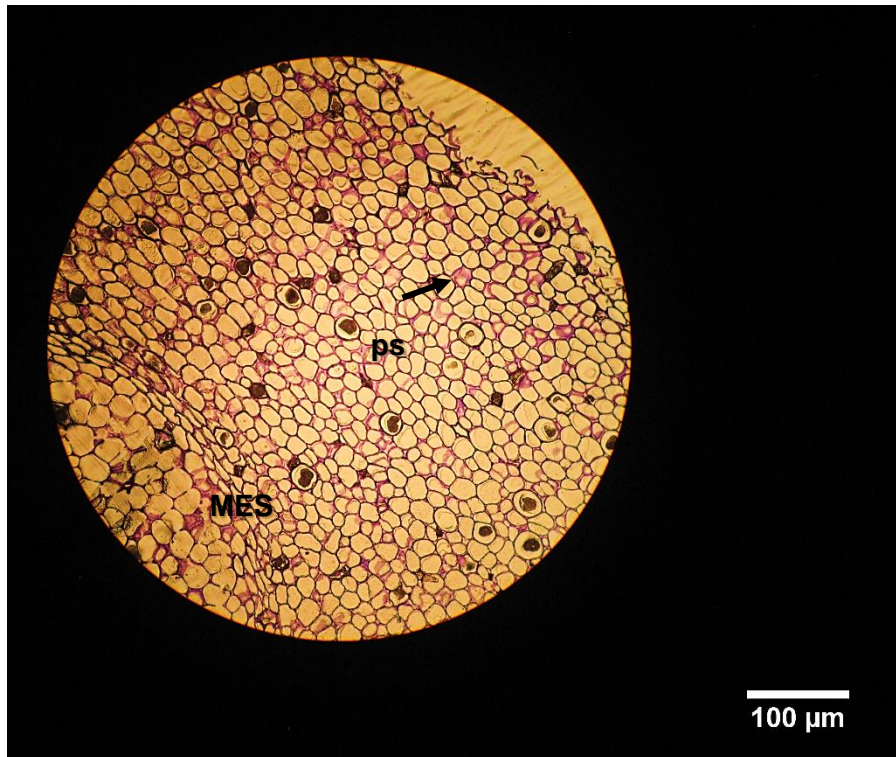
Especie	Índice Estomático (%)		Tamaño de la cutícula ( $\mu\text{m}$ )	Tamaño de la epidermis ( $\mu\text{m}$ )	Tamaño de las células del parénquima en empalizada $\mu\text{m}^2$	Tamaño de las células del parénquima esponjoso $\mu\text{m}^2$
	Adaxial	Abaxial				
<i>B. pliabilis</i>	16.01	14.238	1.21	2	859.01	869.11

### 3.1.5 CARACTERIZACIÓN DEL TALLO DE *B. PLIABILIS*

Al realizarse los análisis estadísticos (cuadro 3.2) de los datos, se presentaron diferencias significativas en las células del parénquima del tallo de *B. pliabilis*, siendo las de la temporada de sequía las de mayor tamaño ( $P< 0.050$ ). Además, se realizó un análisis comparativo para conocer si existía alguna diferencia en el tamaño de las células respecto a su posición; externa, media y central (figura 3.7) el cual arrojó diferencias significativas en las muestras provenientes de la temporada sequía, siendo las células de la parte inferior las más grandes. Sin embargo, en las muestras de la temporada de lluvias, las células de la parte media y la central) no demostraron diferencias significativas, tanto que, en ambas temporadas, las células de la parte más externa fueron hasta un 50% más pequeñas que las del resto (media y central).

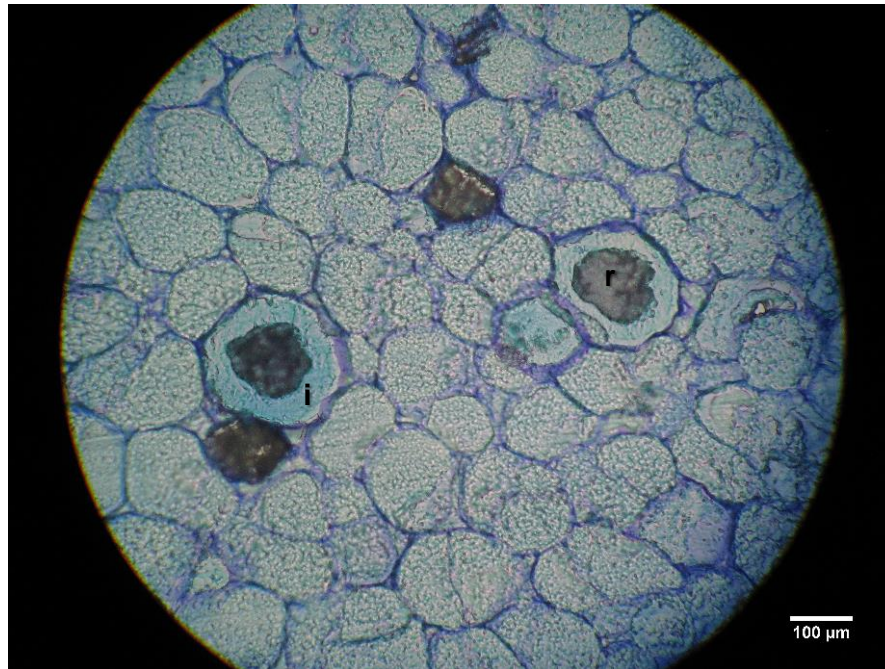
**Cuadro 3.3** Tamaño de las células del tallo de *B. plibilis*. Promedio  $\pm$  ES letras diferentes señalan diferencias significativas dentro de cada columna.

Época	Tamaño de las células de parénquima del tallo			# total de rafidios en la parte externa del tallo
	Externa ( $\mu\text{m}^2$ )	Media ( $\mu\text{m}^2$ )	Central ( $\mu\text{m}^2$ )	
Sequía	697.04	1258.83	1196.24	45 $\pm$ 1.89a
Lluvias	410.07	952.8	653.87	60 $\pm$ 1.45b



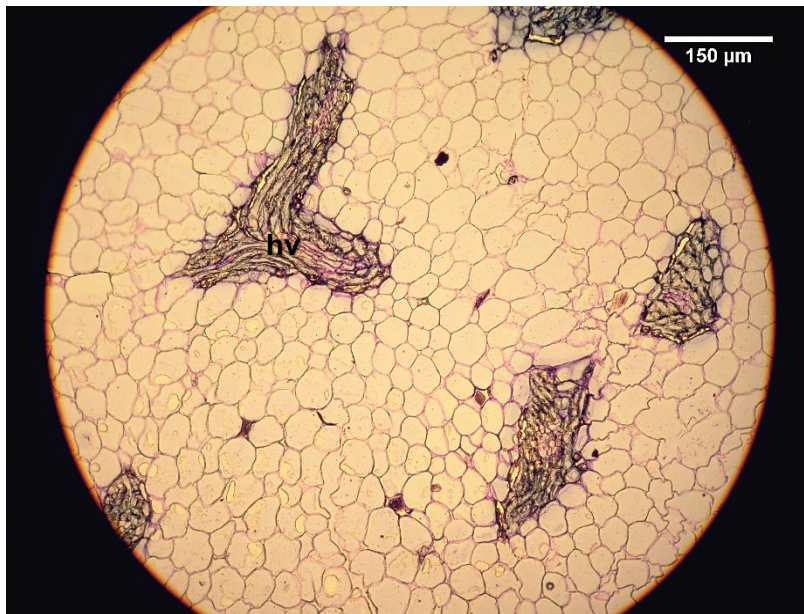
**Figura 3.7** Cortes histológicos de la parte externa del tallo, provenientes de las plantas muestreadas durante la temporada de sequía. Parénquima esponjoso (ps), meristemos de engrosamiento secundario (MES), mucílago (colos morado) (señalada con la flecha). (10x).

La región más externa del tallo (figura 3.7), está constituida por células del parénquima mayormente homogéneas y, con paredes regulares, En esta parte, se observan espacios intercales reducidos, se presentan células parenquimatosas idioblásticas maduras, que en su interior almacenan cristales de oxalato de calcio, en forma de rafidios (figura 3.8). La cantidad de rafidios fue estadísticamente diferente entre estaciones ( $F=13$ ,  $P<0.04$ ), donde la mayor cantidad se registró en la temporada de lluvias (60 rafidios).

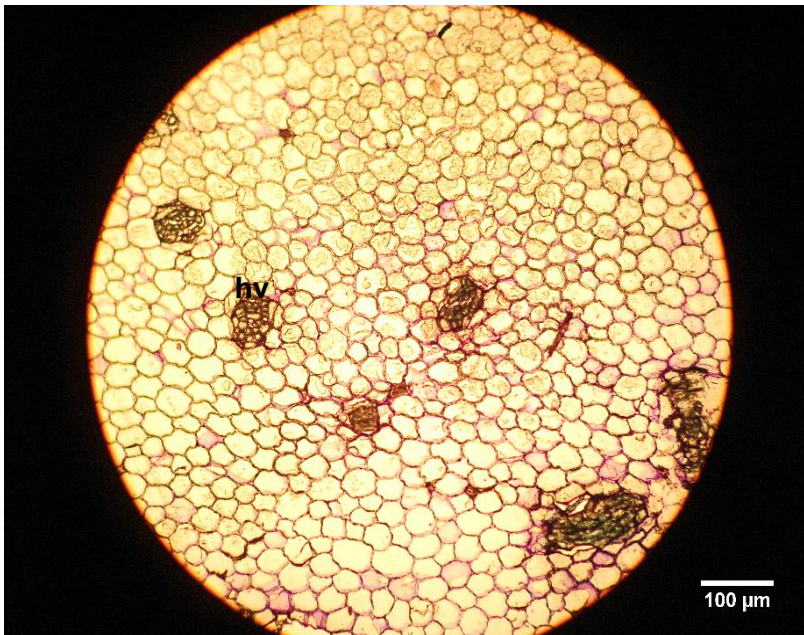


**Figura 3.8** Parte externa del tallo, rafidios (r), ideoblastos (i), (40x).

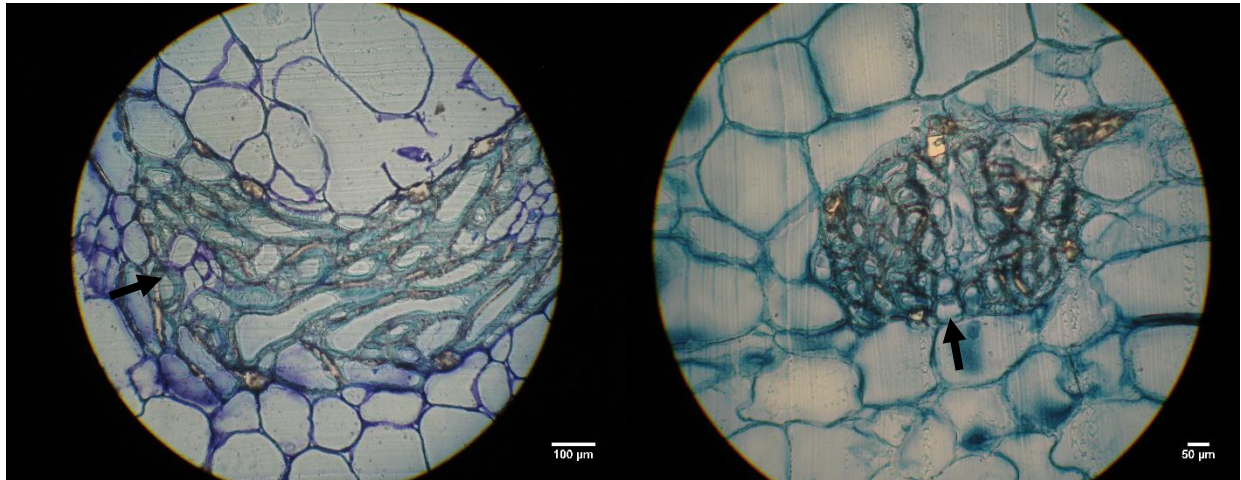
La región media y central (figura 3.9-3.10) exponen el mismo tipo de estructura y acomodo, constituida por células del parénquima que varían en tamaños, de paredes regulares, los haces vasculares se muestran dispuestos de manera independiente y dispersos en el parénquima. Se presentan haces vasculares anfibasales, con el floema diferenciado, rodeado de elementos del xilema (vasos o elementos traqueales). Se observan células del parénquima vascular que atraviesan el anillo de elementos traqueales en el haz vascular anfibasal (figura 3.11). Se exhibe el desarrollo del meristemo de engrosamiento secundario (MES). Este meristemo se compone de células rectangulares y fusiformes, y se muestra una zona de células que se divide periclinalmente (figura 3.12). En el parénquima próximo al MES se observan algunos rafidios.



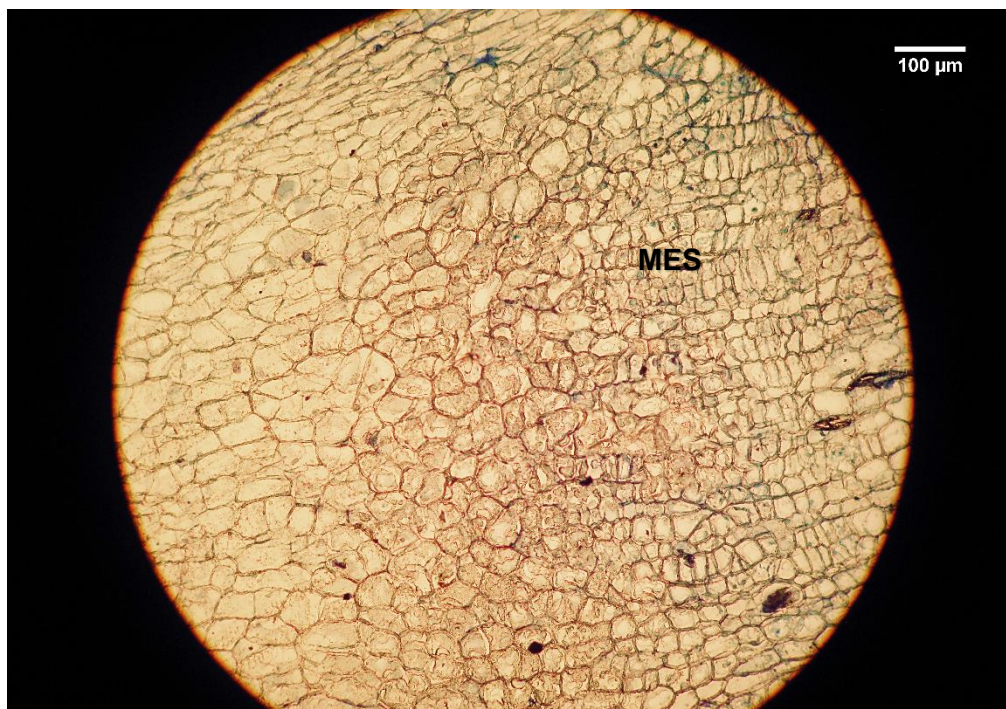
**Figura 3.9** Parte media del tallo, haces vasculares anfibasales, (10x). Temporada de sequía.



**Figura 3.10** Parte central del tallo, haces vasculares anfibasales, (10x). Temporada de lluvias.



**Figura 3.11** Distribución de las células del parénquima vascular que atraviesan el anillo de elementos traqueales en los haces secundarios anfibasales en el tallo. (40x).



**Figura 3.12** Parte central del tallo, meristemo de engrosamiento secundario (MES), temporada de sequía. (10x).

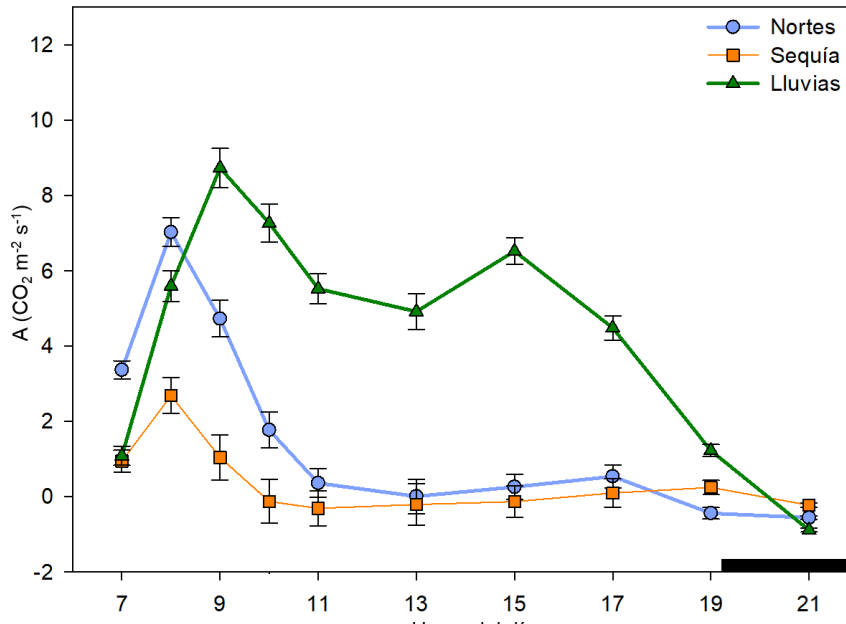
## 3.2 INTERCAMBIO GASEOSO

### 3.2.1 ASIMILACIÓN DE CO<sub>2</sub> Y TRANSPIRACIÓN

En la figura 19 se presentan los resultados de evaluación de la respuesta fotosintética estacional en plantas jóvenes de *B. pliabilis* en los dos años evaluados. La asimilación instantánea de CO<sub>2</sub> mostró diferencias significativas, tanto en las temporadas, como en las horas, y en la interacción de estas ( $P < 0.05$ ). Los patrones típicos de intercambio de gases fueron de tipo C<sub>3</sub>. La actividad máxima de A fue mayor en la temporada de lluvias, donde la apertura estomática ocurrió a lo largo de 13 horas continuas. Los puntos más altos se registraron a las 9:00, 10:00 y 15:00 ( $9 \pm 0.51$ ,  $7.27 \pm 0.5$  y  $6.52 \pm 0.35$   $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , media  $\pm$  error estándar, respectivamente), mientras que, en las temporadas de sequía y nortes las máximas fueron tres y siete veces menores, respectivamente. Sí bien, en la temporada de nortes la apertura estomática se registró a lo largo de 9 horas continuas, solo se registró un punto máximo de asimilación a las 8:00 horas ( $7.03 \pm 0.038$   $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), mientras que en el resto del día se obtuvo un valor promedio de  $1.27$   $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . La temporada de sequía fue la que mostró los valores más bajos de asimilación, donde la máxima ocurrió a las 8:00 h ( $3 \pm 0.29$   $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). En este caso, los individuos de *B. pliabilis* cerraron los estomas en un lapso de 4 horas, para volverlos abrir durante la tarde; cuando se registraron temperaturas promedio por debajo de los 33°C. En todas las temporadas, la asimilación registró valores negativos al final del día, cuando FFF exhibió datos por debajo de  $100$   $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Así mismo, la asimilación de carbono integral mostró diferencias significativas entre las todas las temporadas ( $F=66.3$ ,  $P < 0.05$ ). Los resultados mostraron el mismo patrón que en la asimilación instantánea; la temporada de lluvias presentó los valores más altos, seguido de nortes y con los valores más bajos la sequía ( $0.47 \pm 0.25$   $\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ,  $0.19 \pm 0.25$  y  $0.065 \pm 0.25$   $\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , respectivamente).

A diferencia de los resultados anteriores, la transpiración instantánea (cuadro 4) no presentó diferencias significativas entre temporadas ( $F=0.46$ ,  $P > 0.62$ ), entre horas, ( $F=0.47$ ,  $P > 0.89$ ) y entre la interacción de temporadas y horas ( $F=0.66$ ,  $P > 0.84$ ). En todas las temporadas los puntos máximos se obtuvieron por la mañana, cuyo valor promedio fue de  $0.002$   $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Sin embargo, al realizarse un análisis de varianza de la E integral, se evidenciaron diferencias significativas ( $F=61.4$ ,  $P > 0.0002$ ). En el periodo de lluvias la E integral en *B. pliabilis* fue ocho y tres veces mayor que la temporada de sequía y nortes,

respectivamente. La sequía fue la temporada que mostró una menor tendencia en la E integral ( $17.4 \pm 7.68 \mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), la temperatura máxima en los días del monitoreo fue de  $38.4 \text{ }^\circ\text{C}$ , la humedad relativa de  $53.61\%$  y el DPV de  $2.62 \text{ KPa}$  (cuadro 1). En la temporada de nortes la E integral fue de  $40 \pm 7.68 \mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ , la temperatura máxima fue de  $33.7^\circ\text{C}$ , la humedad relativa de  $51.62\%$  y DPV de  $2.24 \text{ KPa}$  (cuadro 1). Estas dos últimas temporadas no presentaron diferencias significativas entre ellas.



**Figura 3.13** Tasa fotosintética instantánea (A) de todas las temporadas muestreadas del 2018 y 2019, durante las diferentes horas del día (media  $\pm$  error estándar,  $n=10$  individuos). Barra oscura indica el periodo de oscuridad.

**Cuadro 3.3** Traspiración instantánea e integral del día (E), asteriscos distintos se refiere a diferencias significativas, asteriscos iguales no, y asimilación integral del día (A), medias y error estándar, n=10 individuos. Letras distintas se refiere a diferencias significativas, letras iguales no, en todos los casos calculadas por una prueba Tukey (P < 0.05).

Temporada	Horas del día	E (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	E (μmol m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> ) Integral del día	A (mol m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> ) Integral del día
Nortes	7:00	1.1±0.1	39.71 ± 7.68 **	0.19 ± 0.25 b
	9:00	0.4±0.1		
	11:00	0.002±0.1		
	13:00	0.1±0.2		
	15:00	0.04±0.2		
	17:00	0.08±0.1		
	19:00	0.07±0.1		
Sequía	7:00	0.3±0.06	17.40 ± 7.68 **	0.065 ± 0.25 c
	9:00	0.3±0.09		
	11:00	0.07±0.01		
	13:00	0.002±0.1		
	15:00	0.03±0.08		
	17:00	0.09±0.01		
	19:00	0.04±0.01		
Lluvias	7:00	0.9±0.06	131.13 ± 7.68 *	0.47 ± 0.25 a
	9:00	1.9±0.07		
	11:00	1.4±0.1		
	13:00	1.2±0.1		
	15:00	1.4±0.1		
	17:00	1±0.08		
	19:00	0.1±0.1		



### 3.2.2 ACIDEZ TITULABLE

La acumulación de ácidos orgánicos en las hojas de *B. pliabilis* mostraron diferencias significativas en las temporadas ( $F=31.4$ ,  $P<0.001$ ), horas ( $F=218.6$ ,  $P<0.005$ ) y en la Interacción de las mismas ( $F= 3.6$ ,  $P<0.03$ ). Se estimó la acidez a las 6:00 y 19:00 horas en las tres temporadas (cuadro 5). Nuestros análisis muestran una mayor tendencia en la acumulación de ácidos en el periodo de nortes con un  $38 \pm 2.06$  y  $24.14 \pm 1.41 \mu\text{mol H}^+ \text{g}^{-1}$ , mañana y noche, respectivamente, seguido de la temporada de sequía con  $35 \pm 2$  y  $14 \pm 1.15 \mu\text{mol H}^+ \text{g}^{-1}$ , mañana y noche, respectivamente. Sin embargo, en la temporada de lluvias *B. pliabilis* difirió significativamente hasta con un 30% menos en la concentración de ácidos, siendo ésta, la temporada en la que se observó la menor acidez de las hojas. En todos los casos la menor concentración de acidez ocurrió al anochecer (cuadro 5).

Además, se calculó la acidez delta en relación a la temporalidad, este análisis también arrojó diferencias significativas. ( $F=3.6$ ,  $P>0.03$ ). Los individuos de *B. pliabilis*, muestreados en la temporada de nortes mostraron un mayor gasto en la acidez total ( $14 \pm 2.3 \Delta\text{H}^+$ ), mientras que los muestreados en el periodo de sequía y lluvias presentaron valores similares promedio de  $21.28 \Delta\text{H}^+$  (cuadro 5).

**Cuadro 3.4** Acidez titulable en hojas de *B. pliabilis* a las 5:00 h y 19:00 h. Valores  $\Delta$  de acidez titulable registrado, letras o asteriscos distintos se refieren a diferencias significativas, letras y asteriscos iguales no, calculadas por una prueba Tukey ( $P< 0.05$ ).

Época	$\text{H}^+(\mu\text{mol H}^+ \text{g}^{-1})$ (5:00)	$\text{H}^+(\mu\text{mol H}^+ \text{g}^{-1})$ (19:00)	$\Delta\text{H}^+$
Nortes	$38 \pm 2.1\text{a}$	$24.14 \pm 1.4\text{c}$	$14 \pm 2.3^*$
Sequía	$35 \pm 2\text{a}$	$14 \pm 1.2\text{d}$	$21 \pm 2^{**}$
Lluvia	$27 \pm 2.1\text{b}$	$5.27 \pm 1.4\text{e}$	$21.4 \pm 2.3^{**}$

### 3.2.4 TRANSPORTE DE ELECTRONES, DECAIMIENTO NO FOTOQUÍMICO Y RENDIMIENTO CUÁNTICO DEL FOTOSISTEMA II

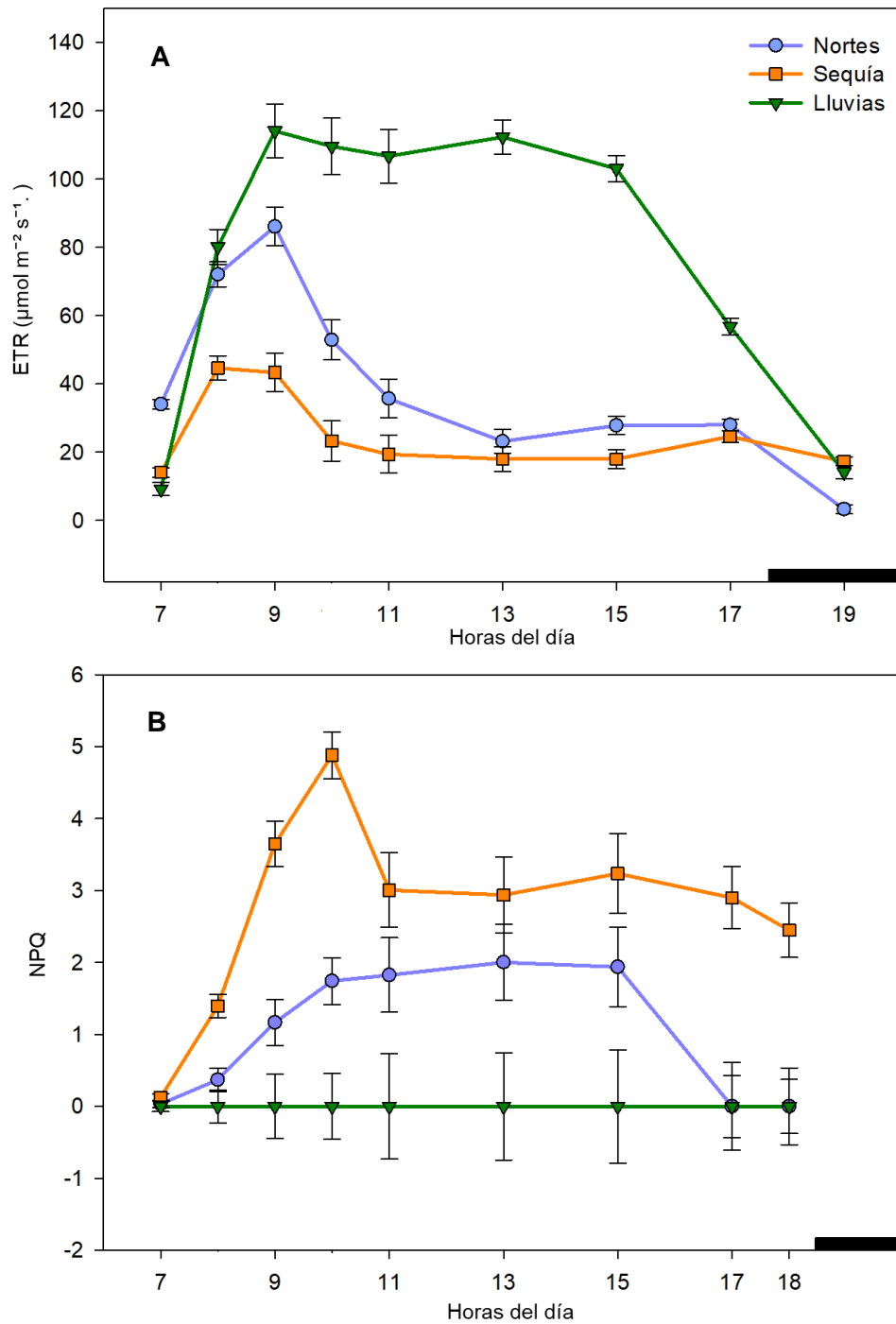
Al realizar el análisis estadístico del transporte de electrones (ETR, por sus siglas en inglés), se encontraron diferencias significativas en todos los casos; en las temporadas ( $F=76.1$ ,  $P<0.005$ ), en las horas ( $F=111.5$ ,  $P<0.05$ ) y la interacción de estas ( $F=35.5$ ,  $P<0.05$ ) (figura 20). Al igual que la A y E, el ETR, se monitoreó a lo largo del día. Los valores más altos de ETR se obtuvieron en la temporada de lluvias. El punto máximo se registró a las 9:00 ( $114.06 \pm 7.91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), si bien, este punto fue el más alto, a lo largo del día se registraron puntos similares de transporte de electrones. Aunado a estos resultados, tanto en la temporada de nortes como en la sequía *B. pliabilis* alcanzó sus puntos máximos de transporte durante la mañana, siendo mayor en la temporada de nortes, el valor máximo promedio en este periodo fue de  $86.06 \pm 5.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que en la temporada de sequía fue de  $44.1 \pm 3.61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

Durante la temporada de lluvias, el transporte de electrones se ocurrió a lo largo de 6 horas continuas después del primer punto máximo, en este intervalo se obtuvieron valores promedio de ETR de  $107.90 \pm 6.25$ , en comparación, para el caso del periodo de nortes y sequía, el transporte fue menor, debido a que solo se obtuvo un porcentaje de ETR del 34% y 20%, respectivamente, respecto a lo obtenido en la temporada de lluvias. En todos los casos, una vez que se registraron valores de FFF por debajo de  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , el flujo de electrones descendió hasta valores promedio de  $11.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , para finalmente llegar a cero, lo cual ocurrió al finalizar el día e iniciar la noche.

En relación al decaimiento no fotoquímico (NPQ, por sus siglas en inglés), se reportan diferencias entre temporadas ( $F=15.3$ ,  $P<0.05$ ), horas ( $F=14.5$ ,  $P <0.05$ ) y entre la interacción de ellas ( $F=7.1$ ,  $P<0.05$ ) (figura 20). *B. pliabilis* mostró los valores más altos en la temporada de sequía, registrándose en promedio valores de  $3.29 \pm 0.43$  a lo largo de un intervalo de 9 horas (9:00-18:00). La mayor disipación de calor se obtuvo alrededor de las 10:00 h, con un valor de 5. Tanto que, en la temporada de nortes los valores promedio obtenidos a lo largo de 6 horas (9:00-15:00) fueron de  $1.68 \pm 0.04$ . En comparación con la temporada de sequía, el punto de mayor disipación se observó a las 13:00 horas con un valor de 2, los datos de máxima disipación en ambas temporadas se registraron cuando la temperatura oscilaba por arriba de los  $36^{\circ}\text{C}$ , y cuando las temperaturas y la luz

descendieron, se registraron valores de NPQ por debajo de 1. En contraste, en el periodo de lluvias los datos registrados fueron de cero, por lo que no ocurrió disipación de calor.

La eficiencia cuántica máxima del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ), mostró patrones similares en toda las temporadas, pero con diferencias significativas entre ellas ( $F=14.8$ ,  $P<0.05$ ) (cuadro 6). *Beaucarnea pliabilis* presentó valores contrastantes, los datos más altos de  $F_v/F_m$  fueron en la temporada de sequía, con el  $0.78 \pm 0.01$ , diferenciándose de las otras dos temporadas quienes mostraron valores de  $0.73 \pm 0.07$ , en nortes y  $0.72 \pm 0.07$ , en lluvias.



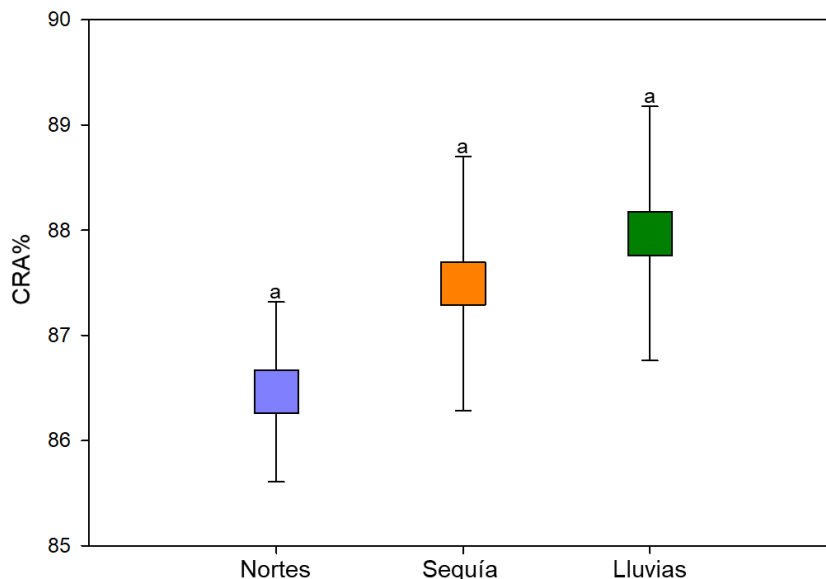
**Figura 3.13** a) Transporte de electrones (ETR por sus siglas en inglés) y b) decaimiento no fotoquímico (NPQ por sus siglas en inglés) de *B. plabilis* (n=10 individuos). Barras oscuras indican periodo de oscuridad.

**Cuadro 3.5** Eficiencia cuántica máxima del fotosistema II, de *B. plabilis*, (n=10 individuos), letras distintas se refiere a diferencias significativas, calculadas por una prueba Tukey (P< 0.05).

---

<b>Temporada</b>	<b>F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub></b>
Nortes	0.73±0.007b
Sequía	0.78±0.01a
Lluvias	0.72±0.01b

---



**Figura 3.14** Contenido relativo de agua (CRA) de *B. pliabilis* (n=10 individuos).

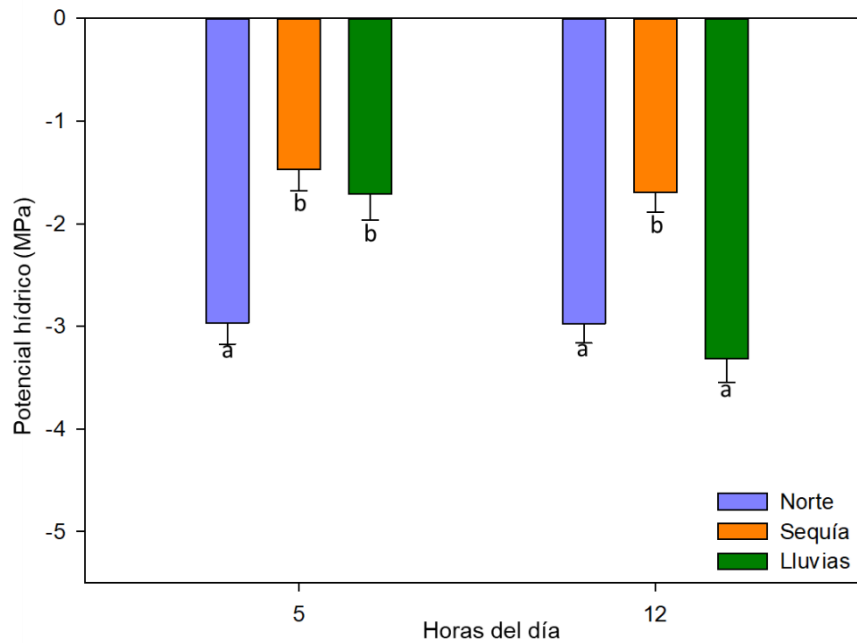
### 3.2.5 CONTENIDO RELATIVO DE AGUA

Los valores del contenido relativo de agua en las hojas de *B. pliabilis* (figura 21), no mostraron diferencias significativas para ninguna de las temporadas muestreadas ( $F=0.58$ ,  $P<0.55$ ). Se registran porcentajes del  $86.46 \pm 0.85$  en nortes,  $87.49 \pm 1.2$  en sequía y  $88 \pm 1.2$  en lluvias. Parámetros como el CRA y el  $F_v/F_m$ , sirven como indicadores fisiológicos de estrés en las plantas, nuestro estudio expone que a lo largo de la estacionalidad *B. pliabilis* no se presentaron decrementos crónicos en estos parámetros, sugiriendo que no se presentaron evidencia episodios de estrés en este periodo.

### 3.2.6 POTENCIAL HÍDRICO

El potencial hídrico (figura 22) fue estadísticamente significativo con respecto a las temporadas ( $F=20.2$ ,  $P<0.059$ ). La provocó los valores menos negativos en las plantas, con  $-1.58 \pm 0.20$  MPa, respecto a la temporada de nortes, donde se obtuvieron los valores más negativos (valores menores) con  $-2.96 \pm 0.24$  MPa. También se observaron diferencias significativas ( $F=15.5$ ,  $P<0.0001$ ), de acuerdo a la hora evaluada. Durante el prealba los valores más negativos, se presentaron en la temporada de nortes ( $-2.96 \pm 0.20$  MPa), en tanto, las temporadas de sequía y lluvias, los valores promedio de prealba fueron de  $-1.59 \pm 0.22$  MPa, los datos promedio del medio día en nortes y lluvias fueron de  $-3.1 \pm 0.21$

MPa, mientras que en sequía se registraron valores promedio de  $-1.69 \pm 0.19$  MPa. La interacción entre temporadas y horas, señalaron diferencias significativas ( $F=9.3$ ,  $P<0.0002$ ), donde contrario a lo que se esperaba, la sequía mostró los valores menos negativos menos negativos tanto en prealba como al medio día ( $-1.47 \pm 0.20$  y  $-1.69 \pm 0.19$  MPa, respectivamente), y la temporada de lluvias presentó los valores de medio día más negativos con  $-3.31 \pm 0.23$  MPa.



**Figura 3.15** Contenido relativo de agua (CRA) de *B. pliabilis* ( $n=10$  individuos), letras distintas se refiere a diferencias significativas, letras iguales no, calculadas por una prueba Tukey ( $P < 0.05$ ).

## CAPÍTULO IV

### DISCUSIONES

#### 4.1 DISCUSIÓN

##### 4.1.1 ANATOMÍA DE LA HOJA Y EL TALLO

La adaptación de las especies vegetales a los distintos ambientes, los cuales van desde los climas más secos hasta los más húmedos, deben ir acompañadas de estrategias que les permitan escapar, evitar y/o tolerar las condiciones de un ambiente cambiante (estacionalidad). Estas adaptaciones requieren de inversiones estructurales, que faciliten la optimización del carbono, para garantizar el crecimiento, la supervivencia y reproducción de las plantas. Nuestro estudio aporta información relevante acerca de las características anatómicas que presenta *B. pliabilis* a lo largo de las estacionalidad, las adaptaciones que ha desarrollado a lo largo del tiempo como planta perenne, en las selvas caducifolias y subcaducifolias de la península de Yucatán.

La posición, cantidad y tamaño de los estomas influyen de forma directa en las respuestas fisiológicas y bioquímicas de las plantas. *Beaucarnea pliabilis* presenta estomas de tipo anfiestomático. Este carácter ha sido descrito como un evento común en plantas que crecen en ambientes de alta incidencia de luz, suponiendo una adaptación para incrementar la tasa fotosintética; acortando así, la vía de difusión de CO<sub>2</sub> (Gibson, 1996). Parkurst, 1978, menciona que, este carácter pudo representar una respuesta adaptativa al aumento de aridez durante el Terciario, por lo que es considerado un rasgo altamente xeromórfico. Nuestro estudio coincide con lo reportado por Martínez, *et al.*, 2014, en el cual, todas las especies de género *Beaucarnea* incluyendo a *B. pliabilis*, presentan estomas anfiestomáticos. Las especies de este género, muestran un rango de distribución relativamente estrecho a lo largo de zonas montañosas semiáridas y de regiones tropicales secas del noreste, centro y sureste de México, así como en la porción norteña de Centroamérica (Hernández, 1993a; 1993b). Estas especies se asocian a vegetación xerófila o a bosques tropical caducifolio (Rezedowski, 1987). Para el porcentaje en el índice estomático, nuestros resultados, exhibieron valores bajos, los cuales concuerdan con otras especies de monocotiledóneas, como los que reportan, Francisco *et al.*, 2016, en *Dasyilirion cedrosanum*, planta perenne de zonas semiáridas, (17-21, adaxial y abaxial). El aumento o disminución del índice estomático, está en función de las condiciones abióticas, como; la



disponibilidad de agua, la intensidad lumínica, la concentración de CO<sub>2</sub>, los ritmos circadianos, entre otros (Rotondi, *et al.*, 2003). La mayoría de las especies xerofíticas generalmente tienen cutículas más arrugadas y muy gruesas (>4 µm) (Solano *et al.*, 2017). Sin embargo, el grosor de este carácter varía en función de las especies y del ambiente en el que se desarrollan, por ejemplo, plantas adaptadas a climas secos, como *Yucca*, *Agave* y *Furcraea*, reportan valores de entre 2.21-2.85 µm, (para una cutícula muy gruesa) (Álvarez, 1990). En el caso de *B. pliabilis*, presenta una cutícula lisa y menos gruesa, que se asemeja a la de una planta mesófitica. Estudios relacionados demostraron que para el género *Beaucarnea*, las especies que viven en zonas semiáridas, presentan una cutícula mayormente gruesa, con valores máximos de 1.8 µm, mientras que, especies que se encuentran en zonas más cálidas o subhúmedas presentan una cutícula menos gruesa (<1.2 µm) (Martínez *et al.*, 2014). La presencia de cutículas gruesas en las plantas de ambientes secos está muy relacionada con la protección de la hoja contra la transpiración excesiva, aumentando la resistencia a la difusión de vapor de agua ocurrida a través de los estomas, lo cual reduce la transpiración, y por tanto la pérdida de agua, que aunado a una epidermis gruesa, ayudan a disminuir la intensidad de luz que alcanza al tejido fotosintético, protegiendo a los fotosistemas y evitar la fotoinhibición (Rotondi, *et al.*, 2003). Los valores intermedios de grosor cuticular, así como el grosor de la epidermis de la hoja (uniseriada) mostrados en *B. pliabilis*, en ambas caras (abaxial y adaxial), son característicos de plantas que habitan en regiones menos áridas.

Por otra parte, el mesófilo de la hoja en *B. pliabilis* presenta una disposición isolateral, esta característica esta descrita como una adaptación a ambientes secos, debido a que permite mayores tasas fotosintéticas por unidad de biomasa en ambientes de alta luminosidad (Knight & Robert, 1994). Los haces vasculares presentan fibras y paquetes de fibras inmersas en el mesófilo, que contribuyen al sostén de la planta, reduciendo el riesgo de colapso del tejido, además, proporcionan a las hojas un cierto grado de protección contra daños irreparables durante una sequía severa, este tipo de estructura también se muestra en *Yucca filifera*, (planta perenne, de zonas semiáridas (Rudall, 1999, Azcárraga, *et al.*, 2010). El tallo de *B. pliabilis*, compuesto principalmente por parénquima esponjoso, con paredes gruesas y sin espacios intercelulares, mostró un aumento en el tamaño de sus células en la temporada de sequía, suponiendo una mayor acumulación de mucilago, lo que le permitió mantener sus células bien hidratadas (Azcárraga, *et al.*, 2010). Así mismo,

en el tallo, se observó el desarrollo del crecimiento secundario. Este tipo de crecimiento anómalo en las plantas monocotiledóneas, no es tan común, y aun son escasos los estudios enfocados en este tema. Stevenson (1980), fue uno de los primeros en describir este crecimiento en *B. recurvata*. Nuestro estudio reporta este tipo de crecimiento en *B. pliabilis*. El crecimiento secundario permite a las plantas incrementar su tamaño y grosor año tras año. Entre las especies que tienen este tipo de crecimiento se encuentran: *Dracaena* y *Yucca*, ambas especies de ambientes áridos con estacionalidad marcada, por lo que esta acumulación de parénquima puede funcionar como un almacén de carbohidratos y agua durante las estaciones más adversas hidráulicamente en el año, evitando la hambruna por falta de carbono y la aparición de embolismos por conductancia cuticular (Zwienicki & Holbrook, 2001, McDowell, 2011). Estas especies presentan un cambium especial que indica su actividad al cesar el crecimiento primario en longitud. Este cambium aparece por diferenciación de células parenquimatosas de la corteza, por fuera del cilindro vascular (Jura-Morawiec, 2015). Además, desarrollan haces vasculares anfibasales, tal como se muestra en este estudio, en cada uno de los haces vasculares, se encuentran células del parénquima que las atraviesan. Estudios realizados en *Dracaena draco*, mencionan que, las células del parénquima vascular que atraviesan el anillo de los elementos traqueales en el haz vascular anfibasal del tallo, constituyen una vía física que permite el transporte radial de asimilados desde la fuente hasta el sumidero (Jura-Morawiec *et al.*, 2015) En general, el papel funcional del cuerpo secundario de una planta, es el de almacenar agua y nutrientes, y es un carácter adaptativo a la sequía (Megias *et al.*, 2018). *Beaucarnea pliabilis*, presenta distintos rasgos anatómicos que le permiten, evitar y tolerar las condiciones desfavorables del ambiente, el desarrollo de un parénquima de reserva, que cubre la mayor parte de sus tejidos, permiten la formación de órganos de reserva, como su tallo suculento, exhibiéndola como planta ahorradora de agua. Es importante recalcar que hay pocos estudios que evalúen la función del tejido parenquimático, la cual debe ser de importancia primordial en la supervivencia de las plantas suculentas de ambientes áridos estacionales. La alta proporción de este tejido en este tipo de especies sugiere que son estructuras sujetas a selección que pueden determinar la supervivencia diferencial de este tipo de especies.

#### 4.1.2 ACUMULACIÓN DE CRISTALES DE OXALATO DE CALCIO

La presencia de cristales de oxalato de calcio en hojas, ha sido reportada en todas las especies del género *Beaucarnea*. Nuestro estudio también expone la presencia de estos cristales en el tallo de *B. pliabilis*, una característica que se ha descrito en las monocotiledóneas. Los cristales de oxalato de calcio en las hojas de *B. pliabilis* se presentan de dos formas: rafidios y estiloides (prismáticos). Los rafidios son los más comunes en las monocotiledóneas, se encuentran en familias como Liliales, Poales, mientras que los estiloides son característicos de algunas familias de Asparagales, Iridaceae, y ambas formas se han reportado en Agavaceae (Prychid & Rudall, 1999). No obstante, su función en las plantas no es totalmente entendida. Principalmente se le atribuye la capacidad de regular el calcio cuando se presentan altos o bajos niveles en el ambiente (Franceschi & Horner, 1980). Debido a que, el exceso de calcio puede ser retenido en cristales y almacenado como oxalato de calcio, esta acción limita el efecto dañino a niveles altos de calcio en las células vegetales (Franceschi, 2001) La formación de estos cristales ocurre dentro de la vacuola de las células especializadas llamadas, ideoblastos (Azcárraga, *et al*, 2010). Estas células crecen muy rápidamente y se diferencian de todas las demás células vegetales por su gran tamaño. Cuando los ideoblastos maduran totalmente (es decir, poseen un cristal totalmente formado en su interior) inhiben el flujo de calcio hacia su interior, lo cual demuestra su capacidad para regular los procesos de transporte de calcio a través de la membrana plasmática (Kuo-Huang, *et al.*, 2006)

Si bien, es claro que los cristales ayudan a la regulación del calcio en las plantas, también se le atribuyen otras funciones, entre los que se encuentran: ayudar en la defensa de las plantas contra los herbívoros, actuar como depósitos inertes para metales pesados como Zn, Cd, Sr, Pb y Al, así como, de soporte estructural (Mazen & Maghraby, 1998).

#### 4.1.3 PARÁMETROS FISIOLÓGICOS, USOS DE LUZ Y AGUA

Tal como como se esperaba, *Beaucarnea pliabilis* presentó un comportamiento tipo isohídrico, por lo que se cumplió nuestra hipótesis. La apertura estomática estrictamente fue diurna, típicas de las plantas C<sub>3</sub>. Esta especie de hábito perenne, presenta características en su morfología que le han atribuido resistencia a la sequía; como el engrosamiento de su tallo, donde almacena agua, y la succulencia de sus hojas (Peniche,

2016). Por lo tanto, las respuestas a nivel fisiológico que tienen que ver con su actividad fotosintética (uso de luz y agua), están íntimamente relacionadas con el ambiente y la estacionalidad. Es importante entender, cuáles son las características que le permiten a *B. pliabilis* sobrellevar las duras condiciones presentes en su ambiente natural donde se presentaron periodos con temperaturas máximas que sobrepasan los 37°C, y disponibilidad de agua en el aire que desciende hasta un 50%. Siendo relevante las variaciones en los ajustes hídricos a lo largo del año, donde la temporada de lluvias resulta ser la más favorable para el crecimiento vegetativo, mientras que en las demás temporadas esta especie se encuentra en periodo de estasis. Nuestro estudio da un primer acercamiento sobre las respuestas fisiológicas de *B. pliabilis* en el uso de agua y luz, a lo largo de dos ciclos estacionales.

La A instantánea en *B. pliabilis* fue mayor en la temporada lluviosa, en comparación con las mediciones realizadas en las temporadas de nortes y sequía, (once y tres veces mayor, respectivamente), así mismo, la A integral del día disminuyó un 68% en la temporada de nortes y un 91% en la temporada de sequía. En este último, se presentaron mayores tasas de respiración debido a que los estomas permanecieron cerrados por más de 5 horas continuas. Estudios realizados en bosques estacionalmente secos, reportan que, puede presentarse un descenso hasta del 98% en la A por efecto de la sequía estacional, debido al cierre estomático (Tezara *et al.*, 1998). Sin embargo, este porcentaje es variable, y está directamente relacionado con la edad y madurez de las hojas, por ejemplo, en otro estudio realizado con plantas adultas de hojas perennes maduras, se muestran solo pequeñas fluctuaciones (15-50%) en la A en la estación seca, en comparación con la estación lluviosa (Meinzer *et al.*, 1993, Eamus & Cole, 1997). Los datos de A neta integral son relativamente bajos (cuadro 4), y se comparan con especies de hábitos perenne, como *Yucca brevifolia*, (especie perteneciente a zonas semiáridas), que durante la temporada de mayor lluvia registró datos de A neta de 0.1 mol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>; en ese periodo se produce el 80% de la absorción anual de CO<sub>2</sub>, tanto que en la temporada de sequía, los valores de A neta estuvieron por debajo de 0.02 mol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (Smith *et al.*, 1983).

Así mismo, Eamus, 1999, menciona una relación costo-beneficio de las hojas, por ejemplo, en plantas de hoja caduca existe una mayor inversión de carbono en un plazo corto de tiempo, por lo que la producción de hojas se maximiza, pero en el caso de las especies de

hoja perenne, quienes deben mantener sus hojas verdes y activas durante periodos largos, deben equilibrar la captación de carbono y la duración de sus hojas. Aunado a ello, estudios relacionados, indican que la concentración de nitrógeno en las hojas juega un papel crucial en esta respuesta, por lo que la diferencia entre plantas de hoja caduca, es que, las plantas de hoja perenne no invierten grandes cantidades de nitrógeno en sus hojas, lo cual influye en las bajas tasas de asimilación (Medina & Francisco, 1994).

Especies como *B. pliabilis*, a menudo deben hacer frente a una amplia variación temporal en el agua y las limitaciones de nutrientes. Por lo que han desarrollado mecanismo que les permiten conservar el agua y los nutrientes a largo plazo, maximizando su tolerancia al estrés por tanto, se registran tasas de asimilación limitadas por las variables ambientales (radiación solar, temperaturas, humedad relativa del aire) que en su mayoría se encuentran por debajo de los óptimos (Slot & Winter, 2016) y las cuales se relacionan con sus bajas tasas de crecimiento anual.

A lo largo del monitoreo, la transpiración instantánea en cada una de las temporadas no obtuvo diferencias significativas. *Beaucarnea pliabilis* muestra valores promedio por debajo de  $1 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  de transpiración en todas las temporadas, estudios realizados en *B. pliabilis* bajo condiciones de riego y sin riego en plantas de 3 años de edad, se muestran valores parecidos a los aquí reportados (Peniche, 2016). Mientras tanto, los valores de transpiración integral muestran diferencias significativas, siendo mayor en la temporada de lluvias, en este periodo de medición, el valor máximo de temperatura fue de  $35.5^\circ\text{C}$ , con una humedad relativa del 81.87% y un DPV (déficit de presión de vapor) de 0.91 KPa. Uno de los factores que está íntimamente relacionado con la transpiración, es el DPV. En comparación con la temporada de sequía, que presentó valores bajos, en este periodo, el valor máximo de temperatura fue de  $38.4^\circ\text{C}$ , con la humedad relativa de 53.63% y un DPV de 2.62 KPa. Los estomas son los responsables de controlar la salida de agua, la cual ocurre en respuesta al fuerte gradiente de diferencia de presión de vapor (DPV) entre el aire y la hoja (Meinzer *et al.*, 1993). Tanto en las temporadas de norte y sequía, cuando los valores de DVP estuvieron por encima de 2 KPa, los estomas de *B. pliabilis* se cerraban, esto como una respuesta inmediata a la pérdida de agua, mientras que en la temporada de lluvias, los estomas se mantuvieron abiertos por más tiempo, debido a que el DPV se mantuvo por debajo de 1KPa. Una reducción en las tasas de transpiración contribuye a la

protección de las células, evitando la pérdida de agua, por lo que este proceso se relaciona directamente con la apertura estomática (Lawlor, 2002). Un estrecho control estomático, contribuye a la supervivencia de las especies que se establecen en zonas semiáridas y en los bosques estacionalmente secos, como *B. pliabilis*.

Las variaciones en las variables climáticas, como la radiación, pueden provocar un exceso de flujo de fotones; causando daños irreversibles en los fotosistemas de las plantas. Este problema se vuelve aún más grande cuando las altas temperaturas han propiciado el cierre estomático y el sistema fotosintético carece de la concentración de carbono necesario para mantener la energía que llega a los ecosistemas. En comparación con las temporadas de lluvias, durante los muestreos en la temporada de sequía, *B. pliabilis*, mostro un 70% menos transporte de electrones, mientras que en nortes la reducción fue del 50%. Los puntos más altos en el transporte de electrones coinciden con los puntos más altos de asimilación, cuyo caso en general, ocurrieron durante las primeras horas de la mañana, cuando el DPV y el FFF eran bajos, y conforme iban aumentando, el transporte fue disminuyendo, esto fue más notable en las temporadas de nortes y sequía. Esta disminución en el transporte se vio reflejada en las bajas tasas de A instantánea.

Uno de los mecanismos de protección empleados por las plantas para evitar el daño a los fotosistemas y por lo tanto la fotoinhibición, es disipar térmicamente, el exceso de energía, absorbida por las hojas, y al mismo tiempo lograr un equilibrio entre el transporte de electrones y el metabolismo del carbono (Tezará *et al.*, 2005). *B. pliabilis* presentó aumentos considerables en el NPQ en la temporada de sequía, seguida de la temporada de nortes (se registró disipación máxima por arriba de los 36°C), lo que indica que una mayor proporción de la energía se disipó térmicamente. Este mecanismo puede respaldar el papel protector de disipación no fotoquímica contra la fotoinhibición (Gratani & Varone, 2004), ya que los valores de  $F_v/F_m$  permanecen cercanos a 0.8 indicando que no hubo fotoinhibición en todo el año.

Los cambios estacionales en este parámetro, no reflejan un grado crítico de fotoinhibición en *B. pliabilis*, contrario a lo esperado, los valores más cercanos a 0.80 se registraron en la estación seca (donde la máxima de temperatura fue de 38°C), mientras que en las temporadas de nortes y lluvias los valores fueron más bajos (cercanos a 0.7). Esta respuesta se puede relacionar con la cantidad de luz recibida, cuando se realizaron los monitoreos.

En la temporada de sequía, la cantidad de luz promedio fue de  $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que para las temporadas de nortes y lluvias el FFF promedio fue cercano a los  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , además, en estas dos últimas temporadas los estomas permanecieron abiertos por más tiempo. La variabilidad que presenta *B. pliabilis*, teniendo como factor principal la estacionalidad, juega un rol determinante en los parámetros que responden directamente a la luz. En periodos donde las temperaturas presentan sus máximos más elevados, la disipación de calor se desempeña como un proceso de relevancia, este, como un mecanismo de protección para los fotosistemas y su relación con el metabolismo de esta especie.

Al evaluar los parámetros en el uso de agua, se observaron resultados que permiten englobar el comportamiento conservador y medido ante la pérdida de agua en esta especie. Estudios relacionados en plantas de hoja perenne en bosques estacionalmente secos, reportan valores de  $-1.6 \text{ MPa}$  prealba en la temporada de sequía (Sobrado, 1986). Estos datos sugieren, una alta resistencia en la vía de transporte de agua (Myers & Neales, 1984). Además, se han reportado, que especies tolerantes a la sequía, presentan potenciales hídricos entre  $-3$  a  $-5 \text{ MPa}$ , manteniendo sus potenciales relativamente constantes al inicio de la mañana y por la tarde, presentando valores más negativos al medio día (Tezará *et al.*, 1998). Estos resultados sugieren que *B. pliabilis* presenta una pared celular más elástica, lo que le confiere mayor capacidad de mantener la turgencia en las células, sin influir en el volumen celular (Silva & Acevedo, 1993), estos resultados se no relacionan con el CRA, debido a que, este parámetro no varió significativamente a lo largo del monitoreo, mostrando valores promedio del 80% en su CRA foliar, además que los valores de DPV fueron más bajos en temporada de lluvias, por lo que *B. pliabilis* pudo mantener sus estomas abiertos por más tiempo, y a pesar que los valores de potencial hídrico fueron de  $-2 \text{ MPa}$ , la A no se vio afectada. Lo que sugiere que esta especie presenta mecanismos estrictos de control para evitar a la pérdida de agua, y un alto control en la apertura estomática, debido a que los estomas permanecían cerrados conforme la temperatura y el DPV aumentaban, lo cual fue más evidente en las temporadas de nortes y sequía.

#### 4.1.4 ACIDEZ TITULABLE

Nuestra hipótesis, se basó en estudios anteriores realizados bajo condiciones de déficit hídrico e invernadero en *B. pliabilis*, en los cuales se reportó una acumulación significativa de ácidos orgánicos, suponiendo un comportamiento CAM-cíclico.

La actividad CAM-cíclico sugiere una adaptación metabólica reversible, en respuesta al estrés (sequía, salinidad, temperatura, entre otros.), cuando la captación de CO<sub>2</sub> vía C<sub>3</sub>, se reduce fuertemente debido al cierre estomático, por consiguiente, se reutiliza el CO<sub>2</sub> de la respiración, lo que resulta en la acumulación de ácido málico para luego ser descarboxilado al día siguiente (Harris & Martin, 1991). De esta forma, las plantas reducen la pérdida de agua durante el día, disminuyendo la transpiración, y consecuentemente aumentando los niveles intercelulares de CO<sub>2</sub>, lo que restringe la apertura estomática (Matthews *et al.*, 2017). Una herramienta que permite determinar la ruta metabólica de una especie, es la firma isotópica, se han reportado distintos rangos de δ<sup>13</sup>C, para las plantas C<sub>3</sub> se representan valores entre -20 y -35‰ y para las plantas CAM y C<sub>4</sub> rangos de -10 a -22‰ (Winter & Holtum, 2002). Uno de los estudios realizados en *B. pliabilis* se presentan rangos de δ<sup>13</sup>C de -24.98 ± 0.09 ‰ (Peniche, 2014). Silvera *et al.*, 2005, reportan una significativa acumulación de ácidos orgánicos en plantas tipo C<sub>3</sub> (<15 ΔH<sup>+</sup>), con δ<sup>13</sup>C más negativo que -22 ‰ sugiriendo un comportamiento de tipo CAM débil. En nuestro estudio se observó una acumulación de ácidos orgánicos promedio de 19 ΔH<sup>+</sup>, durante todo el año, lo que indica un comportamiento tipo CAM débil de forma permanente y no de forma ocasional, como se pensaba. Además la mayor acumulación de ácidos orgánicos ocurrió durante la noche (>30 μmol H<sup>+</sup> g<sup>-1</sup>, promedio). Por lo tanto, podríamos preguntarnos ¿cuál es papel principal de los ácidos orgánicos en el metabolismo de *B. pliabilis*?

Los ácidos orgánicos, como el ácido málico, cumplen con una gran variedad de funciones metabólicas y fisiológicas que resultan de vital importancia para las plantas. Entre las que se encuentran: un intermediario en los ciclos de Krebs y del glioxilato; proveedor simultáneo de equivalente reductores (NADP o NADPH) y carbono (en forma de CO<sub>2</sub>); para la fotosíntesis y también como fuente de energía (ATP), mediante su degradación por la vía del piruvato; como posible sensor del CO<sub>2</sub> en el canal de aniones en las células guarda, entre otros (Martínez & Calderon, 2005). Si bien, en las plantas CAM, es claramente conocido el papel de los ácidos orgánicos en el funcionamiento metabólico y fisiológico,



para el caso de las especies que basan su obtención de carbono en la vía  $C_3$ , como *B. pliabilis* aún es desconocido

Tcherkez *et al.*, 2012, mencionan que, las plantas  $C_3$  almacenan ácidos orgánicos por la noche para alimentar la síntesis de aminoácidos durante el día. Por su parte, Harris y Martin (1991) sugieren que la acidez en plantas CAM débil puede funcionar como un osmolito que ayude a plantas creciendo en suelo rocoso a extraer agua del suelo.

Por lo tanto, podemos inferir que *B. pliabilis* es una especie que presenta el metabolismo intermedio de CAM. No obstante, aún queda por responder la participación de qué tipo de ácidos orgánicos almacena y cuál o cuáles son la principal función. Los estudios genómicos y transcriptómicos, pueden ser clave para nuestra comprensión de cómo las plantas han pasado de  $C_3$  a CAM (Winter & Holtum, 2015)



## CAPÍTULO V

### CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

#### 5.1 CONCLUSIONES

*Beaucarnea pliabilis* es una especie que abarca una gran superficie de distribución en diferentes tipos de vegetación en la Península de Yucatán. Las características morfoanatómicas que presenta, como la succulencia de su tallo y cierta succulencia de sus hojas, le permiten soportar las condiciones adversas de su hábitat natural. Esta especie tiene particularidades en su metabolismo, parece una planta CAM débil. Si bien, sus estomas permanecen abiertos durante el día (como en la fotosíntesis  $C_3$ ), se destaca una acumulación significativa de ácidos orgánicos, lo que ha sugerido, la re-fijación de  $CO_2$ , derivado de la respiración durante la noche (Marton *et al.*, 1987). Este mecanismo le permite usar el  $CO_2$ , cuando los estomas se cierran para evitar la pérdida de agua. Sin embargo, es aún desconocido el o los tipos de ácidos orgánicos que acumula *B. pliabilis*. La acumulación de ácidos orgánicos ocurrió en función del ambiente, siendo que en las temporadas de sequía y nortes las que presentaron los valores más altos, lo cual coincide con las bajas tasas de asimilación (los estomas permanecieron cerrados por más tiempo). Otra de las funciones que se le han atribuido a los ácidos orgánicos, es la de favorecer la presión osmótica bajo déficit hídrico, de manera similar a la acumulación de solutos, debido a la conversión de almidón en carbohidratos simples y usarlos durante el día (Geydan & Melgarejo, 2005). Así mismo, tanto en las hojas como en el tallo, se observó la presencia de cristales en forma de rafidos y estiloides, y aunque la función de los cristales en las plantas no es del todo entendida, existen supuestos que los relacionan con procesos ecológicos, en la interacción planta/animal/ambiente, como defensa ante la herbivoría (Franceschi, 2001), y sugerido como un atributo de las plantas perennes. Además, los oxalatos también parecen desempeñar un papel importante en el control del equilibrio iónico y osmótico celular, crucial en la resistencia adaptativa de las plantas al estrés abiótico (Shields, 1950).

El comportamiento isohídrico de esta especie aunado a sus caracteres anatómicos, como el grosor de la cutícula y la epidermis en la parte adaxial y abaxial de las hojas, sugieren un rasgo adaptativo en respuesta a las condiciones ambientales, como planta ahorradora de agua, mediante el control estomático reflejado en sus bajas tasas de transpiración, así

como, de protección contra la luz intensa, evitando el sobrecalentamiento de los tejidos internos de la lámina foliar, Además, la presencia de fibras (esclereidas), puede ayudar a prevenir daños mecánicos provocados por el viento, evitando el colapso del tejido (Ázcarraga, *et al.*, 2010).

En áreas con climas estacionalmente secos, caracterizados por eventos frecuentes con alta humedad relativa del aire (niebla o rocío), la absorción de agua foliar es una estrategia importante de adquisición de agua para las plantas (Oliveira *et al.*, 2014). Estudios realizados en bromelias epífitas, pertenecientes al bosque caducifolio, las especies que presentaban una morfología foliar tipo tanque, permitió que el agua condensada en las hojas, retrasará los efectos de la sequía (Chávez-Sahagún *et.*, al 2019). *Beaucarnea pliabilis* presenta hojas en forma de roseta (tipo tanque), por lo que este fenómeno pudo favorecer la actividad fotosintética y así como, el estatus hídrico, reflejados en los datos de CRA, debido a que este parámetro no reflejó cambios significativos durante el año.

### 5.1.1 CONCLUSIONES GENERALES

*Beaucarnea pliabilis* es una especie con adaptaciones anatómicas y fisiológicas para enfrentar la sequía estacional en el ambiente semiárido del norte de la península de Yucatán.

*Beaucarnea pliabilis* solo funciona hidráulicamente y fotosintéticamente durante lluvias, manteniéndose en estasis durante nortes y secas.

*Beaucarnea pliabilis* es una CAM intermedia, lo que permite aprovechar la estación de lluvias para maximizar el crecimiento y mantener la estasis para incrementar la probabilidad de supervivencia en las otras épocas del año.

La estacionalidad reflejó un papel determinante en sus respuestas fisiológicas, parámetros como, la apertura estomática, ETR y  $F_v/F_m$ , estuvieron en función de factores como el FFF y el DPV.

Los atributos fisiológicos y anatómicos de *B. pliabilis*, le permiten hacer frente a los cambios estacionales, como la sequía, uno de ellos, es la disipación de la energía en forma calor,

como consecuencia de las elevadas temperaturas y la poca disponibilidad de agua en el aire que, aunado a sus hojas relativamente delgadas, ayudan al enfriamiento rápido, esta respuesta es conocida como una estrategia de fotoprotección.

El tallo succulento, resulto ser un órgano amortiguador de agua, que permitió solventar la apertura estomática, demostrando que esta especie logra evitar y tolerar los cambios ocasionados por las alteraciones abióticas, conservando el agua en sus células; manteniendo los procesos metabólicos estables, presentando un comportamiento isohídrico.

Así mismo, la presencia de ácidos orgánicos y cristales, sugieren una adaptación al uso de agua, favoreciendo el estatus hídrico en toda la planta.

Los estomas de tipo anfiestomático, son un rasgo distintivo que presentan todas las especies del género *Beaucarnea*, por lo que se le puede atribuir como un carácter de valor diagnóstico. Así mismo, se reporta la presencia de meristemos de engrosamiento secundario en el tallo, poco conocido en las monocotiledóneas, pero que resulta ser un carácter distintivo en la adaptación a la sequía.

En esfuerzos de manutención de la especie exsitu se debe considerar que estas plantas son de más lento crecimiento por ser CAM, que su tasa alta de crecimiento es lluvias, donde se debe fomentar riego periódico y fertilización y se debe mantener viva durante secas y nortes.

## **5.2 PERSPECTIVAS DE ESTUDIO**

Nuestro estudio aporta información relevante al conocimiento fisiológico de *B. pliabilis* como planta resistente a la sequía así como, los mecanismos de respuesta que permiten su supervivencia como planta de hábito perenne. Esta Información contribuye al mejor manejo y aprovechamiento de esta especie que permitan su conservación. Aún queda cubrir otros aspectos referentes a su metabolismo, como la presencia de un metabolismo intermedio de CAM, así como identificar qué tipo de ácidos orgánicos son los que almacena y entender su principal función, por lo que estudios de determinación, como la cromatografía, aunado a estudios genómicos, pueden lograr un mejor entendimiento en el comportamiento fisiológico de esta especie.



**BIBLIOGRAFÍA**

Acevedo, E. (2003). Resistance to abiotic stresses. *Plant Breeding: Principles and prospect. Function plant Biology*, 15, 406-418.

Álvarez, A. (1990). El complejo estomático en la familia Agavaceae II. Epidermis adulta. *Feddes Repertorium*, 101, 113–114.

Álvarez, A. (1990). El complejo estomático en la familia Agavaceae II. Epidermis adulta. *Feddes Repertorium*, 101, 113–114.

Aranda, I. Ramírez-Valiente, J. Rodríguez-Calcerrada, J. (2014). Características funcionales que influyen en la respuesta a la sequía de las especies del género *Quercus*: variación inter- e intra-específica. *Ecosistemas, Revista Científica De Ecología y Medio Ambiente*, 23:27-36.

Argentel, L. González, C. Aguilera, R. (2006). Comportamiento del contenido relativo de agua y la concentración de pigmentos fotosintéticos de variedades de trigo cultivadas en condiciones de salinidad. *Cultivos tropicales*, 3, 49-53.

Ashraf, M. Harris P. J. C. (2013). Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*, 51, 163.

Azcárraga M. Jacquez M. Bonfil A. Sandoval E. (2010). Atlas de Anatomía Vegetal. Cuautitlán Izcalli, Estado de México: D. R. Universidad Nacional Autónoma de México.

Azcárraga M. Jacquez M. Bonfil A. Sandoval E. (2010). Atlas de Anatomía Vegetal. Cuautitlán Izcalli, Estado de México: D. R. Universidad Nacional Autónoma de México.

Azcárraga M. Jacquez M. Bonfil A. Sandoval E. (2010). Atlas de Anatomía Vegetal. Cuautitlán Izcalli, Estado de México: D. R. Universidad Nacional Autónoma de México.

Baker Neil R. (2008). Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. *Plant Biol. The anual Review of Plant Biology*. 5:89-113.

Bobich E. North G. (2008). Structural implications of succulence: architecture, anatomy, and mechanics of photosynthetic stem succulents, pachycauls, and leaf succulents. *ResearchGate*, 1, pp.3-37

Borchert, R, Pockman, W. (2005) Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. *Tree Physiology* 25:457–466.

Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75:1437.

Chapin III, F. Matson, P. Harold, Mooney, A. (2002). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York, Inc.: Springer.

Chapotin, S. M., Razanameharizaka, J. H., y Holbrook, N. M. (2006a). Water relations of baobab trees (*Adansonia* spp. L.) during the rainy season: does stem water buffer daily water deficits? *Plant, cell & environment*, 29, 1021-1032.

Chávez-Sahagún, E. Andrade, J. Zotz, G. Reyes-García, C. (2019). Dew Can Prolong Photosynthesis and Water Status During Drought in Some Epiphytic Bromeliads From a Seasonally Dry Tropical Forest. *Tropical Conservation Science*, 12, pp.1-11.

Cockburn W (1985) Variation in photosynthetic acid metabolism in vascular plants: CAM and related phenomena. *New Phytol* 101: 3-24.

Cushman JC. 2001. Crassulacean acid metabolism. A plastic photosynthetic adaptation to arid environments. *Plant Physiology* 127:1430-1448.

Deleu, C. Niogret, M. Larher, F. (1999). Three new osmotic stress-regulated cDNAs identified by differential display polymerase chain reaction in rapeseed leaf discs. *Plant Cell and Environment*, 22, 979-988.

Díaz, P., Borsani, O., & Monza, J., (1999). Acumulación de prolina en plantas en respuesta al estrés osmótico. *Agrociencia*, Vol. III, 1-10.

Durán R., Trejo-Torres J.C. e Ibarra Manríquez G. (1998). Endemic phytotaxa of the Peninsula of Yucatan. *Harvard Papers in Botany*, 3(2), 263-314.



Dutta, S., Mohanty, S., Tripathy, B.C.: Role of temperatura stress on chloroplast biogenesis and protein import in pea. *Plant Physiol.* 150: 1050-1061, 2009.

Eamus D. Cole S. (1997) Diurnal and seasonal comparisons of assimilation, phyllode conductance and wáter potential of three *Acacia* and one *Eucalyptus* species in the wet-dry tropics of Australia. *Australian Journal of Botany* 45, 275-290.

Eamus., D. (1999). Ecophysiological features of deciduous and perennial woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology & Evolution*, 14,11-16.

Efeoglu, B., Terzioglu, S. (2009). Photosynthetic responses of two wheat varieties to high temperature. *EurAsia J. BioSci.* 3: 97-106.

Esau, K. (1985). Anatomía vegetal. Barcelona: Ediciones Omega, S.A.

Espadas, C., Orellana R. Y Reyes, C. (2017). El Género *Beaucarnea*: ¿Cuántas Patas Tiene El Elefante? *Herbario CiCY*, 9, 105-109.

Farquhar, G. Caemmerer, S. Berry, J. (1980). A Biochemical Model of Photosynthetic CO<sub>2</sub> Assimilation in Leaves of C<sub>3</sub> Species. *Springer*, 149, 78-90.

Franceschi V (2001) Calcium oxalate in plants. *Trends Plant Science* 6: 331.

Franceschi V R y Horner H T (1980) Calcium oxalate crystals in plants. *Bot Rev* 46: 361-427.

Francisco-Francisco N. Hermila Trinidad García-Osunas, Adalberto Benavides-Mendoza, Agustín Hernández-Juárez y Francisca Ramírez Godina. (2016). Morphology and leaf anatomy of *Dasyllirion cedrosanum* at different stages of development. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 7, pp. 1679-1687.

Franco, A. (1998). Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology*, 136, 69-76.

Gariglio, N.F.; Pilatti, R.A.; Fonfría, M.A. (2007). Requerimientos ecofisiológicos de los árboles frutales. En: Sozzi, G.O. (ed.). *Árboles frutales. Ecofisiología, cultivo y*

aprovechamiento. Editorial Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires (Argentina). 41-82.

Geydan, T.D., y L.M. Melgarejo, 2005. "Metabolismo ácido de las crasuláceas". Acta Biológica Colombiana, 10: 3-15.

Gibson, A. (1996). Relations of warm desert plants. Los Angeles, CA, USA: Springer.

González Moreno, Hugo Perales Vela, Martha O Salcedo Álvarez. (2008). La fluorescencia de la clorofila a como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. Redalyc.org, Vol.4, 10.

Gratani, L. Varone, L. (2004). Adaptive photosynthetic strategies of the Mediterranean maquis species according to their origin. PHOTOSYNTHETICA, 42, 551-558.

Harris, F. Martin, C. (1991). Correlation between CAM-Cycling and Photosynthetic Gas Exchange in Five Species of *Talinum* (Portulacaceae). Plant Physiology, Vol. 96, 1118-1124.

Heinrich, G. Winter, K. Krause, B. Virgo, A. (2014). Light-stimulated heat tolerance in leaves of two neotropical tree species, *Ficus insipida* and *Calophyllum longifolium*. Functional Plant Biology, 42, pp. 42-51.

Hernandez, L. (1993a). Cladistic análisis of the american genera of Asparagales and the systematic study of *Beaucarnea* (Nolinaceae) and *Hemiphyllacus* (Hyacinthaceae). Ph.D. Dissertation. The University of Texas at Austin, Austin, Texas.

Hernández, L. (1993b). *Beaucarnea* ¿Un género amenazado? Cactáceas y Suculentas de México. 38: pp 11-14.

Hernández, L. (2001). *Beaucarnea sanctomariana* (Nolinaceae), a new micro endemic species of ponytail palm from the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca, Mexico. Novon 11 (1), 50-53.

Hernández, L. M. L. Osorio, R. Orellana, M. Martínez y G. Malda. (2012). Proyecto de Red de Patas de Elefante. Informes a SINAREFI. Querétaro, Qro.

Hernández-Sandoval, M. Martínez, L., H. A. Castillo-Gómez, M. L. Osorio-Rosales, A. Contreras-Hernández, A. Félix, R. Orellana, C. Espadas, L. Romero, M. Pérez-Farrera, C. Ruiz, y S. Hernández. (2011). Colecta, caracterización, conservación y uso de las *Beaucarnea* (ORN-PTA 10). Informe final. SINAREFI, UAQ. Querétaro, Qro.

Heyduk k., Burrell N., Falak L., y Leebens-Mack J. (2015). Gas exchange and leaf anatomy of a C<sub>3</sub>-CAM hybrid, *Yucca gloriosa* (Asparagaceae). *Journal of Experimental Botany*, Vol. 67, 5.

Holbrook N.M. y Sinclair T.R. (1992). Water balance in the arborescent palm, *Sabal palmetto*. II. Transpiration and water storage. *Plant, Cell & Environment*. 15, 401-409.

Holroyd, G. H.; Heltherington, A. M. and Gray, J. E. (2002). A role for the cuticular waxes in the environmental control of stomatal development. *New Phytologist*. 153:433-439.

Horner, H. (2012). The peperomia leaf cell wall interface between the multiple hypodermis and the photosynthetic layer containing crystals shows unusual well fields. *Annal of Botany*, 7, pp 1307.

Horton, P. Bowyer, JR. (1990) Chlorophyll fluorescence transientes. *Biochemistry*. London: Academic Press, 259-296.

Infante, A. Salas, J. Aldana, J. (2008). Gas exchange and water relationship in two species from a xerophytic environment in the venezuelan Andes. *Function Plant Biology*, 150, 79-90.

Islebe G., Calmé S., Cortes J y Schmook B. (2015). *Physiological Ecology of Vascular Plants*. in *Biodiversity and Conservation of the Yucatán Península* (97-129). Suiza: Springer.

Jura-Morawiec, J. Tulik, M. Lqbal M. (2015). Lateral meristems responsible for the secondary growth of monocots: a state of the art survey. *Springer*, 81, pp 150-161.

Jura-Morawiec, J. Tulik, M. Lqbal M. (2015). Lateral meristems responsible for the secondary growth of monocots: a state of the art survey. *Springer*, 81, pp 150-161.

Jura-Morawiec. (2015). Formation of amphivasal vascular bundles in *Dracaena draco* stem in relation to rate of cambial activity. Springer Link, 29, pp 1493-1499.

Kluege M. Ting IP. 1978. Crassulacean acid metabolism: Analysis of an ecological adaptation. Berlín: Springer-Verlag.

Knight, B. W. and Robert, A. W. (1994). Palisade Mesophyll cell expansion during leaf development in *Zinnia elegans* (Asteraceae). American Journal of Botany. 81:609-615.

Kuo-Huang, L. Ku, M. Franceschi, R. (2006). Correlations between calcium oxalate crystals and photosynthetic activities in palisade cells of shadeadapted *Peperomia glabella*. Botanical studies, 48, pp 155-164.

Lambers, H., F.S. Chapin III y T.L. Pons (1998). Plant physiological ecology. Springer-Verlag. Nueva York, E.U.A.

Lawlor, D. (2002). Limitation to Photosynthesis in Water-stressed Leaves: Stomata vs. Metabolism and the Role of ATP. Annals of Botany, 89, 871-885.

Lawlor, D. Cornic G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. Plant Physiology, 36, 405-410.

Taiz, L., Zeiger, E. (2006). Plant Physiology, 4th Edition. Estados Unidos de America: Sinauer Associates, Inc.

Martin Craig E., Michael Higley, And Wei-Zhong Wang. (1987). Ecophysiological Significance of CO<sub>2</sub>-Recycling via Crassulacean Acid Metabolism in *Talinum calycinum* Engelm. (Portulacaceae). Plant Physiology, 86, 562-568.

Martínez, J. Calderon, J. (2005). La función y transporte del ácido L-Málico en plantas: un dicarboxílico estrella. Revista de Educación Bioquímica, 24, 39-46.

Martínez, M. Hernández-Sandoval L. Carrillo L. (2014). Foliar anatomy of *Beaucarnea Lemaire* (Nolinaceae). Springer-Verlag, 1, pp 1-10

Matthews, J. Silvere, R. Lawson, T. (2017). Diurnal Variation in Gas Exchange: The Balance between Carbon Fixation and Water Loss. Plant Physiology, 174, 614-623.

Mauseth, J. (2004). Cacti and other succulents: stem anatomy of "other succulent" has little in common with that of cacti. *Cactus and Succulent Society*, 22, pp. 131-140.

Mazen A and Maghraby O. (1998) Accumulation of Cadmium, lead and Strontium and a role of calcium oxalate in water hyacinth tolerance. *Biol Plantarum* 40: 411-417.

McClendon, J. F. (1908). On xerophytic adaptations of leaf structure in Yucas, Agaves and Nolinias. *The American Naturalist*. 42, 308-316.

Medina, E. & Francisco, M. (1994). Photosynthesis and water relations of savanna tree species that differ in foliar phenology. *Tree Physiology*, 14, 1367-1382.

Megias, M. Molist P. Pombal, A. (2018). Órganos vegetales, Tallo. Facultad de Biología. Universidad de Vigo: Atlas de Histología vegetal y animal.

Meinzer, F. Goldstein, G. Holbrook, M. Jackson, P. Caveiler, J. (1993). Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. *Plant, Cell & Environment*, 16, 429-436.

Mencuccini, M. (2003). The ecological significance of long-distance water transport: short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant Cell Environment*, 26, pp. 163-182.7

Munne-Bosch S., Nogue S., And Alegre L., (1999). Diurnal variations of photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions. *New Phytol*, 144, 109-119.

Myers BA, Neales TF. (1984) Seasonal changes in the water relations of *Eucalyptus behriana* F. Muell. and *E. microcarpa* (Maiden) in the field. *Aust J Bot* 32, 495-510

Nobel P. (2009). *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. California, Los Angeles, USA: Fourth edition.

Oliveira, R.S., Eller, C.B., Bittencourt, P.R.L., Mulligan, M., (2014). The hydroclimatic and ecophysiological basis of cloud forest distributions under current and projected climates. *Ann. Bot.* 113, 909–920.

Parkrust, D. F. (1978). The adaptative significance of stomata occurrence on one or both surfaces of leaves. *Journal of Ecology* 66:367-383

Peniche, S. (2016). Respuestas fisiológicas a la sequía y determinación de la ruta metabólica fotosintética de tres especies del género *Beaucarnea* Lem. Tesis de Licenciatura. Centro de Investigación Científica de Yucatán. México. pp. 86.

Prychid, C. Rudall P. (1999). Calcium Oxalate Crystals in Monocotyledons: A Review of their Structure and Systematics. *Annals of Botany*, 84, pp 725-739.

Reda, F., Mandoura, H.M.H.: Response of enzymes activities, photosynthetic pigments, proline to low or high temperatura stressed wheat plant (*Triticum aestivum* L.) in the presence or absence of exogenous proline or cysteine. – *Int. J. Acad. Res.* 3: 108-115, 2011.

Ristic, Z., Bukovnik, U., Momčilović, L. (2008). Heat-induced accumulation of chloroplast protein synthesis elongation factor, EF-Tu, in winter wheat. – *J. Plant Physiol.* 165: 192-202.

Rojas, V. (2008). Reconstrucción filogenética del clado *Beaucarnea-Calibanus* (RUSCACEAE) basada en secuencias ITS del nrDNA y un estudio M.E.B. (Tesis de Licenciatura). Universidad Autónoma de México (UNAM), México.

Rotondi A. Rossi, F. Asunis, C. Cesaraccio C. (2003). Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. *Journal of Mediterranean Ecology*, 4, pp 25-35.

Rudall P. (1999). *Anatomy of flowering plants. An introduction to structure and development.* New York U.S.A.: Cambridge University Press.

Rzedowski J. (1987). *Vegetación de México.* Editorial Limusa, México.

Salisbury, F.; Ross, C. 2000. *Fisiología de las plantas.* Vol. 1. Paraninfo-Thomson Learning (Madrid).305.

Sánchez-Díaz, M.; Aguirreolea, J. 2008. Transpiración y control estomático. En: Azcón-Bieto, J.; Talón, M. (Eds.). *Fundamentos de fisiología vegetal.* McGraw-Hill Interamericana de España (Madrid). 41-56.

Schwinning S., Starr B., Ehleringer J. (2003). Dominant cold desert plants do not partition warm season precipitation by event size. *Ecosystems ecology*, 136, 252-260.

SEMARNAT. (2010). Norma Oficial Mexicana. NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestre-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario oficial de la federación: 1-78.

Shields, L.M. 1950 Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *The Botanical Review* vol. XVI N.8: 306-447.

Silva, H. Acevedo, E. (1993). Relaciones hídricas de *Atriplex repanda* Phil., a dos niveles de disponibilidad de agua. *Revista chilena de Historia Natural*, 66, 467-477.

Silvera, A. Santiago, L. Winter, K. (2005). Distribution of crassulacean acid metabolism in orchids of Panama: evidence of selection for weak and strong modes. *Functional Plant Biology*, 32, 397-407.

Slot, M. García M. Winter, K. (2016). Temperature response of CO<sub>2</sub> exchange in three tropical tree species. *Functional Plant Biology*, 43,468-478.

Smith, D. Terry, L. Park, S. (1983). Eeophysiology of *Yucca brevifolia*, an arborescent monocot of the Mojave Desert. *Oecologia*, 60, 10-17.

Sobrado, M. (1986). Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecología*, 68, 413-416.

Solano, E. Terrazas, T. Reyes-Rivera, J. Serrano-Casas, H. (2017). Anatomía comparativa de raíz, tallo, hoja y base del pedúnculo de *Manfreda* (Asparagaceae: Agavoideae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, pp 889-911.

Stevenson D. (1980). Radial Growth In *Beaucarnea recurvata*. *American Journal Botany*, 4, pp 476-489.

Taiz, L. & Zeiger, E. (2006). Fisiología vegetal. Sunderland, U.S.A.: Universitat-Jaume.

Tardieu, F., Simonneau, T. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modeling isohydric and anisohydric behaviors. *Journal of Experimental Botany* 49:419–432.

Tcherkez, G. Boex-Fontvieille, E. Mahé, A. Hodges, M. (2012). Respiratory carbon fluxes in leaves. *Plant Biology*, 15, 308-314.

Tezara, W. Fernández, M. Donoso, C. Herrera, A. (1998). Seasonal changes in photosynthesis and stomatal conductance of five plant species from a semiarid ecosystem. *PHOTOSYNTHETICA*, 35,399-410.

Tezará, W. Marín, O. Rengifo, E. Martínez, D. Herrera, A. (2005). Photosynthesis and photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought. *PHOTOSYNTHETICA*, 43, 37-45.

Trejo, I. (1999). El clima de la selva baja caducifolia en México. *Redalyc*, 039, 40-52.

Trewavas A. (2003). Aspects of Plant Intelligence. *Annals of Botany* 92, 1-20.

Tyree, M.T., Zimmermann, M.H., 2002. Xylem structure and the ascent of sap. In: Tyree, M.T. (Ed.), *Springer Series in Wood Science*, second ed. Springer-Verlag, Berlin pp 283

Valladares, F, Aranda, I. (2004). La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. *ResearchGate*, 25, pp.1-37.

Winter K, Holtum J. (2002) How closely do the  $\delta^{13}\text{C}$  values of crassulacean acid metabolism plants reflect the proportion of  $\text{CO}_2$  fixed during day and night? *Plant Physiology* 129, 1843–1851.

Winter K. and Joseph A. M. Holtum. (2015). Cryptic crassulacean acid metabolism (CAM) in *Jatropha curcas*. *Functional Plant Biology*, 19, 250-258.