



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

UNIDAD IZTAPALAPA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

**“VARIACIÓN EN LA INTERCEPCIÓN DE RADIACIÓN FOTOSINTÉTICAMENTE
ACTIVA Y SU RELACIÓN CON LA ORIENTACIÓN PREFERENCIAL DE FRUTOS EN
MYRTILLOCACTUS GEOMETRIZANS”**

TESIS QUE PRESENTA

ARIZBE PONCE BAUTISTA

MATRÍCULA: 2133801664

objetoencontrado@gmail.com

PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

COMITÉ TUTORAL

DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA (CO-DIRECTOR INTERNO)

DR. JOEL DAVID FLORES RIVAS (CO-DIRECTOR EXTERNO)

DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO (ASESOR)

JURADO

DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA (PRESIDENTE)

DR. JOEL DAVID FLORES RIVAS (SECRETARIO)

DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO (VOCAL)

DR. FRANCISCO ELIZANDRO MOLINA FREANER
(VOCAL)

DRA. CLAUDIA GONZÁLEZ SALVATIERRA (VOCAL)

IZTAPALAPA, CIUDAD DE MÉXICO, 14 DE SEPTIEMBRE DEL 2023

El Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONAHCyT y además cuenta con apoyo del mismo Consejo, con el convenio PFP-20-93.

Créditos institucionales

La autora agradece al Consejo Nacional de Humanidades Ciencia y Tecnología (CONAHCyT) por la beca otorgada para sus estudios de doctorado, con el número de registro 250309. Este trabajo fue realizado con financiamiento de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa (143.05.27).

El presente trabajo fue realizado en los laboratorios de Ecología de Zonas Áridas del departamento de Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana unidad Iztapalapa y en el de Ecología y Cambio Global de la división de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

El jurado designado por la Comisión Académica del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana aprobó la tesis que presentó:

Arizbe Ponce Bautista

Ciudad de México, 14 de septiembre de 2023.

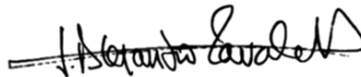
JURADO:



Dr. Pedro Luis Valverde Padilla
PRESIDENTE



Dr. Joel David Flores Rivas
SECRETARIO



Dr. José Alejandro Zavala Hurtado
VOCAL



Dr. Francisco Elizandro Molina Freaner
VOCAL



Dra. Claudia González Salvatierra
VOCAL

Yú'uku	Soy
Yú'uku ñú'u	Soy el fuego
Yú'uku kíssi	Soy olla
Yú'uku savi	Soy lluvia
Yú'uku kachí	Soy algodón
Yú'uku ita yuku	Soy flor silvestre
Yú'uku ve'e ñu'u	Soy templo sagrado
Yú'uku se'ena zi'eyo	Soy hija de los dioses
Yú'uku xító'o	Soy ritual
Yú'ukuña se'e sana ñuu savi	Soy la hija de la lluvia
Ta íí kíí na kuíí	El día que me vaya
Tachíí numíndíayu'u	El viento me abrazará
Ta kíí ka nduíí ñu'ú	Y ese día me volveré tierra

Ofelia Pineda Ortiz

DEDICATORIA

A la fuerza más grande del universo (cualquiera que sea su nombre) por obsequiarme la oportunidad de reflexionar, apreciar y obtener el impulso necesario para seguir el camino que se me ha trazado.

A Ana (Candi) porque tu ausencia es el mayor dolor que nunca imaginé que podía sentir, de ti recibí cada día el amor más grande que alguien puede dar, ese que jamás nadie me podrá obsequiar. Gracias por tu infinito amor, tu paciencia cuando actúe de manera errónea, por tus bondadosas oraciones que me protegían y por mostrarme el difícil camino de regreso a través de mis sueños. Sigues siendo mi luz y mi guía, y aunque una parte de mi se fue contigo, vives en mis recuerdos y mi corazón. Hoy y siempre te amo mami.

A mi papi Don Max por ser fortaleza y el pilar que me ha mantenido en pie, por respetar y apoyar cada decisión que he tomado desde que era una niña, agradezco cada una de las situaciones que hemos pasado, porque al final siempre son lecciones de vida. Te amo papá.

A mis hermanos gatutinos: Vicente (Bocho), Isrrael (Chumpi), Gabino (Kissifur) y Guadalupe (LaLupe) de ustedes he recibido TODO, les debo prácticamente lo que soy, aún no existe la palabra que pueda definir lo que significan para mí, les agradezco profundamente su apoyo y su amor, espero poder retribuírselos en algún momento. Los amo infinito.

A Soren-saurus: Tu presencia es luz en mi vida, eres lo valioso y preciado que he tenido la fortuna de ver crecer. Gracias por todo tu hermoso ser.

A mis preciados sobrinos: David, A. Aioria y Diego por regalarme sus sonrisas espontáneas y sinceras, por ser alegría en días tristes.

Al hombre que me enseñó a mirar la vida a través de mis raíces, gracias por tu apoyo incondicional en momentos difíciles, por estar conmigo cada vez que me derrumbaba. Hemos compartido días de reflexión y de diversión, me has ayudado a conocerme mejor; das calma a mi corazón. Gracias Luis Alberto (Sr. Tlacuache) por los sentimientos que compartes conmigo hasta hoy.

A Tora: por nunca dejarme sola en las eternas noches del 2018.

A mis 24 espíritus protectores, en particular: Ikishi y Ookami.

A mis enviados del cielo: Zarina, Yeyetsi, Naran y Milo.

Agradecimientos institucionales

A la Universidad Autónoma Metropolitana – Iztapalapa de quien he recibido mi formación académica de base y posteriormente ser parte de sus alumnos de doctorado, en esta institución he conocido profesores y amistades valiosas que forman parte de lo que soy.

Al Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica A.C. (IPICyT) por las facilidades otorgadas para las salidas a campo y posterior análisis de muestras en el laboratorio de Ecología y Cambio Ambiental Global de la división de Ciencias Ambientales.

A las Reservas de la Biosfera Tehuacán – Cuicatlán y Barranca de Metztitlán, al igual que al municipio de La Mantequilla en San Luis Potosí por las facilidades otorgadas para la elaboración del trabajo de campo.

A mi director de tesis el Dr. Pedro Luis Valverde Padilla por aceptarme como su alumna, por su apoyo constante en todos los aspectos durante este periodo y por su infinita paciencia ante mis circunstancias.

A mi codirector el Dr. Joel David Flores Rivas por toda la atención y apoyo que recibí en el trabajo de campo y mi estancia durante el trabajo de campo y de gabinete en San Luis Potosí.

A mi asesor el Dr. José Alejandro Zavala Hurtado por su amabilidad y disposición para “adoptarme” como parte de sus alumnos.

A los profesores Gerardo López Ortega, Marco Aurelio Pérez Hernández y Fernando Vite por su valioso apoyo en el trabajo en campo, sus interesantes, divertidas y siempre

controversiales pláticas sobre infinidad de temas, fue una etapa de aprendizaje y diversión junto a ustedes, les agradezco sus atenciones.

A las doctoras Laura Yáñez Espinosa y Claudia González Salvatierra por su disposición y gentileza al acceder a formar parte de mi comité evaluador, les agradezco sus valiosas observaciones y retribuciones a la tesis.

A los doctores Francisco Elizandro Molina Frenner y Hugo Magdaleno Ramírez Tobias por su amabilidad y disponibilidad al aceptar ser parte de mi jurado, por sus importantes comentarios y aportaciones a este manuscrito.

Al M. en C. Juan Pablo Rodas por su amabilidad y ayuda en el trabajo de laboratorio.

Al Sr. Pedro Miranda “Peter” por todo su apoyo y disposición en el trabajo de campo.

A Luis Alberto Bernal Ramírez por su valiosa ayuda en el trabajo de campo y la elaboración del mapa.

A Reyes Manuel Pérez Sánchez por su apoyo en el trabajo de campo en San Luis Potosí.

A mis compañeros Sandra Aracely Aguilar García y Leonardo Paz Herrera (QEPD) por su apoyo en el trabajo de campo.

Agradecimientos personales

A mi familia Ponce Bautista por el amor que nos ha mantenido unidos en cualquier circunstancia.

A mis ti@s Felipe y Dulce por su cariño y atenciones, a mi prima casi hermana Adriana Ponce por quererme y apoyarme tal cual soy.

A la familia Bernal Ramírez por acogerme y hacerme amablemente parte de ella; a Jade Quetzalli por la amable convivencia que tenemos desde que llegue a su vida.

A Joel Flores porque tu representas todo lo que yo admiro en una persona, por tu amabilidad y tus palabras de aliento, por confiar en mí y no solo ser mi mentor académico sino mi amigo.

A Pedro Luis Valverde por su comprensión, muestras de apoyo e infinita paciencia ante mi tardía disposición para concluir este proyecto, gracias profe.

A Alejandro Zavala que me ha brindado su apoyo moral y académico desde que tengo la fortuna de conocerlo.

A Gerardo López con quien siempre puedo compartir gustos por la lectura y platicas amenas.

A Marco Aurelio Pérez con quien compartí “oficina” durante el doctorado y pasaba ratos muy divertidos con su humor tan característico.

A la maestra Ceci Jiménez por mostrarme el camino y “presentarme” a la familia Cactaceae.

A la profesora Mari Carmen por sus atenciones y amabilidad hacia mi persona desde que fui su alumna en la licenciatura.

A Claudia González siempre dispuesta a asesorarme y auxiliarme cuando lo necesitaba a pesar de la distancia.

A mis amig@s y compañer@s de laboratorio Esperanza Córdoba (Perita), Monserrat Jiménez (Mons), y Luis Alberto (Luisillo) por las interminables horas de trabajo, risas y ocurrencias, también por regalarme su preciado tiempo para escucharme y consolarme, que la vida les obsequie bendiciones siempre.

A los +Rucosquechavos+1: Teresa de Jesús (Teresita), Monserrat Ovando (María), Karen Mariana (Zin Zun Zan), Lorena Elisa (Loreli), Octavio Saucedo (Vato) y Omar Daniel (Dany) con quienes he pasado geniales momentos académicos y personales, agradezco a cada uno de ustedes su presencia y sus muestras de afecto, así como su apoyo emocional. Con ustedes aprendí lo que es tener amigos en las buenas y en las muy malas, los amo. A Ulises Robles por su apoyo y amistad desde la distancia.

A la chilanga banda: Evelyne Jocelyne Marlene mi hermana por elección, gracias por tu eterna amistad a pesar de la lejanía, te quiero hartito, a Reyes por el apoyo y amistad de muchos años, a mis mejores amig@s Javier Campos y Claudia Núñez por el cariño y amor que nos ha mantenido unidos durante 23 años, a Sandra Calzada, Guadalupe Jiménez y Claudia García por el cariño y confidencialidad desde tiempos universitarios, Eduardo JS por tu presencia siempre. A José Luis (Chepe) y Oscar G. hasta el lugar a donde todos hemos de llegar.

Declaración de originalidad

La que suscribe Arizbe Ponce Bautista, alumna del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa y autora de la tesis titulada: **“Variación en la intercepción de Radiación Fotosintéticamente Activa y su relación con la orientación preferencial de frutos en *Myrtillocactus geometrizans*”**.

Declaro que:

1. La tesis que presento ante el Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, para lo obtención del grado de Doctora es de mi autoría y original creación, producto del resultado de mi trabajo de investigación personal e individual; el cual cuenta con las correspondientes citas textuales del material bibliográfico utilizado y con el debido otorgamiento de los créditos autorales.
2. En la tesis no he reproducido párrafos completos; ilustraciones, fotografías, diagramas, cuadros y tablas, sin otorgamiento del crédito autoral y/o fuente correspondiente.
3. En consecuencia, relevo de toda responsabilidad a la Universidad Autónoma Metropolitana de cualquier demanda o reclamación que llegara a formular alguna persona física o moral que se considere con derecho sobre la tesis o idónea comunicación de resultados, respondiendo por la autoría y originalidad de la misma, asumiendo todas las consecuencias económicas y jurídicas si ésta no fuese de mi creación.

La presente declaración de originalidad se firma en la Ciudad de México el 14 de septiembre del 2023.

Atentamente



Arizbe Ponce Bautista

Carta de Cesión de Derechos

En la Ciudad de México, el día 14 de septiembre del año 2023, quien suscribe Arizbe Ponce Bautista, alumna del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, manifiesta que es autora intelectual de la tesis titulada **“Variación en la intercepción de Radiación Fotosintéticamente Activa y su relación con la orientación preferencial de frutos en *Myrtillocactus geometrizans*”**, bajo la dirección del Comité Tutorial conformado por el Dr. Pedro Luis Valverde Padilla, Dr. Joel David Flores Rivas y del Dr. José Alejandro Zavala Hurtado, cede los derechos del trabajo de tesis a la Universidad Autónoma Metropolitana para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin permiso expreso de la autora o del Comité Tutorial del trabajo. Con el fin de solicitar autorización, los usuarios podrán escribir al correo electrónico objetoencontrado@gmail.com; si el permiso es otorgado, el usuario deberá dar el seguimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.



Arizbe Ponce Bautista
2133801664

INDICE GENERAL

Declaración de originalidad ♦ **I**

Carta de cesión de derechos ♦ **II**

Índice general ♦ **III**

Índice de tablas ♦ **VII**

Índice de figuras ♦ **VIII**

Resumen ♦ **1**

Abstract ♦ **2**

1. Introducción

1.1 Radiación Fotosintéticamente Activa y fotosíntesis ♦ 3

1.2 El Metabolismo ácido de las crasuláceas ♦ 6

1.3 Importancia de la orientación de estructuras reproductivas en plantas ♦ 9

1.4 La orientación preferencial de estructuras reproductivas y vegetativas en cactáceas ♦ 10

1.5 Influencia de la RFA en la orientación preferencial de estructuras reproductivas y vegetativas en cactáceas ♦ 14

1.6 Efectos del sombreado natural en ambientes xéricos ♦ 20

2. Hipótesis ♦ 23

3. Objetivos ♦ 24

4. Métodos

4.1 Sitios de estudio ♦ 25

4.1.1 “La Mantequilla”, San Luis Potosí ♦ 26

4.1.2 “La Casita”, Metztitlán, Hidalgo ♦ 27

4.1.3 “Barranca del Conejo” Zapotitlán Salinas, Puebla ♦ 27

4.2 Especie de estudio ♦ 27

4.3 Orientación de los frutos ♦ 29

4.4 Intercepción de Radiación Fotosintéticamente Activa, Acumulación Nocturna de Ácidos y producción de frutos en costillas con distinta orientación

4.4.1 Medición de RFA, cuantificación de NAA y contabilización de frutos ♦ 31

4.4.2 Influencia de la orientación de las costillas en la intercepción de RFA y su efecto en la producción de frutos ♦ 33

4.4.3 Efecto de la RFA total diaria sobre la acumulación nocturna de ácidos (NAA) y la producción de frutos ♦ 33

4.4.4 Mediciones de fluorescencia de la clorofila y parámetros relacionados con la eficiencia fotosintética (Φ PSII, NPQ y ETR) ♦ 34

4.5 Evaluación de la RFA y producción de frutos de *M. geometrizans* expuestos a radiación solar directa y bajo sombra natural ♦ 35

5. Resultados

5.1 Orientación de los frutos ♦ 37

5.2 Intercepción de Radiación Fotosintéticamente Activa, Acumulación Nocturna de Ácidos y producción de frutos en costillas con distinta orientación ♦ 40

5.3 Rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ PSII), disipación de calor no fotoquímico (NPQ) y transporte efectivo de electrones (ETR) en costillas con distinta orientación en tres poblaciones de *M. geometrizans*

5.3.1 Comportamiento del rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ PSII) en costillas con diferente orientación de cada localidad ♦ 44

5.3.2 Diferencias entre los valores de la tasa de transporte de electrones en costillas con distinta orientación ♦ 46

5.3.3 Comportamiento de los valores de disipación de calor no fotoquímico (NPQ) en costillas con diferente orientación de cada población ♦ 48

5.4 Intercepción de Radiación Fotosintéticamente Activa y producción de frutos en ramas de *M. geometrizans* expuestas a radiación solar directa y bajo sombra natural ♦ 54

6. Discusión

6.1 Orientación de los frutos ♦ 59

6.2 Intercepción de Radiación Fotosintéticamente Activa, Acumulación Nocturna de Ácidos y producción de frutos en costillas con distinta orientación ♦ 60

6.3 Rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ PSII), disipación de calor no fotoquímico (NPQ) y transporte efectivo de electrones (ETR) en costillas con distinta orientación en tres poblaciones de *M. geometrizans* ♦ 63

6.4 Intercepción de Radiación Fotosintéticamente Activa y producción de frutos en ramas de *M. geometrizans* expuestas a radiación solar directa y bajo sombra natural ♦ 69

7. Conclusiones ♦ 72

8. Perspectivas ♦ 74

9. Literatura citada ♦ 75

10. Anexo

10.1 Artículo publicado como parte del proyecto de la tesis doctoral.

Ponce-Bautista, A., Valverde, P. L., Flores, J., Zavala-Hurtado, A., Vite, F., López-Ortega, G., y Pérez-Hernández, M. A. 2017. Photosynthetically active radiation and carbon gain drives the southern orientation of *Myrtillocactus geometrizans* fruits. *Plant Biology*, 19(2): 279-285. ♦ 92

Índice de tablas

Tabla 1. Resultados de la estadística circular para la orientación de los frutos en tres poblaciones de *Myrtillocactus geometrizans* en tres fechas distintas. α = media angular, κ = parámetro de concentración, DE_{circular} = desviación estándar circular, EE_{circular} = error estándar circular de α , I.C. 95% = intervalo de confianza de 95% para α . ♦ **38**

Tabla 2. Medias (\pm EE) de los cambios en el rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ PSII) en costillas con distinta orientación de *Myrtillocactus geometrizans* en tres poblaciones. ♦ **46**

Tabla 3. Medias (\pm EE) de la tasa de transporte de electrones (ETR) en costillas con distinta orientación de *Myrtillocactus geometrizans* en tres poblaciones. Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$). ♦ **48**

Tabla 4. Medias (\pm EE) de disipación de calor no fotoquímico (NPQ) en costillas con distinta orientación de *Myrtillocactus geometrizans* en tres poblaciones. Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$). ♦ **50**

Índice de figuras

Figura 1. Localización de las tres poblaciones de estudio de *Myrtillocactus geometrizans*.

♦ 25

Figura 2. Sitios de estudio: a) “La Mantequilla” en San Luis Potosí, b) “La Casita” en Metztitlán, Hidalgo y c) “Barranca del conejo” en Zapotitlán, Puebla. ♦ 26

Figura 3. Individuo de *Myrtillocactus geometrizans* en “Barranca del conejo” Zapotitlán, Puebla ♦ 29

Figura 4. Selección y marcaje de costillas en los individuos de *M. geometrizans* para la evaluación del patrón de orientación y conteo de frutos ♦ 30

Figura 5. Selección y marcaje de un individuo de *M. geometrizans* entre el dosel de *Parkinsonia praecox* en Zapotitlán Salinas ♦ 36

Figura 6. Distribución circular de la orientación de los frutos en las tres poblaciones estudiadas de *Myrtillocactus geometrizans* en tres fechas distintas. Las medias angulares e intervalos de confianza de 95% se indican para cada distribución ♦ 39

Figura 7. Regresiones periódicas entre (a) orientación de la costilla y el número de frutos y (b) orientación de la costilla y la RFA total diaria de *Myrtillocactus geometrizans* en las tres poblaciones estudiadas en marzo-abril. ♦ 42

Figura 8. Efecto de la Radiación Fotosintéticamente Activa total diaria (RFA total diaria) y la acumulación nocturna de ácidos (NAA) sobre el número total de frutos en costillas con diferente orientación de *Myrtillocactus geometrizans* en las tres poblaciones estudiadas en marzo – abril. ♦ 43

Figura 9. Cambios en el rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}) por horas en costillas con diferente orientación de *M. geometrizans* para cada localidad. Valores promedio \pm EE. (A = San Luis Potosí, B = Metztlán y C = Zapotitlán). ♦ 45

Figura 10. Seguimiento diurno del comportamiento de la tasa de transporte de electrones (ETR) por horas en costillas con diferente orientación de *M. geometrizans* en cada población. Valores promedio \pm EE (A = San Luis Potosí, B = Metztlán y C = Zapotitlán).

♦ 47

Figura 11. Comportamiento de la disipación de calor no fotoquímico (NPQ) por horas en costillas con diferente orientación de *M. geometrizans* en cada población. Valores promedio \pm EE (A = San Luis Potosí, B = Metztlán y C = Zapotitlán). ♦ 49

Figura 12. Estimación de las fracciones de la luz integrada utilizada a través del transporte de electrones fotosintéticos y la disipación térmica en las ramas de *M. geometrizans* en cuatro diferentes orientaciones en San Luis Potosí (O = oeste, E = este, N = Norte y S = Sur). ♦ 51

Figura 13. Estimación de las fracciones de la luz integrada utilizada a través del transporte de electrones fotosintéticos y la disipación térmica en las ramas de *M. geometrizans* en cuatro diferentes orientaciones en Metztlán (O =oeste, E = este, N = Norte y S = Sur). ♦52

Figura 14. Estimación de las fracciones de la luz integrada utilizada a través del transporte de electrones fotosintéticos y la disipación térmica en las ramas de *M. geometrizans* en cuatro diferentes orientaciones en Zapotitlán (O =oeste, E = este, N = Norte y S = Sur). ♦53

Figura 15. Comparación de la radiación fotosintéticamente activa instantánea promedio interceptada por las costillas de *M. geometrizans* en individuos sombreados y expuestos a la radiación solar directa en Zapotitlán. Valores promedio \pm EE (n =30 para cada condición).

♦ 54

Figura 16. Comparación de la producción de frutos promedio de *M. geometrizans* en individuos sombreados y expuestos a la radiación solar directa en Zapotitlán. Valores promedio \pm EE. ♦ 55

Figura 17. Desviación estándar promedio de la RFA instantánea interceptada en costillas de ramas expuestas a la radiación solar directa y sombreadas en individuos de *M. geometrizans* en Zapotitlán. Valores promedio \pm EE. ♦ 56

Figura 18. Distribución circular de las medias angulares de la distribución de frutos de ramas a) expuestas a radiación solar directa y b) sombreadas de *Myrtillocactus geometrizans* en Zapotitlán. La media angular e intervalo de confianza de 95% se indica solo para las ramas expuestas (Prueba de Rayleigh, $p < 0.05$) ♦ 57

Figura 19. Efecto del promedio de la Radiación Fotosintéticamente Activa instantánea interceptada sobre el número promedio de frutos en las costillas de ramas a) expuestas a radiación solar directa y b) sombreadas de *Myrtillocactus. geometrizans* en Zapotitlán. Solo se muestra el modelo significativo para las ramas expuestas ($p = 0.0002$). ♦ 58

RESUMEN

La Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) y su contribución sobre el patrón de orientación preferencial, así como la producción de frutos en respuesta a la intercepción de RFA ha sido poco analizada en cactáceas intertropicales. Bajo esta premisa, se seleccionó a *Myrtillocactus geometrizans* como especie de estudio en tres poblaciones y latitudes diferentes: La Mantequilla, San Luis Potosí; Metztlán, Hidalgo y Zapotitlán, Puebla. Para evaluar el patrón de orientación, se seleccionaron 30 individuos de cada población dividiendo el dosel en dos secciones, norte y sur, en cada sección se marcaron dos ramas y de cada costilla se contó el número de frutos en la época reproductiva. En 16 ramas por población se seleccionó la costilla más expuesta, se les midió la RFA y algunos parámetros relacionados con la eficiencia fotosintética (Φ PSII, NPQ, ETR) mediante un fluorómetro, la acumulación nocturna de ácidos orgánicos (NAA) se determinó en esas mismas costillas. Para evaluar la intercepción de RFA en individuos expuestos a radiación solar directa y sombreados se seleccionaron 30 individuos en Zapotitlán por condición, se cuantificó la RFA instantánea y se contabilizaron los frutos. Los resultados indican que durante el inicio y mediados de la época reproductiva la orientación media y mayor producción de frutos fueron significativos en costillas con orientación sureña en las tres poblaciones. La relación entre la orientación de los frutos y la RFA total diaria interceptada fue significativa en Metztlán y marginalmente significativa en San Luis Potosí, también se detectaron efectos positivos significativos en la NAA sobre el número de frutos para San Luis Potosí y Zapotitlán. El efecto positivo en los valores diarios totales de RFA y NAA en la producción de frutos implica que costillas que experimentan más ganancia de carbono producen más frutos. Los valores mínimos de Φ PSII se registraron entre las 7-8 h, el NPQ y ETR fueron significativamente diferentes solo entre las costillas de los individuos de Metztlán. La producción de frutos y la RFA fue significativamente mayor en individuos expuestos en comparación con los que se encuentran bajo sombra. Varios de los resultados obtenidos en este trabajo respaldan la hipótesis de que la orientación preferencial de estructuras reproductivas y vegetativas está determinada por la máxima intercepción de RFA en *M. geometrizans*. Palabras clave: cactáceas, orientación preferencial, Radiación Fotosintéticamente Activa, frutos, sur, Metabolismo Ácido de las Crasuláceas, eficiencia fotosintética.

ABSTRACT

Photosynthetically Active Radiation (PAR) and its contribution to preferential orientation pattern, as well as fruit production in response to maximum interception of PAR, have been poorly documented in intertropical cacti. On this premise, *Myrtillocactus geometrizans* was selected as a study species in three different populations and latitudes: La Mantequilla, San Luis Potosí (northern); Metztlán, Hidalgo (central), and in Zapotitlán, Puebla (southern). To evaluate the orientation patterns, 30 individuals from each population were selected, and canopy of each plant was dividing in two sections, north and south; in every section two branches was branded and the number of fruits was counted on each rib during the reproductive season. In 16 ribs selected per site, PAR and some parameters related to photosynthetic efficiency (Φ PSII, NPQ, ETR) were measured using a MINIPAM portable fluorometer, the nocturnal acid accumulation (NAA) was determined in the same ribs. To evaluate the interception of RFA in individuals exposed to direct solar radiation and shaded ones, 30 individuals were selected in Zapotitlán by light condition, and instantaneous PAR was quantified, and its fruits were counted. Results indicate that during the beginning and middle reproductive season for the three populations, average orientation and higher fruit production were significant in ribs with a southern orientation. The relationship between ribs orientation and total daily intercepted PAR was significant in Metztlán and marginally significant in San Luis Potosi, significant positive effects were also detected in the NAA on number of fruits for San Luis Potosí and Zapotitlán. The positive effect on the total daily values of PAR and NAA on fruit production implies that ribs with greater carbon gain produce more fruits. The minimum values of Φ PSII were recorded between 7-8 h, while NPQ and ETR were significantly different only between the ribs of individuals from Metztlán. Fruit production and PAR were significantly higher in exposed individuals compared with shaded plants. Several results obtained in this work support the hypothesis that the maximum RFA intercept in *M. geometrizans* determines preferential orientation of reproductive and vegetative structures.

Keywords: cacti, preferential orientation, Photosynthetically Active Radiation, fruits, south, Crassulacean Acid Metabolism, photosynthetic efficiency.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Radiación Fotosintéticamente Activa y fotosíntesis

Las zonas áridas y semiáridas abarcan más del 50% del territorio mexicano (Rzedowski, 1991). En ambientes desérticos, la baja disponibilidad de agua y las altas temperaturas representan dos de los principales desafíos que enfrentan las especies que habitan estas regiones (Hernández, 2006). En hábitats expuestos a altas intensidades lumínicas durante el día, las plantas reciben la radiación solar directa, además de la radiación térmica de la atmosfera o del mismo ambiente (Von Willert *et al.*, 1992). Estas condiciones de alta intensidad lumínica fluctúan continuamente (Asada, 1994) y las plantas xerófilas, abundantes en estos ambientes, han desarrollado diferentes adaptaciones morfológicas, anatómicas, ecológicas y fisiológicas para resolver problemas similares (Von Willert *et al.*, 1992; Gibson, 1998; Valverde, 2002).

La radiación solar es la única fuente de energía que puede ser utilizada en las reacciones fotoquímicas impulsoras de la fotosíntesis en las plantas verdes (Aro *et al.*, 1993; Begon *et al.*, 2006, Takahashi *et al.*, 2010). La radiación solar incidente es un recurso continuo que determina la cantidad de carbono que pueden fijar las plantas durante la fotosíntesis. Sin embargo, solo una parte de ella es útil para los procesos fotoquímicos (45%) (Reol, 2003). La radiación fotosintéticamente activa (RFA) o PAR (por sus siglas en inglés, Photosynthetically Active Radiation) de acuerdo con Wu *et al.* (2019) esta descrita como la densidad de flujo de fotones, medido en unidades cuánticas de moles de fotones por área de superficie incidente por tiempo transcurrido y se localiza en el rango de longitud de onda de 400 a 700 nm. Este tipo de radiación es la que constituye la fuente de energía que es utilizada para la fotosíntesis, determinando la tasa de fijación de CO₂ y la producción de

fotosintatos, los cuales influyen en el crecimiento y la productividad de las plantas (Nobel, 1988; Von Willert *et al.*, 1992; Alados *et al.*, 1996).

La energía absorbida de la luz puede ser dirigida hacia tres procesos: i) a la fotosíntesis (fotoquímica), ii) re-emitida como calor y iii) re-emitida como luz (fluorescencia) (Maxwell y Johnson, 2000; Murchie y Lawson, 2013); la re-emisión de fluorescencia constituye una pequeña fracción de la energía total disipada, la cual es una medida indirecta de la eficiencia fotosintética. Este último proceso consiste en que la energía lumínica que es absorbida a cierta longitud de onda puede posteriormente ser redirigida a una longitud de onda diferente (Franch y Sobrino, 2008).

Para dar inicio al proceso de fotosíntesis se requiere que la energía proveniente de la luz sea absorbida a través de los pigmentos fotosintéticos (clorofilas a, b y carotenoides), localizados en los complejos antena del PSII (fotosistema II). Así, la luz conduce a la excitación de los electrones, la cual está asociada con la fijación de CO₂ (Varela y Caballé, 2006), y esta excitación conlleva a la formación de ATP (Adenosín trifosfato) y NADPH (Nicotiamida-adenina dinucleótido fosfato) (Nobel, 1988; Martínez y Calderón, 2005; González Moreno *et al.*, 2008).

La luz captada por las plantas para llevar a cabo sus procesos fotoquímicos, en ocasiones recibida en altas exposiciones, excede su capacidad de procesarla lo que puede ocasionar un daño en el aparato fotosintético provocando fotoinhibición (Murata *et al.*, 2007, Takahashi y Badger, 2011). La fotoinhibición es la inactivación dependiente de la luz en la actividad del centro de reacción del PSII (Tyystjärvi y Aro, 1995). Entre algunos mecanismos fotoprotectores que han desarrollado las plantas para evitar algún tipo de daño en el aparato

fotosintético se encuentran los movimientos de las hojas o cloroplastos, la disipación del exceso de energía como calor y el incremento de carotenoides (ciclo de las xantofilas) (Demmig-Adams y Adams III, 1993, Aro *et al.*; 1993, Takahashi y Badger, 2011).

El rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (Fv/Fm) y la eficiencia fotoquímica del PSII (Φ PSII) que mide la proporción de la luz absorbida por la clorofila asociada con el fotosistema II; descrita como la eficiencia con la cual los electrones son procesados en la fotosíntesis por cantidad de luz absorbida. Ambos parámetros son un indicador de la fotosíntesis global de las plantas (Maxwell y Johnson, 2000; Woo *et al.*, 2008).

Aunado al Fv/Fm y el Φ PSII, también se pueden evaluar algunos parámetros importantes como la tasa de transporte de electrones (ETR) que representa una medida de la capacidad de la actividad fotosintética de la planta (Stemke y Santiago, 2011) y la disipación o mitigamiento de calor no fotoquímico (NPQ), referido como disipación térmica del exceso de la energía lumínica recibida (Külheim, 2002), representando una estimación de la capacidad de fotoprotección mediante la activación del ciclo de las xantofilas (Demmig-Adams *et al.*, 1996 b; Müller *et al.*, 2001; Pérez-Bueno *et al.*, 2008). En conjunto, estas dos variables nos brindan, de manera general, información sobre el rendimiento fotosintético de las plantas y la forma en la cual mitigan los posibles daños en el aparato fotosintético (Maxwell y Johnson, 2000; Klughammer y Schreiber, 2008).

En los diversos grupos de plantas existen diferentes vías fotosintéticas: C₃, C₄ y CAM (Andrade *et al.*, 2007). El ciclo de Calvin-Benson es un conjunto de reacciones que propician la fijación y asimilación de CO₂ hasta formar compuestos orgánicos, la enzima que cataliza esta reacción es la ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa oxigenasa (RUBISCO) y

es funcional en todos los organismos fotosintéticos a excepción de algunas bacterias fotosintéticas (Salisbury y Ross, 1992).

El ciclo de Calvin, también conocido como C_3 (el primer producto obtenido es el fosfoglicerato que tiene tres átomos de carbono), consiste en tres etapas importantes: carboxilación, reducción y regeneración (García-Breijo *et al.*, 2006). Las plantas C_4 se distinguen por el hecho de que la fijación de CO_2 se da en el citosol de las células del mesófilo, en donde la enzima fosfoenol-piruvato carboxilasa (PEP carboxilasa) une al CO_2 con el ácido fosfoenol pirúvico (PEP) y, de esta carboxilación, el primer producto es un ácido de cuatro carbonos (oxaloacetato), del cual proviene el nombre de metabolismo C_4 (Hopkins, 1995; García-Breijo *et al.*, 2006). Posteriormente el oxaloacetato se difunde a la célula del haz de la vaina en donde se descarboxila, libera CO_2 y se vuelve a fijar en la vía normal C_3 (Ehleringer y Cerling, 2002).

1.2 El Metabolismo ácido de las crasuláceas

El metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM por sus siglas en inglés, Crassulacean Acid Metabolism) se ha encontrado en diversas familias de plantas como Cactaceae, Crassulaceae, Orchidaceae, Bromeliaceae y Euphorbiaceae, entre otras (Salisbury y Ross, 1992).

Este tipo de fotosíntesis presenta las siguientes cuatro fases: 1) la apertura nocturna de estomas, propiciando la captación y fijación de CO_2 mediante la fosfoenol piruvato carboxilasa (PEPC) y la formación de ácidos orgánicos (principalmente ácido málico), el cual es almacenado en las vacuolas (Winter y Smith, 1989; Silvera *et al.*, 2010). El cierre diurno de los estomas impide que haya pérdida de agua por evapotranspiración en las horas

de mayor temperatura (Acevedo *et al.*, 1983; Nobel, 2010). Así, cuando los estomas abren por la noche coinciden con la baja temperatura del ambiente y la pérdida de agua se reduce (Hopkins, 1995; García-Breijo *et al.*, 2006); 2) en esta fase se da la transición de PEPC a la descarboxilación de malato vía RUBISCO (ribulosa-1,5 bisfosfato carboxilasa/oxigenasa) a medida que va aumentando la RFA por la mañana, lo que conduce a la producción de carbohidratos.

Es en esta fase en la que se fija CO₂ atmosférico que se libera por la descarboxilación de ácidos orgánicos (García-Beijo *et al.*, 2006; Silvera *et al.*, 2010; Borland *et al.*, 2014); 3); ocurre una mayor removilización de ácidos orgánicos, los cuales son descarboxilados en el citosol de la célula y, el CO₂ que se genera es fijado y reducido en el ciclo de Calvin-Benson a carbohidratos (Lüttge 2001; Niechayev *et al.*, 2019) y finalmente; 4) en esta fase hay un importante decremento de la reserva de ácidos orgánicos, las tasas de descarboxilación son lentas, la presión parcial de CO₂ disminuye y hay una mayor actividad en la conductancia estomática, aunque esto depende de las condiciones ambientales (Silvera *et al.*, 2010; Borland *et al.*, 2014). A pesar de que el ciclo de Calvin no depende directamente de la radiación, si requiere de los productos que provienen de las reacciones dependientes de la luz (e.g. ATP, NADPH) para generar nuevos carbohidratos (Bar-On y Milo, 2019).

Entonces, a manera de resumen, la PEPC (Fosfoenol piruvato carboxilasa) localizada en el citosol es la responsable de la fijación de CO₂ a malato durante la noche, y la RUBISCO se activa durante el día, como en plantas C₃ y C₄. Sin embargo, en plantas C₄ hay una separación espacial entre el mesófilo y la célula del haz de la vaina que interviene en la formación de malato y la descarboxilación (los dos procesos se llevan a cabo durante el día); mientras que en CAM ambos procesos ocurren en las mismas células (un proceso en

la noche y otro en el día) (Salisbury y Ross, 1992; Hopkins, 1995; García-Breijo *et al.*, 2006).

Las plantas con fotosíntesis CAM, como las cactáceas, son esencialmente distintas a las C₃ y C₄ debido a que, en estas últimas, un valor de RFA instantánea durante el día puede estar relacionada con la tasa de absorción neta de CO₂ en ese instante (Geller y Nobel, 1987; Nobel, 1988).

En contraparte, en las plantas CAM, el nivel de RFA total diario es más relevante para la absorción total de CO₂ por la noche (Geller y Nobel, 1987; Nobel, 1988). Entonces, aun cuando los estomas estén cerrados y prácticamente no hay intercambio de CO₂ con el ambiente, la fotosíntesis durante el día sigue siendo importante para los cactus en la fotosíntesis CAM. En particular, el CO₂ liberado del malato almacenado debe ser incorporado en almidón u otro glucano, un proceso que requiere la conversión de energía luminosa en energía química mediante la fotosíntesis (Nobel, 1988).

El glucano puede influir en la PEP, que sirve como receptor de CO₂ absorbido por la noche, por lo que la absorción nocturna de CO₂ en cactus se relaciona con la RFA total diaria absorbida. Esto se debe a que más RFA conducirá a una mayor síntesis de carbohidratos durante el día y por lo tanto más aceptores estarán disponibles para la fijación de CO₂ durante la noche siguiente (Gibson y Nobel, 1986; Nobel, 1988). Así, en plantas CAM como las cactáceas, la fijación de CO₂ nocturno depende entonces de la intercepción de la radiación fotosintéticamente activa durante el día (Sortibran *et al.*, 2005).

1.3 Importancia de la orientación de estructuras reproductivas en plantas

El ángulo de orientación de las flores es un rasgo morfológico adaptativo al menos para varias familias de plantas (Asteraceae, Fabaceae, Acanthaceae, Solanaceae, etc.) (Aizen, 2003); esta orientación está dada por el heliotropismo o seguimiento de las flores, tallos y hojas en dirección al sol (Forseth y Ehleringer, 1983; Totland, 1996; Serrano *et al.*, 2018). El seguimiento solar influye en el número de polinizadores que visitan las plantas, ha sido reportado que la orientación “favorable” de las flores (en dirección al sol) en algunas especies incrementa la temperatura interna de la flor, promueve la calidad y el rendimiento del polen y también se presentan tasas de respiración más altas (Stanton y Galen, 1989; 2003).

Se considera que la orientación de las flores habría evolucionado bajo la selección de los polinizadores estimulando la frecuencia y/o eficacia de la donación y recepción de polen mediante selección natural (Galen y Stanton, 2003), mediada bajo factores ambientales abióticos, como la lluvia y la temperatura (Ushimaru y Hyodo, 2005; Ushimaru *et al.*, 2006).

Ushimaru y Hyodo (2005) mencionan que la orientación y forma (actinomorfa o zigomorfa) de las flores podría tener un efecto sobre el comportamiento en el aterrizaje de los polinizadores, debido a que la forma de las flores restringe los puntos donde estos se posan sobre la flor. Por ejemplo, la orientación de las flores colgantes (la apertura de la flor mirando hacia el suelo) favorece una disminución en el número de aterrizajes de visitantes florales, lo que puede disminuir la transferencia de polen. Mientras que las flores orientadas o alineadas en dirección hacia el sol logran aumentar la temperatura al interior de la flor, lo que puede aumentar la tasa de producción de néctar, que a su vez promueve la atracción de

los polinizadores, el crecimiento del tubo polínico y la maduración de la semilla (Kevan, 1972; Stanton y Galen, 1989; Corbet, 1978 citado en Totland 1996, Galen y Stanton, 2003). En flores de *Adonis ramosa* (Kudo, 1995) de *Ipomoea pes-caprae* y *Merremia borneensis* (Patiño *et al.*, 2002) encontraron que algunos de sus polinizadores (dípteros, abejas, abejorros y avispas) seleccionan las flores de acuerdo a su posición con respecto al sol; las flores que presentaban una orientación dirigida hacia el sol recibían un mayor número de visitas por insectos y estos se mantenían más tiempo en las flores. Se ha sugerido que el ángulo y la orientación de las flores de algunas especies no es aleatoria, considerándose una adaptación que les permite reducir el riesgo de sobrecalentamiento y al mismo tiempo les garantiza la polinización por medio de insectos (Werk y Ehleringer, 1986; Smith y Ulberg, 1989; Patiño *et al.*, 2002).

1.4 La orientación preferencial de estructuras reproductivas y vegetativas en cactáceas

En especies de la familia Cactaceae, la inclinación y orientación en que se disponen las superficies fotosintéticas tiene efectos en la cantidad interceptada de RFA y, en consecuencia, sobre la actividad fotosintética (Nobel, 1982), absorción de CO₂ y la productividad de las plantas (Gibson y Nobel, 1986; Drezner, 2020; Gdaniec, 2020).

En cactáceas, esta variación en los niveles de RFA interceptada influye en la producción de estructuras reproductivas, así como en el desarrollo de nuevos tallos y/o ramas (Nobel, 1981; Nobel, 1988; De Cortazar y Nobel, 1992; Pimienta-Barrios y Nobel, 1998; Drezner, 2003; Sortibran *et al.*, 2005; Ponce-Bautista *et al.*, 2017). De este modo, la orientación no aleatoria de estructuras reproductivas y vegetativas puede afectar de manera crítica la absorción de RFA y, en consecuencia, la acumulación de ácido málico durante la noche, el cual puede ser utilizado para valorar el comportamiento fotosintético durante el día

(Anderson, 1964; Nobel y Hartsock, 1983; Pimienta-Barrios y Nobel, 1998; Ponce-Bautista *et al.*, 2017). De igual manera, se ha planteado que se pueden analizar los patrones de orientación respecto a la intercepción de luz relacionado al punto de saturación o compensación de luz; Nobel (1988) menciona que el punto de compensación de luz se alcanza a los $5 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$ y el de saturación entre los $20\text{-}30 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$, los cuales se alcanzan en orientaciones de alta incidencia de luz solar (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000).

En este sentido, la orientación preferencial de estructuras vegetativas y reproductivas en cactáceas ha sido reportada, por ejemplo, para cladodios en opuntias (Nobel, 1980; Nobel, 1982; Geller y Nobel 1987; Barker y Adams, 1997; Sortibran *et al.*, 2005; Drezner, 2017, 2020), así como en los tallos, ramas y estructuras reproductivas de especies columnares y barriliformes (Rundel, 1974; Ehleringer *et al.*, 1980; Nobel, 1981; 1988; Geller y Nobel 1986; Zavala-Hurtado *et al.*, 1998; Tinoco- Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Drezner, 2003; Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Herce *et al.*, 2013; Figueroa-Castro *et al.*, 2014; Aguilar-Gastelum y Molina Freaner, 2015; Méndez, 2015; Warren *et al.*, 2016, 2017; Ponce-Bautista *et al.*, 2017; Aguilar-García *et al.*, 2018, 2022; Alburquerque-Lima *et al.*, 2023).

Si bien no existen muchos estudios publicados relacionados con este tema en cactáceas intertropicales, algunos de ellos se han llevado a cabo en cactus columnares que habitan zonas extratropicales (i.e., al norte del Trópico de Cáncer o al sur del Trópico de Capricornio). En dichos estudios se ha reportado que las superficies fotosintéticas con un acimut preferencial en dirección hacia el ecuador (i.e., mayor incidencia solar) presentan una mayor producción de estructuras vegetativas y reproductivas. Es decir, las estructuras reproductivas y vegetativas se distribuyen con mayor frecuencia en las caras del tallo o

ramas con mayor incidencia de radiación fotosintéticamente activa y temperaturas más elevadas (Ehleringer *et al.*, 1980; Nobel, 1980, 1981; Gibson y Nobel, 1986; Nobel, 1988; Nobel *et al.*, 1991; Barker y Adams, 1997; Nobel y Loik, 1999; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Drezner, 2003; Warren *et al.*, 2017; Foley *et al.*, 2021).

En especies con floración subapical y lateral, las flores están presentes principalmente en la cara del tallo que recibe mayor RFA. Por ejemplo, en *Pachycereus pringlei*, distribuida en el Desierto Sonorense en Norteamérica, las flores están orientadas mayoritariamente hacia el lado sur (Moran, 1968; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000). De forma similar ocurre en *P. pecten-aboriginum* en Sonora, México, cuyas estructuras reproductivas se producen principalmente en las costillas orientadas al sur (Aguilar-Gastelum y Molina-Freaner, 2015). Mientras que en *Trichocereus chiloensis* (Rundel, 1974), que se distribuye en Sudamérica, y en *Eulychnia breviflora* (Warren *et al.*, 2016) en el desierto de Atacama en Chile, la mayor abundancia de flores se presenta en las caras del tallo con orientación norte (en dirección ecuatorial) donde se maximiza la intercepción solar.

En el caso de las estructuras vegetativas, la orientación de los tallos o dirección de las ramas en cactáceas también pueden influir en la intercepción de RFA y, consecuentemente, en la captura de CO₂ (Geller y Nobel, 1986; Nobel y Loik, 1999; Drezner, 2020). Por ejemplo, Nobel (1982^a; 1982^b) realizó estudios en ambos hemisferios con 23 especies de platyopuntias y encontró que la orientación de los cladodios terminales tiende hacia donde hay un incremento de la absorción de RFA en los periodos del año que son más favorables para el crecimiento de los cladodios.

Otro aspecto a destacar es que la orientación preferencial influye de manera importante en la producción de frutos debido a que, por un lado, dicho patrón de distribución permite que las yemas y flores estén expuestas a una temperatura adecuada ($\approx 30-35^{\circ}\text{C}$) para su

desarrollo (e.g., Johnson, 1924; Zavala-Hurtado *et al.*, 1998; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000) y, por otro lado, permite optimizar la intercepción de RFA, favoreciendo la captura de CO₂ disponible para la producción de estructuras reproductivas (Geller y Nobel, 1986; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Ponce-Bautista *et al.*, 2017).

Las hipótesis propuestas para explicar este patrón de orientación no aleatoria, reportado esencialmente para cactus extratropicales, plantean que la orientación hacia el ecuador garantiza temperaturas óptimas, una mayor intercepción de RFA y mayor ganancia de CO₂ para el desarrollo de estructuras reproductivas, ya que tendrían disponibles los recursos necesarios (fotosintatos) para producirlas (Ehleringer *et al.*, 1980; Nobel, 1981; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Aguilar-Gastelum y Molina-Freaner, 2015). Para especies en el hemisferio norte y sur, el incremento en la intercepción de RFA y las temperaturas alcanzadas por la orientación ecuatorial mejora el desarrollo de las flores al favorecer la actividad meristemática (Nobel, 1981; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Warren *et al.*, 2017).

Particularmente, Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner (2000) sugieren que la intercepción de RFA, es el factor responsable de la orientación ecuatorial de las flores en *Pachycereus pringlei*, suponiendo que la ganancia de carbono difiere entre costillas con diferente orientación y que no existe translocación de fotosintatos entre ellas. De igual forma en *Pachycereus weberi*, Figueroa-Castro y Valverde (2011) encontraron evidencia de que la RFA influye de manera directa en la orientación y el éxito reproductivo de las flores. Así, la premisa fundamental de la hipótesis de Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner (2000) propone que, si la inducción de las areolas para la producción de flores depende de la acumulación de carbohidratos, aquellas areolas con la orientación más sureña, serán las

únicas capaces de acumular suficientes carbohidratos que permitan una eficiente producción de yemas, flores y frutos.

1.5 Influencia de la RFA en la orientación preferencial de estructuras reproductivas y vegetativas en cactáceas.

En comparación con otras especies de plantas, las cactáceas no poseen hojas que se puedan mover para regular y/o evadir la cantidad de luz incidente (Herce *et al.*, 2013). Por ello, a lo largo de su historia evolutiva, han tenido que desarrollar cambios en su funcionamiento como la orientación de sus tallos y estructuras reproductivas para hacer más eficiente la intercepción de la radiación solar (Cano-Santana *et al.*, 1992; Herce *et al.*, 2013; Gdaniec, 2020).

Se ha planteado que la orientación de la superficie fotosintética podría ser una respuesta morfológica para incrementar la intercepción de radiación fotosintéticamente activa (Nobel 1980, 1981; Nobel *et al.*, 1991; Gdaniec, 2020). Debido a que la RFA no es captada de forma homogénea de una costilla a otra, la orientación de cada superficie fotosintética interviene de diferente forma sobre la cantidad de RFA absorbida por el tejido fotosintético de la planta (Nobel, 1982; Geller y Nobel, 1987; Barker y Adams III, 1997).

Esto es particularmente relevante en cactáceas debido a que un aumento en la intercepción de la RFA se ve reflejado en un incremento en la fijación de CO₂ fotosintético (Kluge y Ting, 1978; Nobel y Hartsock, 1983; Demmig-Adams y Adams III, 1992), debido a que la absorción neta de CO₂ incrementa linealmente con el flujo de fotones fotosintéticos o radiación fotosintéticamente activa (Pimienta-Barrios y Nobel, 1998; Cervera *et al.*, 2007). Esta consecuente ganancia de carbono da oportunidad a que haya la suficiente cantidad de carbohidratos para la producción de nuevas ramas y/o estructuras reproductivas en las

costillas y/o ramas con orientación ecuatorial, es decir, aquellas que reciben la mayor intensidad lumínica (Geller y Nobel, 1986; Tinoco-Ojanguren y Molina Freaner, 2000; Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Herce *et al.*, 2013; Ponce-Bautista *et al.*, 2017; Drezner, 2023).

En diversos estudios del género *Opuntia*, la orientación de los cladodios de algunas especies de este género es importante para maximizar la intercepción de RFA. Así por ejemplo en cladodios de *Opuntia ficus-indica* en Chile y Argentina, presentan una orientación este-oeste (Nobel, 1982^{a,b}), disposición con la mayor intercepción de RFA, además de un aumento en la concentración de ácidos orgánicos, mayor apertura estomática y asimilación de CO₂ (Acevedo *et al.*, 1983; de Cortazar y Nobel, 1992; Nobel y Hartsock, 1983). De manera similar a lo que ocurre en *O. ficus-indica*, otras especies del género que presentan orientación preferencial este-oeste de los cladodios son *O. compressa* en Florida y Ontario, *O. chlorotica* en Sonora, *O. basilaris* y *O. littoralis* en California (Nobel, 1982), *O. stricta* en Florida, *O. echios* en las islas Galapagos (Nobel, 1981) *O. cespitosa* (Drezner, 2017) y *O. littoralis* (Drezner, 2020) en Canadá. Cabe mencionar que todas se encuentran ubicadas en regiones extratropicales.

Sin embargo, en otras especies como *O. chlorotica* y *O. erinaceae* en California, *O. phaeacantha*, *O. stricta* y *O. hyptiacantha* en Israel (Nobel, 1982) los cladodios se disponen de manera preferente hacia el norte-sur, debido a los valores de RFA son altos durante el solsticio de invierno, probablemente en esta orientación podrían maximizar la intercepción de la luz, durante la temporada en la que la humedad del suelo es alta (Nobel 1981,1982). Mientras que *O. acanthocarpa* en California y *O. macrorhiza* en Colorado recibieron mayor radiación e incrementos en la acidez titulable en exposición sur en

comparación con el norte, al menos para *O. acanthocarpa* (Nobel *et al.*, 1991; Barker y Adams III, 1997).

En el caso de tres especies intertropicales en México de este mismo género, *O. amyclaea*, *O. hyptiacantha* en Oaxaca y *O. pilífera* en Puebla, la orientación preferente de los cladodios es este-oeste que, al igual que en lo citado anteriormente, coincide con la orientación que maximiza la interceptación de la RFA (Nobel, 1982; Cano-Santana *et al.*, 1992) y en la que también se alcanzan los mayores incrementos de acidez nocturna (Nobel, 1982). Aunque no es un fenómeno generalizado, esta tendencia hacia esa orientación (este-oeste) parece maximizar la interceptación de radiación, en determinada época del año cuando la temperatura también es alta (Nobel, 1981, 1982).

Nobel (1981) menciona que la inclinación del tallo en cactáceas tiene ciertos beneficios como: 1) disminuir la temperatura del tallo en verano, 2) incrementar la temperatura en el tallo en invierno o primavera y 3) aumentar la cantidad de RFA en el tallo. Esto también se ha registrado en algunas especies de *Ferocactus* como: *F. acanthodes*, *F. wislizeni* en California, *F. covillei* y *F. viridescens* en Arizona, todos ubicados en zonas extratropicales en el hemisferio norte (Nobel, 1981; Geller y Nobel, 1987). En estas especies se encontró que sus tallos tendían a inclinarse hacia el sur (hacia el Ecuador) (Nobel, 1981; Geller y Nobel, 1987).

En un caso del mismo género, *F. latispinus* en Puebla (intertropical), la evidencia sugiere que las plantas orientadas e inclinadas hacia el sur-suroeste serán más exitosas en producir flores de gran tamaño y por lo tanto frutos con más semillas (Córdova-Acosta, 2023). Aunque el posible beneficio de la orientación en *Ferocactus* aún es poco clara, la inclinación preferencial hacia el Ecuador podría beneficiar a estas especies, ya que este tipo de respuesta se relacionaría con el crecimiento hacia regiones donde se recibe mayor

radiación fotosintéticamente activa y consecuentemente aumentar la asimilación de CO₂ (Geller y Nobel, 1987).

Para algunas especies de *Copiapoa* (*C. alticostata*, *C. carnegiea*, *C. cinerea*, *C. columnar-alba*, *C. haseltoniana* y *C. lembckeii*) en Chile y *Denmoza rhodacantha* en Argentina (todas ubicadas en el hemisferio sur), contrario a lo que ocurre en *Ferocactus* en el hemisferio norte; sus tallos tienden a inclinarse hacia el norte en dirección al Ecuador (Ehleringer *et al.*, 1980; Nobel, 1981; Geller y Nobel, 1987; Méndez, 2015). Esta orientación norte en esas latitudes maximiza la intercepción de luz solar, de tal manera que aumenta significativamente la temperatura del tejido, lo que mejora la actividad meristemática durante la época reproductiva (Ehleringer *et al.*, 1980; Nobel, 1981). Para la especie intertropical *Echinocactus platyacanthus* en Hidalgo, México, existe una marcada inclinación de su tallo hacia el sur, lo que podría tener un efecto positivo para su éxito reproductivo; así mismo, debido a su ubicación geográfica esta inclinación puede reducir el ángulo entre los rayos del sol y el ápice en la hora más calurosa del día (Herce *et al.*, 2013).

Por otro lado, en los tallos de cactáceas columnares, debido al crecimiento vertical que presentan, la radiación incidente no es recibida ni distribuida de manera uniforme entre las costillas; entonces cada una contribuye de forma diferente a la ganancia de carbono en estas especies (Nobel, 1980; Nobel *et al.*, 1991; Zavala *et al.*, 1998; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Aguilar-Gastelum y Molina-Freaner, 2015; Ponce-Bautista *et al.*, 2017).

Se ha reportado que *Carnegiea gigantea*, en Arizona, produce una mayor ramificación en individuos completamente expuestos comparados con individuos bajo sombra (Drezner, 2003). De modo que este aumento en la producción de ramas incrementa la superficie

fotosintética de la planta (Yeaton *et al.*, 1980), lo que implica una mayor intercepción de RFA y un aumento en el área de absorción de CO₂ (Drezner, 2003). Al igual que en *C. gigantea*, en *Pachycereus pringlei* en Baja California, la mayor producción de ramas se produce en el lado sur del tallo, dos veces más que del lado norte (Geller y Nobel, 1986); también *Lophocereus schottii* en Baja California y *Stenocereus thurberi* en Sinaloa presentan respuestas fototrópicas positivas (Geller y Nobel 1986, 1987).

Respecto a la orientación de estructuras reproductivas en especies columnares, también se ha relacionado con la cantidad de radiación recibida por la superficie fotosintética. Para *Pachycereus pringlei* en un estudio realizado en Sonora, las flores se producen en mayor número en las costillas orientadas al sur, este y oeste, que coinciden con los valores máximos de RFA y de temperatura (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000). Johnson (1924), encontró en *Carnegiea gigantea* que en la zona este de la planta, las flores se desarrollaban más rápido y tendían a abrirse primero, lo cual también coincidía con las temperaturas más altas. Sin embargo, en un estudio reciente en la misma especie, Foley *et al.* (2021) mencionan que la floración es asincrónica debido a que las primeras flores aparecen al este, luego en el norte y oeste terminando la producción en orientación sur.

En especies intertropicales, la orientación de estructuras se ha reportado en algunos estudios. En *Myrtillocactus geometrizans* y *Pachycereus weberi*, Rosas (2010) y Córdoba (2011) respectivamente, indican que la mayoría de las estructuras reproductivas (flores y frutos) de estas plantas tienen una orientación preferencial hacia el sur; en donde se presentan los valores más altos de temperatura y humedad relativa, lo que parece tener un beneficio en términos reproductivos para la especie.

En estudios similares para *M. geometrizans*, la producción de estructuras reproductivas fue significativamente mayor en orientación sur al igual que algunos rasgos florales (mayor

número de anteras, ovarios más largos, mayor número de granos de polen por antera, mejor calidad del polen y mayor longitud del tubo polínico) (Aguilar-García *et al.* 2018, 2022).

Figuroa-Castro y Valverde (2011) y Figuroa-Castro *et al.*, (2014) en *Pachycereus weberi* reportaron que la radiación fotosintéticamente activa interviene en los eventos reproductivos de esta especie, mencionan que las flores en posición sur presentan una mayor producción de óvulos y semillas que las que se orientan hacia el norte. En relación con la intercepción de la luz y la consecuente formación de ácidos orgánicos; en *Escontria chiotilla* en Puebla, la orientación sur presentó valores más altos de luz incidente y actividad fotosintética, también una mayor concentración de ácidos orgánicos en los tejidos jóvenes, siendo esta la zona en la que se recibe la mayor cantidad de luz y la responsable de la floración, crecimiento y desarrollo de los frutos (Mandujano-Piña *et al.*, 2019).

En dos poblaciones estudiadas en Sonora, México, de otra especie columnar extratropical, *Pachycereus pecten-aboriginum*, las flores se producen principalmente en costillas orientadas al sur, este patrón de orientación coincidió con la región del tallo que recibía más RFA (Aguilar-Gastelum y Molina-Freaner, 2015). En *Eulychnia breviflora* (Warren *et al.*, 2016) y *Eulychnia acida* (Warren *et al.*, 2017), ambas especies pertenecientes al desierto de Atacama, Chile, sus tallos no muestran una marcada inclinación, pero la gran mayoría de sus botones florales y/o flores, se localizaron en el lado norte de la planta (hacia el Ecuador); esta orientación coincide con las áreas de los tallos que reciben más radiación fotosintéticamente activa.

En un caso similar de orientación, pero de los tallos en *Denmoza rhodacantha* en una localidad de Argentina, los individuos de esta especie cuando se establecen bajo una nodriza muestran una marcada tendencia a inclinarse en dirección al sol buscando una

mayor intercepción de radiación, mientras que ejemplares expuestos a la luz muestran una leve inclinación hacia el norte (Méndez 2015).

En un caso particular, *Cephalocereus columna-trajani* en Puebla (especie intertropical) difiere de otras especies columnares debido a que esta especie se inclina en dirección opuesta al ecuador al igual que sus flores, a diferencia de otras especies de columnares que se orientan y producen sus estructuras reproductivas en la zona en la que reciben mayor radiación (hacia el ecuador); probablemente al inclinarse ligeramente hacia el norte esta especie intercepta menos radiación durante los meses de mayor temperatura durante el año y así evita un sobrecalentamiento en el tejido fotosintético y en la región meristemática (Zavala-Hurtado *et al.*, 1998; Valverde *et al.*, 2006). El éxito de la inclinación en *C. columna-trajani* depende de la posición del sol durante la estación de crecimiento, la morfología columnar podría estar restringida geográficamente y, por lo tanto, no ser una respuesta adaptativa en algunas latitudes (Valverde *et al.*, 2007). De manera general, la disposición de los cladodios, la orientación del tallo y la inclinación ecuatorial son mecanismos morfológicos que permiten maximizar la cantidad de radiación solar recibida y eficientizar la capacidad fotosintética en estas especies (Gdaniec, 2020).

1.6 Efectos del sombreado natural en ambientes xéricos.

En zonas desérticas, los ambientes sombreados incluyen áreas debajo del dosel de arbustos y árboles, en donde las condiciones de luz y temperatura son menores en comparación con sitios totalmente expuestos (Wallace y Szarek, 1981). Las fluctuaciones de la luz solar bajo el dosel de las plantas son muy variables, ocasionando cambios en las condiciones microambientales de los individuos que se localizan debajo de ellas, especialmente en ecosistemas áridos (Holmgren *et al.*, 2012; Kromdijk *et al.*, 2016).

Estos cambios en la disponibilidad de la luz solar influyen en los niveles de radiación que reciben las plantas y, como consecuencia, lo que pueden asimilar e invertir en sus tasas de crecimiento, tallos fotosintéticos, ramificación y ganancia de carbono, (Kromdij *et al.*, 2016; Roig-Villanova y Martínez-García, 2016; Valladares *et al.*, 2016).

Las condiciones de exposición a la luz y de sombreado son elementos selectivos para algunas especies como en *Pilosocereus leucocephalus*, para la mayoría de las semillas, en sitios completamente soleados, la germinación es afectada negativamente, pero favorece el crecimiento de los individuos. En sitios sombreados ocurre lo contrario, incrementan las tasas de germinación, pero no el crecimiento. Aunque para muchas especies de plantas puede representar un beneficio desarrollarse bajo un sitio sombreado, esto no implica que sea un mecanismo general para las demás (Miranda-Jácome *et al.*, 2013).

En *O. humifusa* en Canadá, la persistencia bajo sombra constante en los cladodios es perjudicial, presentando una marcada etiolación y disminución en la producción de frutos, la reproducción disminuye hasta el punto de que la abundancia de esta especie se reduce considerablemente (Drezner, 2017). Nobel y Castañeda (1998) encontraron que si *Opuntia ficus-indica* se mantiene bajo un sombreado casi total el contenido de almidón y la concentración de azúcares desciende drásticamente afectando los eventos reproductivos de esta especie.

La absorción de CO₂ depende del nivel de luz que interceptan las plantas (Valladares y Pearcy, 2002) y las tasas fotosintéticas máximas son mayores en sitios expuestos (Wallace y Szrek, 1981); por lo tanto, estas condiciones varían de acuerdo con la orientación de los tallos y la superficie fotosintética de las costillas. De acuerdo con Pimienta-Barrios y Nobel

(1998), *Stenocereus queretaroensis* en Jalisco, los tallos sombreados reciben una RFA total diaria de $3 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ comparado con los expuestos que reciben $32 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Estos bajos niveles de RFA tiene efectos importantes en el desempeño fotosintético de las cactáceas si consideramos que con niveles de RFA por debajo de $4 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ no ocurre la asimilación nocturna de CO_2 , probablemente porque en ese nivel de RFA se presenta el punto de compensación de luz; al menos en *Opuntia. ficus-indica* y *Ferocactus acanthodes* (Nobel y Hartsock, 1983).

Bajo una condición de sombra persistente, la eficiencia de la fotosíntesis se ve comprometida y disminuye la ganancia neta de carbono (Valladares y Pearcy, 2002; Kromdijk *et al.*, 2016). Tallos y cladodios sombreados u orientados en una dirección no óptima disminuyen la acumulación de ácidos orgánicos, afectando negativamente su productividad (Acevedo *et al.*, 1983).

El objetivo de este trabajo fue tratar de explicar como la radiación fotosintéticamente activa influye sobre la orientación preferencial de frutos en *Myrtillocactus geometrizans*, una especie de cactácea columnar arborescente, en tres diferentes poblaciones en México. Lo anterior se apoya en la hipótesis que plantea que, si la intercepción de RFA influye sobre la absorción de CO_2 y, la consecuente acumulación de fotosintatos (suponiendo que no se translocan entre costillas), la RFA sería el factor determinante en la orientación preferencial de estructuras reproductivas, en este caso de los frutos.

Para determinar este patrón de orientación no aleatoria de frutos en *M. geometrizans* se plantearon las siguientes preguntas de investigación: 1) ¿Cómo influye la cantidad de RFA interceptada y, la consecuente acumulación de ácido málico y ganancia de carbono, en la

producción de frutos de *M. geometrizans* en costillas con distinta orientación en tres poblaciones? 2) Además de la intercepción de RFA, ¿Cuáles podrían ser los mecanismos fisiológicos involucrados en la explicación del patrón de orientación preferencial de frutos en *Myrtillocactus geometrizans*? y 3) En individuos de *M. geometrizans* sombreados naturalmente ¿Existen diferencias en la RFA interceptada entre las costillas de ramas seleccionadas al azar? Si no es el caso, entonces, ¿la distribución circular de frutos es uniforme?

2. HIPÓTESIS

Para responder a las preguntas de investigación se plantearon las siguientes hipótesis:

- Si la mayor producción de frutos en las costillas con orientación sur es resultado de una mayor intercepción de RFA entonces, consecuentemente, el tejido fotosintético de las costillas sur tendrá una mayor concentración de acidez, en comparación con las costillas con orientación norte.
- Al recibir una excesiva cantidad de RFA, las costillas sureñas podrían experimentar fotoinhibición. De ser el caso, se espera que la tasa de disipación de calor no fotoquímico, un mecanismo de fotoprotección, sea mayor en aquellas costillas con orientación sureña en comparación con las norteñas.
- En comparación con individuos de *M. geometrizans* expuestos a la radiación solar directa, se espera que la intercepción de RFA no difiera entre las costillas de las ramas de individuos sombreados naturalmente y, en consecuencia, la distribución circular de frutos será uniforme, en comparación con individuos expuestos a la radiación solar directa.

3. OBJETIVOS

Objetivo general

- Describir la variación en la intercepción de Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) en costillas con distinta orientación; analizar y establecer la manera en la que la RFA influye sobre la distribución circular de frutos y qué mecanismos fisiológicos actúan como respuesta a la incidencia de RFA en *Myrtillocactus geometrizans* en tres localidades ubicadas en Hidalgo, Puebla y San Luis Potosí.

Objetivos particulares

1. Cuantificar la intercepción de RFA y NAA en costillas con distinta orientación y analizar su influencia sobre la distribución de frutos en tres poblaciones de *M. geometrizans*.
2. Determinar si existen diferencias en la eficiencia fotosintética relacionada con la cantidad de RFA recibida en costillas con distinta orientación en tres poblaciones de *M. geometrizans*.
3. Explicar cuáles son los posibles mecanismos fisiológicos que influyen en el patrón de orientación preferencial sureño de los frutos de *M. geometrizans*.
4. Evaluar la cantidad de RFA interceptada por las costillas de las ramas de individuos de *M. geometrizans* expuestos a la radiación solar directa y sombreados naturalmente, así como determinar el patrón de distribución circular de los frutos y contabilizar el número de frutos presentes en una de las poblaciones estudiadas.

4. MÉTODOS

4.1 Sitios de estudio

Este estudio se realizó en tres poblaciones de *M. geometrizzans* localizadas en el norte (San Luis Potosí), centro (Hidalgo) y sur (Puebla) de su área de distribución en México (Figura 1). La ubicación y características de las tres localidades se presentan en las siguientes secciones. Cabe mencionar que estas tres poblaciones se eligieron a lo largo de un gradiente altitudinal, debido a que la intercepción de la RFA y sus efectos sobre los patrones de orientación difieren conforme a la latitud en la que se localizan los individuos.

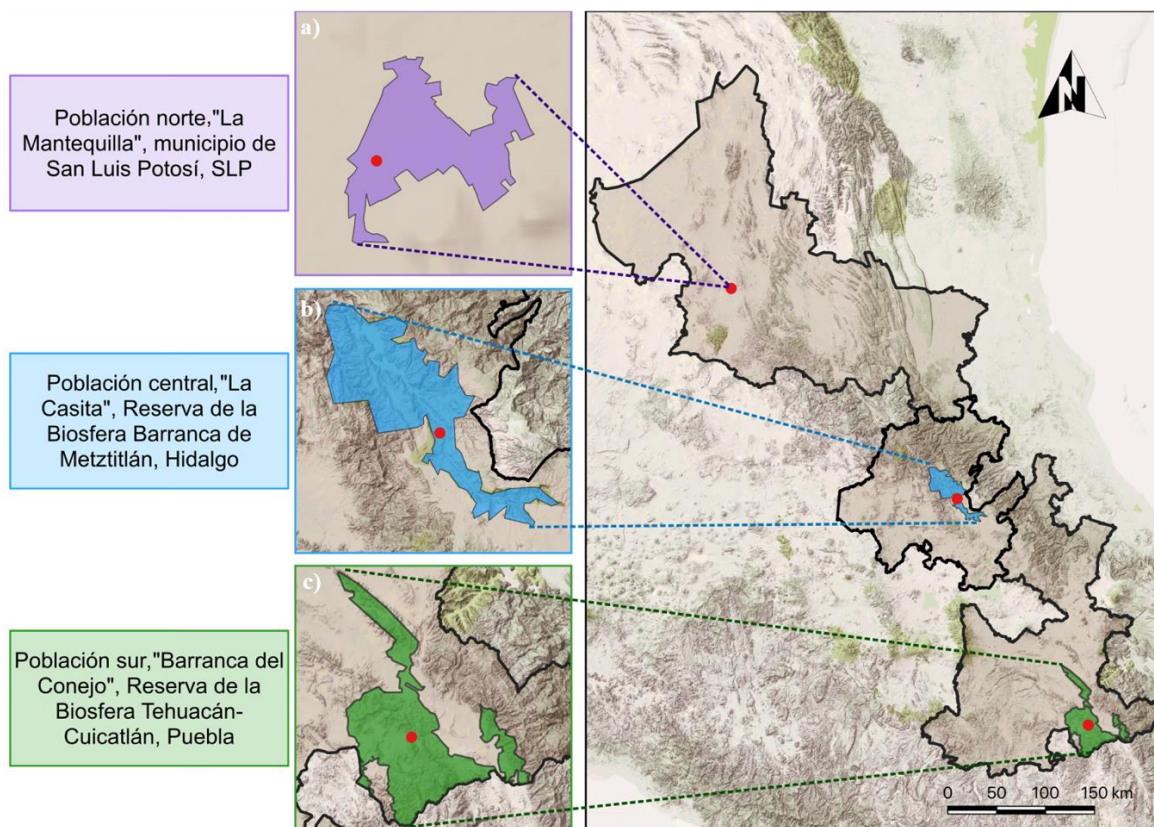


Figura 1. Localización de las tres poblaciones de estudio de *Myrtillocactus geometrizans* en tres diferentes latitudes.



Figura 2. Sitios de estudio: a) “La Mantequilla” en San Luis Potosí, b) “La Casita” en Metztlán, Hidalgo y c) “Barranca del conejo” en Zapotitlán, Puebla.

4.1.1 “La Mantequilla”, San Luis Potosí

La población del norte “La Mantequilla” (Fig. 2 a) se encuentra en el Estado de San Luis Potosí (22°25'38.60" N, 100°52'57.60" O, 1861 m.s.n.m.). De acuerdo con Gómez-Hinostrosa y Hernández (2000) *Myrtillocactus geometrizans* es una especie abundante en el estado. El tipo de vegetación dominante es matorral xerófilo (Aragón-Gastélum *et al.*, 2017) con presencia de *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst., *Cylindropuntia leptocaulis* (DC.) F.M. Knuth, *Opuntia robusta* H.L. Wendl. ex Pfeiff., *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. y *Acacia farnesiana* (L.) Willd. La precipitación media anual es de 341 ± 6.01 mm y la temperatura media anual de 17.8 ± 0.81 °C (Medina-García *et al.* 2005).

4.1.2 “La Casita”, Metztlán, Hidalgo

La población del centro denominada como “La Casita” (Fig. 2 b) está ubicada en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán en el Estado de Hidalgo (20°26'44.94" N, 98°40'28.85" O, 1611 m.s.n.m.). El tipo de vegetación es matorral crassicaule, la composición florística dominante en el estrato arbóreo está constituida por *Bursera morelensis*, *Prosopis laevigata* y *Senna wislizeni* y la presencia dispersa de *Opuntia* spp., *Myrtillocactus geometrizans*, *Cephalocereus sennilis* y *Acacia* spp. La precipitación media anual es de 427.4 ±10.5 mm y la temperatura media anual de 19.8±0.68 °C (SEMARNAP 1999, Jiménez-Sierra t Jiménez-González, 2003)

4.1.3 “Barranca del Conejo” Zapotitlán Salinas, Puebla

La población del sur “Barranca del Conejo” (Fig. 2 c) se localiza en Zapotitlán, Salinas en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán en el Estado de Puebla (18°19'09.71" N, 97°27'05.61" O, 1445 m.s.n.m.). El tipo de vegetación es un matorral xerófilo con presencia de *Prosopis laevigata*, *Mimosa luisana* Brandegey y *Castela tortuosa* Liebm. Se ha reportado una abundante presencia de *Myrtillocactus geometrizans* en al menos 12 municipios dentro de la Reserva (Loaiza y Salazar, 2008). La precipitación media anual es de 380- 400 mm y la temperatura media anual es de 18-22°C (Zavala-Hurtado *et al.*,1996).

4.2 Especie de estudio

Myrtillocactus geometrizans (Martius) Console N.V. (garambullo) es una cactácea columnar arborescente que llega a medir más de 4 m de alto con un tronco bien definido, corto con ramificación abundante formando una copa bastante amplia. Tiene ramas numerosas que a su vez se ramifican, algo encorvadas, de 6 a 10 cm de diámetro, de color

verde azulado. Presenta de 5 a 6 costillas, redondeadas. Las aréolas se localizan distantes entre sí 1.5 a 3 cm, lanosas, prolíferas. Las espinas radiales y centrales son muy diferentes. Espinas radiales generalmente 5, a veces 8 o 9, cortas, de 2 a 10 mm de largo y en ocasiones hasta de 3 cm, rojizas cuando son jóvenes. La espina central es muy grande, en forma de daga, aplanada lateralmente, de 1 a 7 cm de largo y de 6 mm de ancho, negra. Las flores se presentan en la parte superior de las aréolas, son de color blanco-verdoso con antesis diurna; de 2- 3 cm de longitud y 2.5 – 3.5 cm de ancho; varias en la misma aréola. El fruto es pequeño de 1 a 2 cm de diámetro, globoso hasta elipsoide, moreno purpúreo, sin espinas y es comestible (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). El periodo de floración abarca de febrero a abril (Arias *et al.*, 1997) y la fructificación de marzo a septiembre (Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009). Es una especie endémica de México y cuenta con una amplia distribución en los estados de Hidalgo, Durango, Querétaro, San Luis Potosí, Aguascalientes, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas (Guzmán *et al.*, 2003).



Figura 3. Individuo de *Myrtillocactus geometrizans* en “Barranca del conejo” Zapotitlán, Salinas.

4.3 Orientación de los frutos

Con la finalidad de evaluar si el patrón de orientación ecuatorial de los frutos se presenta regularmente a través de su rango de distribución y a lo largo de la temporada de fructificación, 30 individuos fueron seleccionados al azar de cada población de *M. geometrizans*, el único criterio considerado para seleccionar a los individuos es que fueran adultos reproductivos. Por simplicidad, se dividió el dosel de cada planta en dos secciones, norte ($270-90^\circ$) y sur ($90-270^\circ$), y se seleccionaron las dos ramas más externas al norte y al sur, respectivamente. El ángulo de orientación de todas las costillas de cada rama se midió utilizando una brújula Brunton. Para cada costilla, se contó el número total de frutos en las primeras diez areolas de la parte superior; el primer censo se realizó del 29-30 de marzo y

los días 2,3,11 y 12 de abril, el segundo se llevó a cabo del 22-25 de mayo y el 9 de junio y el tercero el 27-28 de junio y 9 de julio en 2014, por practicidad en el resto del documento el primer censo será denominado como “marzo-abril”, el segundo “mayo- (i)junio” y el tercero “junio(f)-julio”, donde i es inicios y f es final. Utilizamos la orientación de las costillas como sustituto de la orientación de los frutos.



Figura 4. Selección y marcaje de costillas en los individuos de *M. geometrizzans* para la evaluación del patrón de orientación y conteo de frutos.

La media angular y los errores estándar circulares del acimut de los frutos para cada población y cada fecha se analizaron mediante estadística circular (Batschelet, 1981; Zar, 2010). Se utilizaron pruebas de Rayleigh para evaluar si la distribución circular de los frutos difiere de la uniformidad (Zar, 2010). Para cada fecha, se aplicaron pruebas de F de Watson-Williams para múltiples muestras para datos circulares con la finalidad de evaluar si existen diferencias en la orientación de los frutos entre las poblaciones. Estos análisis se realizaron utilizando el programa estadístico ORIANA para Windows versión 4.02 (Kovach, 2013).

4.4. Intercepción de Radiación Fotosintéticamente Activa, Acumulación Nocturna de Ácidos y producción de frutos en costillas con distinta orientación.

4.4.1 Medición de RFA, cuantificación de NAA y contabilización de frutos.

Las mediciones de radiación fotosintéticamente activa y acumulación nocturna de ácido (NAA por sus siglas en inglés), así como el primer registro de frutos, se realizaron en dos días soleados consecutivos: 29-30 de marzo de 2014 en “La Casita” (que en lo sucesivo será referida como Metztlán), del 2-3 de abril en “Barranca del Conejo” (que en el resto del documento será referida como Zapotitlán) y 11-12 de abril en “La Mantequilla” (que en lo sucesivo será referida como San Luis Potosí). En cada población, se seleccionó la costilla más expuesta de 16 ramas (que no presentaran obstrucciones), cada una de 16 individuos diferentes. Las costillas muestreadas se distribuyeron uniformemente de 0 a 360 ° (Prueba de Rayleigh, $p \geq 0.612$) bajo el supuesto de que la RFA y la NAA varían con la orientación. En la medida de lo posible, intentamos replicar la misma orientación de las costillas en las tres poblaciones.

En las 16 costillas seleccionadas de cada población, se midieron los cursos diurnos de RFA utilizando un fluorómetro portátil MINIPAM (Walz, Effeltrich, Alemania). El sensor (Leaf-Clip Holder 2030B with a Distance Leaf-Clip 2010A, Walz) cuenta con un microsensor cuántico que está integrado al “leaf clip” el cual registra la RFA incidente en unidades $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. El sensor se colocó en cada uno de los dos lados (derecho e izquierdo) de la costilla muestreada, aproximadamente en el punto medio entre la primera y décima areola. Las mediciones se registraron cada hora desde las 05:00 h (antes del amanecer) hasta las 19:00 h (al anochecer). Se calculó la RFA incidente diaria total para cada costilla como el

promedio de la RFA total diaria (valor integrado durante el día a partir del cálculo de los segundos totales de RFA instantánea recibida en el transcurso de las horas luz; Nobel 1980, 1985) para ambos lados de la costilla por día (expresado como $\text{mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$).

Durante el periodo de muestreo (marzo-abril), se contó el número total de frutos en las primeras diez areolas de cada una de las 16 costillas en cada población, y el conteo se repitió en mayo-(i)junio y junio(f)-julio ya que hubo presencia de frutos durante ese periodo, aunque fueron disminuyendo considerablemente con el tiempo. En cada población, para las mismas costillas seleccionadas, se determinó la NAA cuantificando la acidez de los tejidos en una muestra colectada al atardecer (19:00 h) y otra al amanecer (05:00 h), cabe aclarar que la acidez solo se cuantificó en el primer muestreo en el inicio de la época reproductiva de los individuos. Se extrajeron dos muestras de tejido ($\approx 1 \text{ cm}^2$ con un sacabocados) del lado derecho de cada costilla (1 cm de separación entre una y otra toma de muestra), en el mismo punto en donde se midió la RFA. Cada muestra se colocó en un vial que contenía etanol al 70%. Los ácidos orgánicos del tejido de cada muestra se extrajeron mediante la ebullición en H_2O destilada. Para cada extracto de la muestra, se determinaron los equivalentes de ácido por titulación con NaOH 0.01 N hasta un punto final de pH 7.0 (Osmond, 1994; Barker y Adams III, 1997; Andrade *et al.*, 2007). La acidez titulable de los tejidos se expresó en área ($\text{mmol H}^+ \cdot \text{m}^{-2}$). La NAA se calculó como la diferencia entre los valores de ácido málico al amanecer y al anochecer (Nobel, 1988).

4.4.2 Influencia de la orientación de las costillas en la intercepción de la RFA y su efecto en la producción de frutos

Con la finalidad de evaluar si existe un efecto de la orientación de las costillas sobre la cantidad de RFA que interceptan y su relación con el número de frutos en cada población (finales de marzo-principios de abril) se realizaron regresiones periódicas (Batschelet, 1981). Estos análisis se realizaron con el paquete estadístico PAST versión 2.17 (Hammer *et al.*, 2001).

4.4.3 Efecto de la RFA total diaria sobre la acumulación nocturna de ácidos (NAA) y la producción de frutos

Con el fin de evaluar el efecto de la RFA total diaria y la NAA sobre el número de frutos en costillas con distinta orientación en marzo - abril, se utilizó un modelo lineal generalizado (GLM, por sus siglas en inglés) con el supuesto de una distribución de Poisson y una función log-link. De manera similar, para probar si el total diario de la RFA y NAA medidos en marzo - abril tuvo un efecto sobre el número de frutos contabilizados en mayo – (i)junio y junio(f)- julio, utilizamos GLM para cada fecha (distribución de Poisson y función log-link). Debido a que los datos demuestran diferencias significativas en el número de frutos entre las poblaciones, también usamos GLM's para evaluar el efecto de la RFA total diaria y NAA sobre el número de frutos en cada población con la finalidad de hacer más robusto el análisis (distribución de Poisson y función log-link) en marzo - abril, mayo – (i)junio y en junio(f) - julio. Todos los GLM se llevaron a cabo utilizando el programa JMP versión 10.0.0 (SAS Institute, 2012).

4.4.4 Mediciones de fluorescencia de la clorofila y parámetros relacionados con la eficiencia fotosintética (Φ PSII, NPQ y ETR).

La energía lumínica absorbida puede ser: dirigida a fotosíntesis, disipada como calor y re-emitida como luz (fluorescencia) (Maxwell y Johnson, 2000; Murchie y Lawson, 2013). La fluorescencia de la clorofila puede considerarse como un indicador del funcionamiento fotosintético (Krause y Weis, 1984; Del & Toivonen, 2003; Varela y Caballé, 2006).

A partir de la variable de la fluorescencia de la clorofila se pueden obtener otros parámetros relacionados con la fotosíntesis como el rendimiento cuántico del fotosistema II (F_v/F_m), eficiencia fotoquímica (Φ PSII), disipación no fotoquímica (NPQ) y la tasa de transporte de electrones (ETR), todos estos parámetros nos brindan información importante sobre los procesos fotosintéticos de los individuos de *M. geometrizans* a relacionados con la radiación que reciben en las diferentes orientaciones y si se produce algún mecanismo de fotoprotección, en caso de que presenten fotoinhibición. Para esto se utilizó la misma metodología establecida para la medición de la RFA, en las 16 costillas seleccionadas de cada población, se midieron los cursos diurnos para cada parámetro utilizando un fluorómetro portátil MINIPAM (Walz, Effeltrich, Alemania). El sensor (Leaf-Clip Holder 2030B with a Distance Leaf-Clip 2010A, Walz) se colocó en cada uno de los dos lados (derecho e izquierdo) de la costilla muestreada, aproximadamente en el punto medio entre la primera y décima areola. Las mediciones se registraron cada hora desde las 05:00 h (antes del amanecer) hasta las 19:00 h (al anochecer).

Las mediciones se tomaron durante los primeros 20 minutos de cada hora. Para evaluar las diferencias de los valores promedio de los Φ PSII, NPQ y ETR en costillas con diferente

orientación, se utilizaron análisis de varianza de medidas repetidas con la orientación (i.e., oeste, sur, este y norte) como factor fijo y hora del día como medida repetida. Estos análisis se realizaron en cada una de las tres poblaciones utilizando el paquete estadístico NCSS 12.0.8. (NCSS, 2019).

Por otro lado, las estimaciones de las fracciones de la energía de excitación absorbida en el PSII se obtuvieron a partir de las derivaciones de las ecuaciones generales propuestas por Klughammer y Schreiber (2008) basadas en los parámetros de rendimiento de fluorescencia en Genty *et al.* (1996) que describen como se fracciona la energía de excitación en el PSII (conversión fotoquímica, disipación térmica mediada por NPQ y “pérdidas constitutivas”) retomadas en Demmig-Adams y Adams III, 1996 y Demmig-Adams *et al.* (1996).

4.5 Evaluación de la RFA y producción de frutos de *M. geometrizans* expuestos a radiación solar directa y bajo sombra natural

En los sitios “Barranca del Conejo” y “Antelmo” en Zapotitlán Salinas (Puebla) se seleccionaron 60 individuos de *M. geometrizans*, 30 expuestos a la radiación solar directa y 30 sombreados (casi en su totalidad) naturalmente por árboles y/o arbustos. De cada individuo, se eligió al azar una rama con distinta orientación. En cada una de las costillas de las ramas seleccionadas se registró la RFA instantánea utilizando un sensor LI-COR conectado a un datalogger LI-COR (LI-1400). Las mediciones se realizaron en un periodo de tres horas aproximadamente, las de mayor incidencia lumínica (12:00 a 15:00 h). Adicionalmente, se contó el número total de frutos en las primeras 15 areolas de cada una de las costillas de cada rama seleccionada. La orientación de cada costilla de cada rama se

midió utilizando una brújula Brunton. Las lecturas de la RFA instantánea y el conteo de frutos se realizaron en la época reproductiva de *M. geometrizzans* del 9 al 11 de mayo de 2016. La recolección de datos solo se llevo a cabo en esta población debido a problemas operativos.



Figura 5. Selección y marcaje de un individuo de *M. geometrizzans* entre el dosel de *Parkinsonia praecox* en Zapotitlán Salinas.

Se utilizó un modelo GLM (distribución normal y función identidad) para evaluar si el promedio de la RFA instantánea interceptada en las ramas de los individuos expuestos es mayor que en aquellas de los individuos bajo sombreado natural. Para evaluar las diferencias en la RFA instantánea interceptada en las ramas seleccionadas en individuos expuestos a la radiación solar directa y bajo sombra natural, se comparó la desviación estándar de la RFA instantánea con una prueba de t (Zar, 2010). Se utilizaron pruebas de Rayleigh para probar si la distribución circular de las medias angulares de la distribución de frutos de las ramas seleccionadas en individuos expuestos y bajo sombra natural difieren de la uniformidad (Zar, 2010). El número promedio de frutos producidos en ramas de individuos expuestos y

bajo sombra natural se comparó utilizando un modelo GLM (distribución de Poisson y función log-link). Para evaluar el efecto del promedio de la RFA instantánea sobre el número promedio de frutos producidos en las ramas de individuos expuestos y bajo sombra natural, se utilizaron modelos GLM (distribución de Poisson y función log-link). Para los GLM se utilizó el programa JMP versión 10.0.0 (SAS Institute, 2012), mientras que para los análisis de estadística circular se utilizó el programa estadístico ORIANA para Windows versión 4.02 (Kovach, 2013).

5. RESULTADOS

5.1 Orientación de los frutos

Los frutos de las tres poblaciones en cada una de las tres fechas mostraron una media angular significativa (Prueba de Raleigh, Tabla 1, Figura 6). En el periodo de marzo-abril y mayo-(i) junio, la orientación media fue hacia el sur, entre 136.44° y 206.88° (Tabla 1, Figura 6). Sin embargo, en junio(f)-julio (Tabla 1, Figura 6), la orientación media fue hacia el sur en San Luis Potosí (194.36°) y Metztitlán (149.81°), mientras en Zapotitlán, la orientación media fue hacia el este (108.18° , Tabla 1, Figura 6). Las pruebas de F de Williams-Watson para múltiples muestras indican diferencias significativas entre las poblaciones en las tres fechas ($F_{2,16560} = 121.4, p < 0.0001$, $F_{2,18597} = 394.45, p < 0.0001$ y $F_{2,1139} = 277.9, p < 0.0001$, respectivamente).

Tabla 1. Resultados de la estadística circular para la orientación de los frutos en tres poblaciones de *Myrtillocactus geometrizans* en tres fechas distintas. $\bar{\alpha}$ = media angular, κ = parámetro de concentración, DE_{circular} = desviación estándar circular, EE_{circular} = error estándar circular de $\bar{\alpha}$, I.C. 95% = intervalo de confianza de 95% para $\bar{\alpha}$.

Población/fecha	Número de frutos	$\bar{\alpha}$	κ	DE_{circular}	EE_{circular}	I.C. 95%	Prueba de uniformidad de Rayleigh (p)
San Luis Potosí							
marzo - abril	6019	182.19°	0.446	100.06°	2.36°	177.54°–186.83°	< 0.0001
mayo - (i)junio	8050	206.88°	0.184	125.26°	4.91°	197.24°–216.52°	< 0.0001
junio(f) - julio	4657	194.36°	0.104	139.28°	11.39°	172.03°–216.69°	< 0.0001
Metztitlán							
marzo - abril	2849	150.22°	0.636	88.54°	2.44°	145.43°–155.22°	< 0.0001
mayo - (i)junio	4401	154.79°	0.417	102.10°	2.95°	148.99°–160.59°	< 0.0001
junio(f) - julio	2860	149.81°	0.307	111.28°	4.96°	140.08°–159.55°	< 0.0001
Zapotitlán							
marzo - abril	7695	155.50°	0.229	119.50°	4.05°	147.55°–163.44°	< 0.0001
mayo - (i)junio	6149	136.44°	0.184	125.20°	5.61°	125.44°–147.44°	< 0.0001
junio(f) - julio	3825	108.18°	0.233	118.97°	5.63°	97.13°–119.23°	< 0.0001

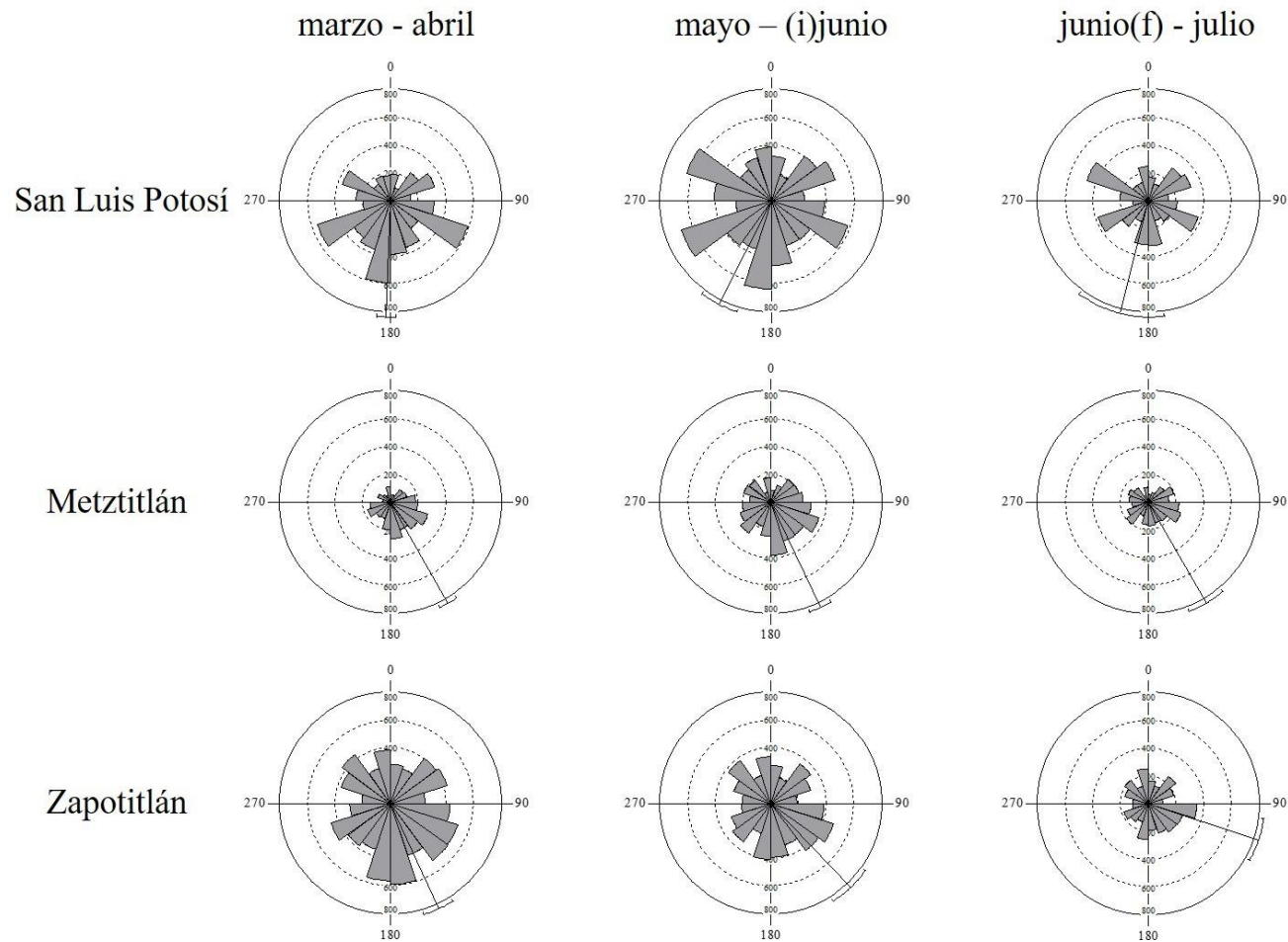


Figura 6. Distribución circular de la orientación de los frutos en las tres poblaciones estudiadas de *Myrtillocactus geometrizans* en tres fechas distintas. Las medias angulares e intervalos de confianza de 95% se indican para cada distribución.

5.2 Intercepción de Radiación Fotosintéticamente Activa, Acumulación Nocturna de Ácidos y producción de frutos en costillas con distinta orientación

Hubo un efecto significativo de la orientación de las costillas sobre el número de frutos y las tres poblaciones presentaron el mayor número de frutos en las costillas orientadas hacia el sur (Figura 7a). Las regresiones periódicas mostraron que el número de frutos aumentó significativamente hacia 184.5° en San Luis Potosí ($x^2 = 979.69$, $p = 0.0127$, $r^2 = 0.37$), 182.5° en Metztlán ($x^2 = 394.79$, $p = 0.0229$, $r^2 = 0.26$) y 161.0° en Zapotitlán ($x^2 = 658.02$, $p = 0.0009$, $r^2 = 0.47$). Estos resultados son consistentes con la orientación media hacia el sur en las tres poblaciones. Por otra parte, las regresiones periódicas revelaron que la relación entre la orientación de las costillas y la RFA total diaria interceptada fue estadísticamente significativa en Metztlán ($x^2 = 112.7$, $p = 0.0008$, $r^2 = 0.47$, Figura 7b) y marginalmente significativa en San Luis Potosí ($x^2 = 866$, $p = 0.0526$, $r^2 = 0.21$, Figura 7b). La RFA total diaria aumentó significativamente hacia 182.5° en Metztlán y 184.5° en San Luis Potosí. Sin embargo, esta relación no fue significativa en Zapotitlán ($x^2 = 271.59$, $p = 0.1236$, $r^2 = 0.14$).

En marzo - abril, el número de frutos fue significativamente diferente entre poblaciones ($x^2 = 54.00$, $gl = 2$, $p < 0.0001$). Metztlán presentó el menor número de frutos por costilla (media \pm EE: 5.81 ± 1.49) en comparación con San Luis Potosí (11.71 ± 2.41) y Zapotitlán (12.81 ± 2.27). En este periodo, tanto la RFA total diaria como la NAA tuvieron un efecto positivo significativo sobre el número de frutos en dos poblaciones ($x^2 = 21.08$, $gl = 1$, $p < 0.0001$ y $x^2 = 33.30$, $gl = 1$, $p < 0.0001$, respectivamente). A nivel poblacional en este periodo (i.e., marzo - abril), se encontró un efecto significativo positivo de la RFA total diaria sobre el número de frutos en San Luis Potosí ($x^2 = 13.74$, $gl = 1$, $p = 0.0002$),

Metztitlán ($x^2 = 17.36$, $gl = 1$, $p < 0.0001$) y Zapotitlán ($x^2 = 4.33$, $gl = 1$, $p = 0.0374$) (Figura 8). Además, hubo efectos positivos significativos de NAA sobre el número de frutos para San Luis Potosí ($x^2 = 19.91$, $gl = 1$, $p < 0.0001$) y Zapotitlán ($x^2 = 34.41$, $gl = 1$, $p < 0.0001$ Figura 8). Sin embargo, en Metztitlán no se detectó esa relación ($x^2 = 1.19$, $gl = 1$, $p = 0.2751$), posiblemente debido a que esta población produjo menos frutos durante el estudio (Figura 8).

En el periodo de mayo – (i)junio, no se detectaron diferencias significativas entre las poblaciones en el número de frutos ($x^2 = 1.64$, $gl = 2$, $p = 0.4387$). Pero si se detectó un efecto positivo significativo de la RFA total diaria interceptada en marzo – abril sobre el número de frutos ($x^2 = 14.05$, $gl = 1$, $p = 0.0002$). Por el contrario, el efecto de la NAA sobre el número de frutos no fue estadísticamente significativo ($x^2 = 0.61$, $gl = 1$, $p = 0.4328$). En junio(f) – julio, no se detectaron diferencias significativas entre las poblaciones en el número de frutos ($x^2 = 2.53$, $gl = 2$, $p = 0.2822$) y ningún efecto significativo de la RFA total diaria o de la NAA sobre el número de frutos ($x^2 = 2.5$, $gl = 1$, $p = 0.0912$ y $x^2 = 0.08$, $gl = 1$, $p = 0.7704$, respectivamente).

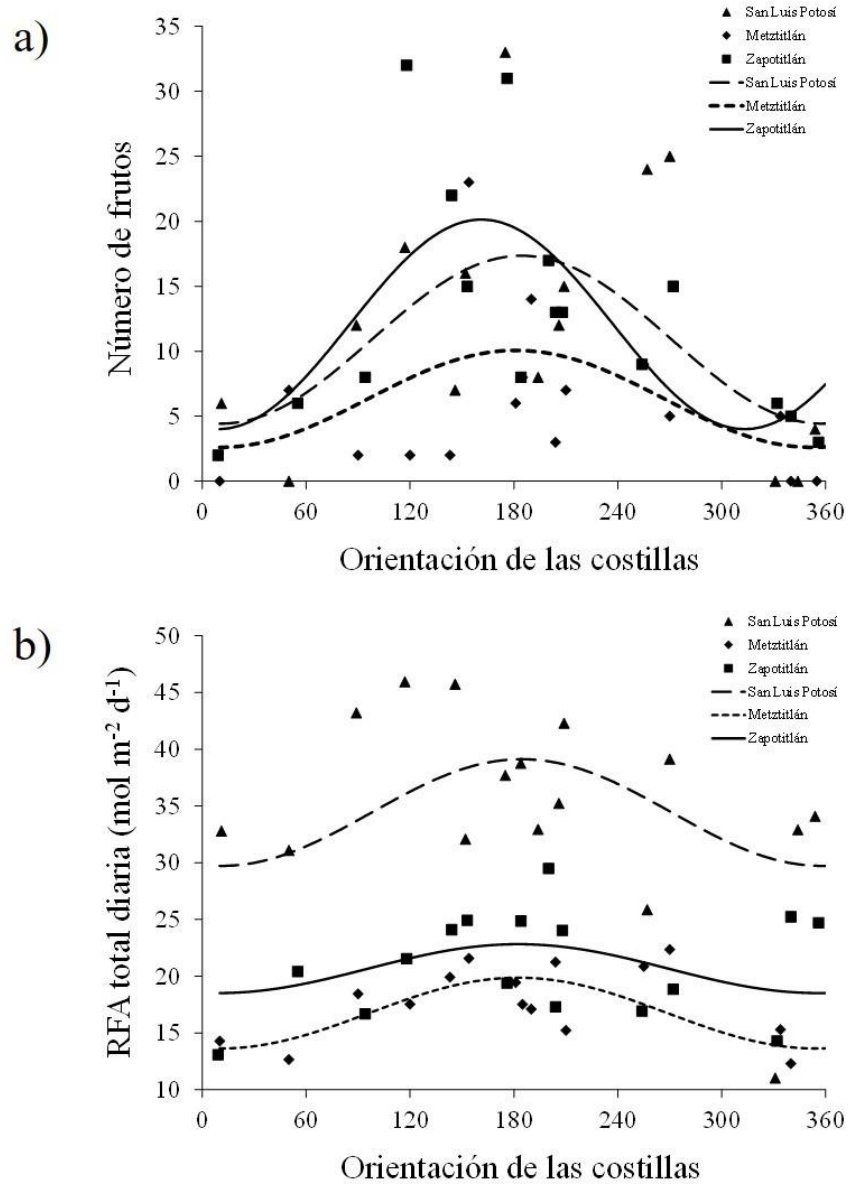


Figura 7. Regresiones periódicas entre (a) orientación de la costilla y el número de frutos y (b) orientación de la costilla y la RFA total diaria de *Myrtillocactus geometrizans* en las tres poblaciones estudiadas en marzo-abril.

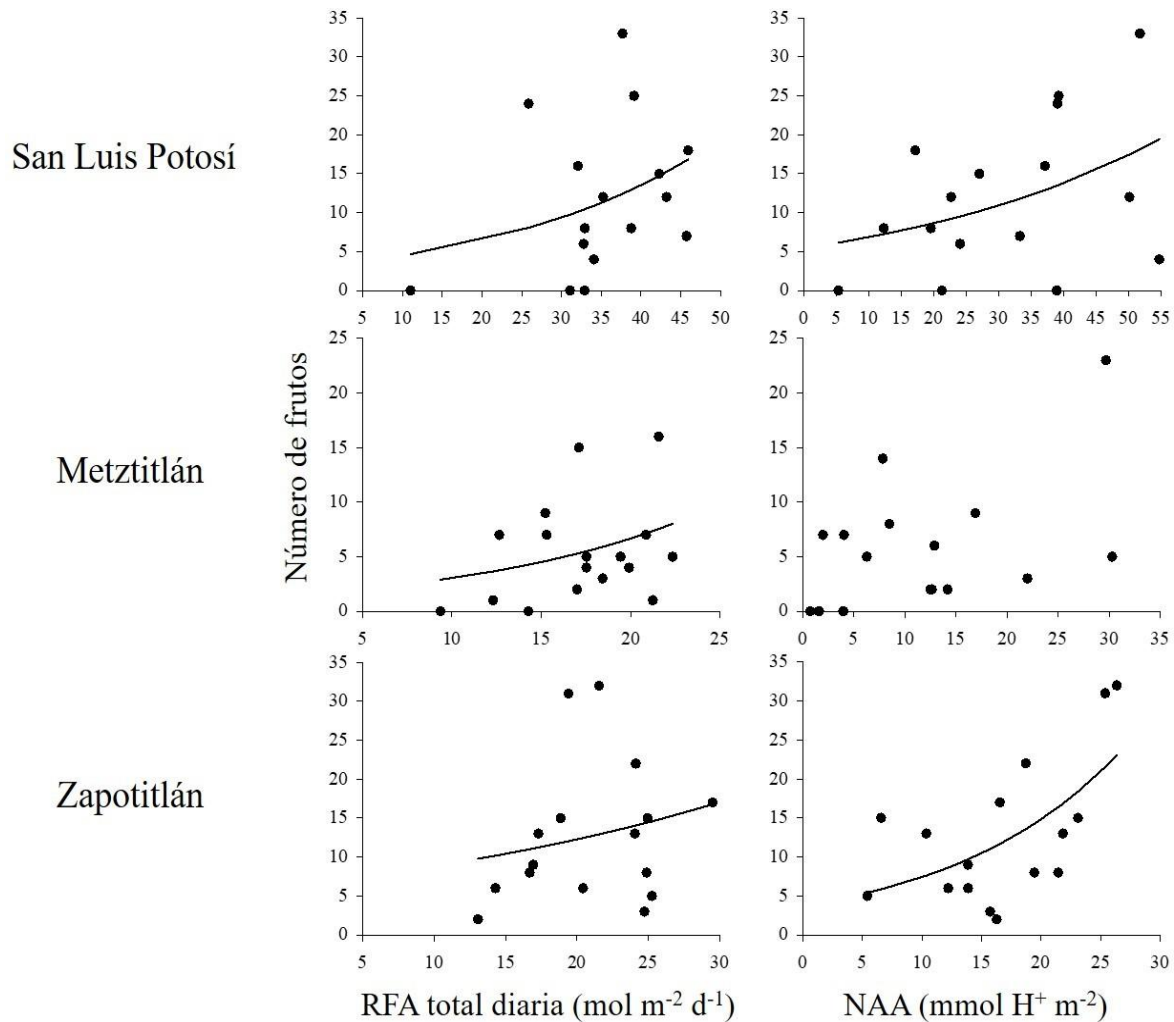


Figura 8. Efecto de la Radiación Fotosintéticamente Activa total diaria (RFA total diaria) y la acumulación nocturna de ácidos (NAA) sobre el número total de frutos en costillas con diferente orientación de *Myrtillocactus geometrizans* en las tres poblaciones estudiadas en marzo – abril.

5.3 Rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ PSII), disipación de calor no fotoquímico (NPQ) y transporte efectivo de electrones (ETR) en costillas con distinta orientación en tres poblaciones de *M. geometrizans*

5.3.1 Comportamiento del rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ PSII) en costillas con diferente orientación de cada localidad

Los análisis no revelaron diferencias significativas en los valores promedio de los cambios en el rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ PSII) en costillas con distinta orientación en ninguna de las tres poblaciones (Metztitlán: $F_{3, 12} = 1.46$, $p = 0.2747$; San Luis Potosí: $F_{3, 12} = 0.17$, $p = 0.9144$; Zapotitlán: $F_{3, 12} = 1.02$, $p = 0.4192$; Tabla 3; Figura 9). En las tres poblaciones, el valor mínimo se alcanzó entre las 07:00 y 08:00 h en las costillas norte en San Luis Potosí y Zapotitlán, mientras en Metztitlán se presentó en las costillas sur (Tabla 3; Figura 9A, C y B).

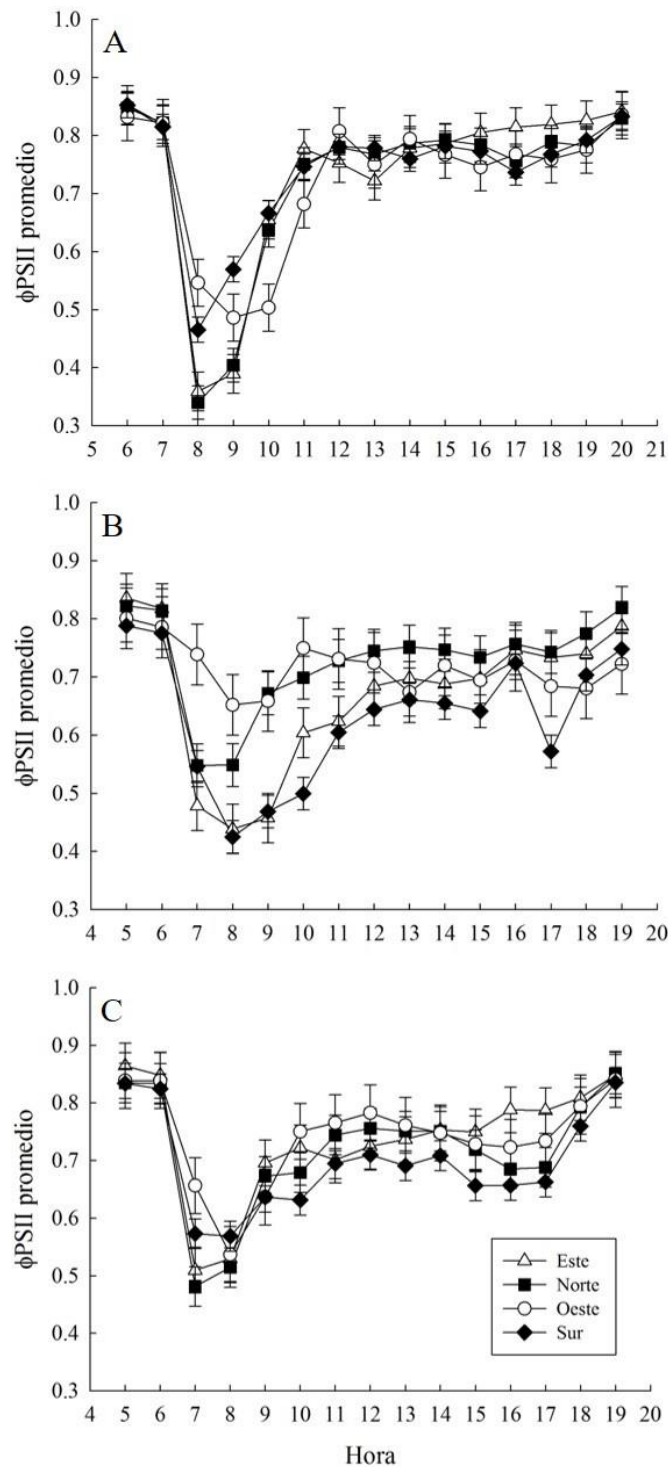


Figura 9. Cambios en el rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ_{PSII}) por horas en costillas con diferente orientación de *M. geometrizans* para cada localidad. Valores promedio \pm EE. (A = San Luis Potosí, B = Metztlán y C = Zapotitlán).

Tabla 2. Medias (\pm EE) de los cambios en el rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ PSII) en costillas con distinta orientación de *Myrtillocactus geometrizans* en tres poblaciones.

Orientación/Población	San Luis Potosí	Zapotitlán	Metztlán
Oeste	0.72 \pm 0.02	0.74 \pm 0.03	0.71 \pm 0.05
Sur	0.74 \pm 0.01	0.69 \pm 0.01	0.63 \pm 0.03
Este	0.73 \pm 0.02	0.73 \pm 0.02	0.66 \pm 0.04
Norte	0.72 \pm 0.02	0.71 \pm 0.02	0.72 \pm 0.04

5.3.2 Diferencias entre los valores de la tasa de transporte de electrones en costillas con distinta orientación

Los valores promedio de la tasa de transporte de electrones (ETR) resultaron significativamente diferentes en costillas con distinta orientación en Metztlán ($F_{3, 12} = 4.45$, $p = 0.0254$; Tabla 4; Figura 10B). Las costillas oeste presentaron un valor promedio del transporte efectivo de electrones (ETR) significativamente mayor que el registrado en las costillas norte ($p < 0.05$; Tabla 4). No se detectaron diferencias significativas en los valores promedio del transporte efectivo de electrones (ETR) en costillas con distinta orientación en San Luis Potosí ($F_{3, 12} = 2.19$, $p = 0.1419$) y Zapotitlán ($F_{3, 12} = 1.07$, $p = 0.3984$; Tabla 4). El valor promedio más alto de ETR se alcanzó a las 14:00 h en las costillas norte en Metztlán, a las 12:00 h en las costillas este en San Luis Potosí y a las 16:00 h en las costillas oeste en Zapotitlán (Figura 10B, A y B).

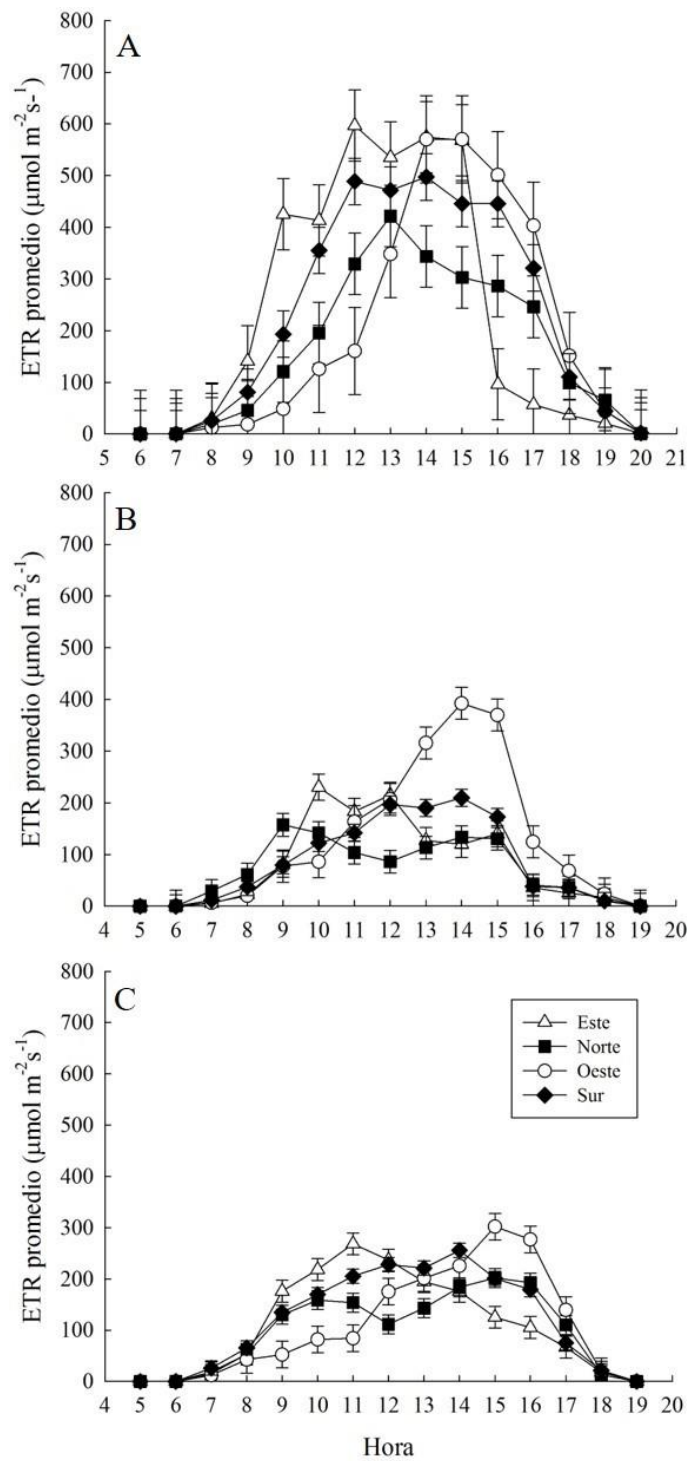


Figura 10. Seguimiento diurno del comportamiento de la tasa de transporte de electrones (ETR) por horas en costillas con diferente orientación de *M. geometrizans* en cada población. Valores promedio \pm EE (A = San Luis Potosí, B = Metztlán y C = Zapotitlán).

Tabla 3. Medias (\pm EE) de la tasa de transporte de electrones (ETR) en costillas con distinta orientación de *Myrtillocactus geometrizans* en tres poblaciones. Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Orientación/Población	San Luis Potosí	Zapotitlán	Metztitlán
Oeste	197.06 \pm 31.95	107.50 \pm 13.33	123.64 \pm 12.26 ^{ab}
Sur	232.10 \pm 17.08	118.72 \pm 7.12	83.00 \pm 6.55 ^{abc}
Este	233.06 \pm 26.09	110.38 \pm 10.88	80.13 \pm 10.01 ^{abc}
Norte	165.00 \pm 22.59	97.75 \pm 9.43	69.69 \pm 8.67 ^c

5.3.3 Comportamiento de los valores de disipación de calor no fotoquímico (NPQ) en costillas con diferente orientación de cada población

El promedio de la disipación de calor no fotoquímico (NPQ) fue significativamente diferente en costillas con distinta orientación en Metztitlán ($F_{3, 12} = 5.17$, $p = 0.0159$; Tabla 5; Figura 11B). En esta población, las costillas con orientación hacia el este presentaron valores promedio de NPQ significativamente más altos que los registrados en las costillas norte y oeste ($p < 0.05$; Tabla 5; Figura 11B). No se detectaron diferencias significativas en los valores promedio NPQ en costillas con distinta orientación en San Luis Potosí ($F_{3, 12} = 0.45$, $p = 0.7239$) y Zapotitlán ($F_{3, 12} = 0.77$, $p = 0.5314$; Tabla 5). El valor promedio de NPQ más alto se alcanzó en las costillas con orientación este a las 09:00 h en Metztitlán y San Luis Potosí, y a las 07:00 h en Zapotitlán (Figura 11B, A y C).

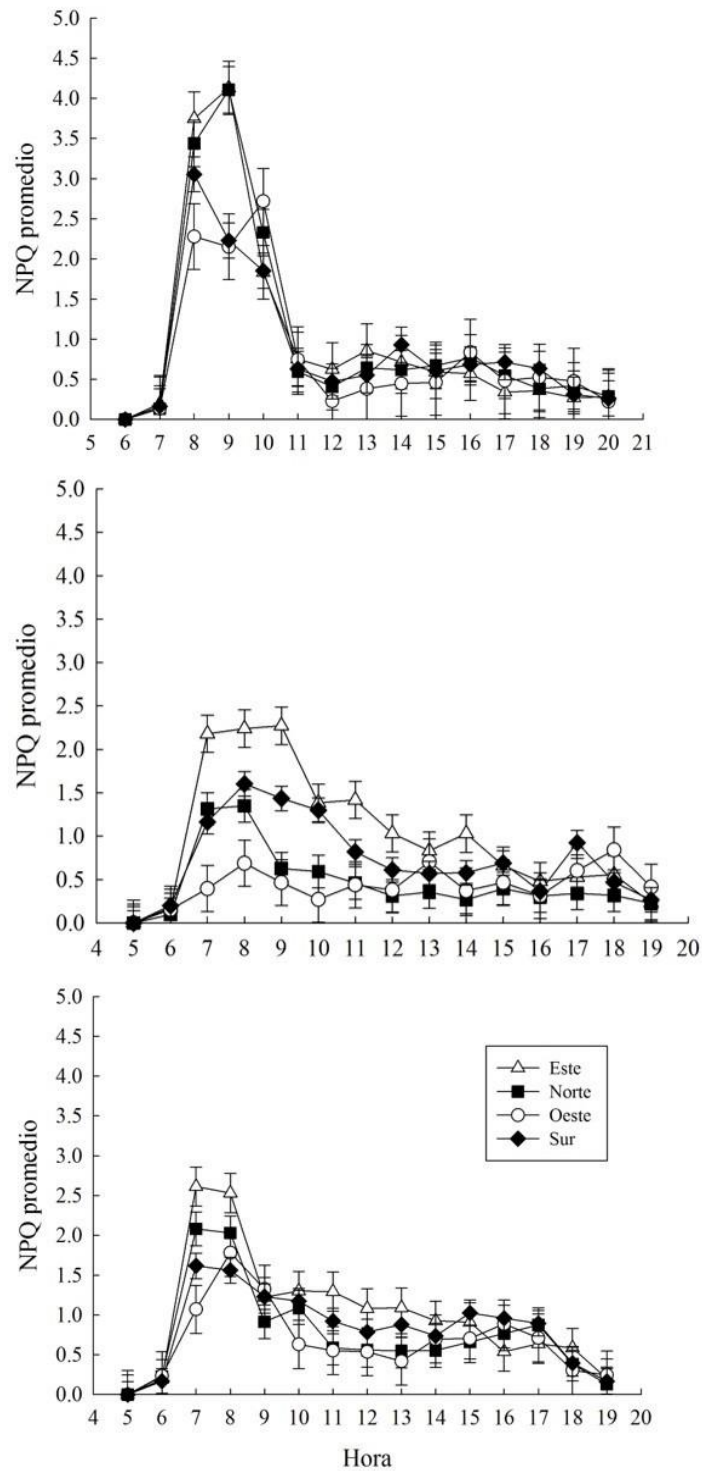


Figura 11. Comportamiento de la disipación de calor no fotoquímico (NPQ) por horas en costillas con diferente orientación de *M. geometrizans* en cada población. Valores promedio \pm EE (A = San Luis Potosí, B = Metztlán y C = Zapotitlán).

Tabla 4. Medias (\pm EE) de disipación de calor no fotoquímico (NPQ) en costillas con distinta orientación de *Myrtillocactus geometrizans* en tres poblaciones. Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Orientación/Población	San Luis Potosí	Zapotitlán	Metztlán
Oeste	0.80 \pm 0.20	0.67 \pm 0.18	0.43 \pm 0.14 ^c
Sur	0.87 \pm 0.10	0.83 \pm 0.10	0.73 \pm 0.07 ^{abc}
Este	1.01 \pm 0.16	1.00 \pm 0.15	1.00 \pm 0.11 ^{ab}
Norte	1.02 \pm 0.14	0.76 \pm 0.13	0.46 \pm 0.10 ^c

Los resultados relacionados con el porcentaje máximo de luz absorbida que se puede procesar en la fotoquímica del PSII por los individuos de *M. geometrizans* en las tres poblaciones y distintas orientaciones se muestran a continuación:

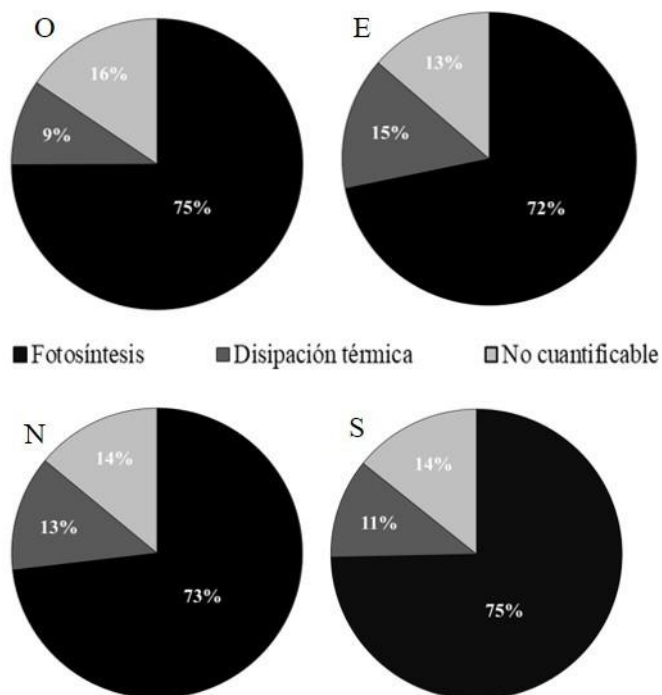


Figura 12. Estimación de las fracciones de la luz integrada utilizada a través del transporte de electrones fotosintéticos y la disipación térmica en las ramas de *M. geometrizans* en cuatro diferentes orientaciones en San Luis Potosí (O = oeste, E = este, N = Norte y S = Sur).

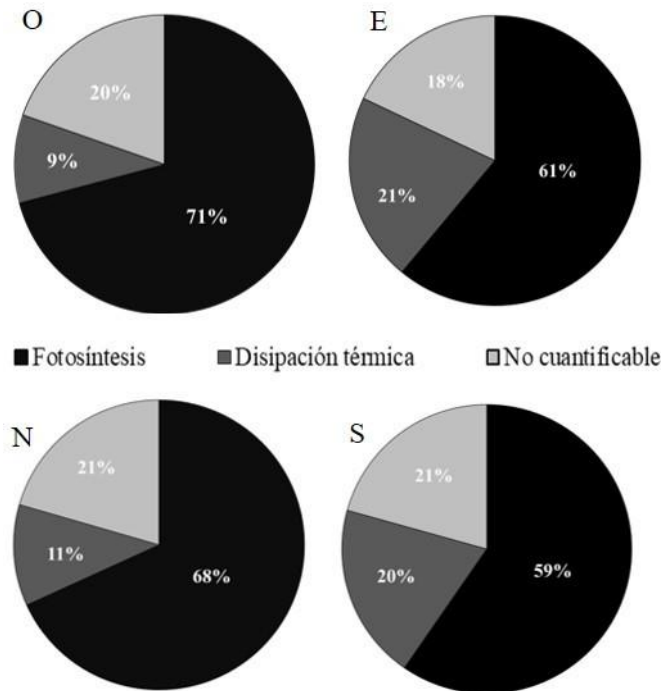


Figura 13. Estimación de las fracciones de la luz integrada utilizada a través del transporte de electrones fotosintéticos y la disipación térmica en las ramas de *M. geometrizans* en cuatro diferentes orientaciones en Metztitlán (O =oeste, E = este, N = Norte y S = Sur).

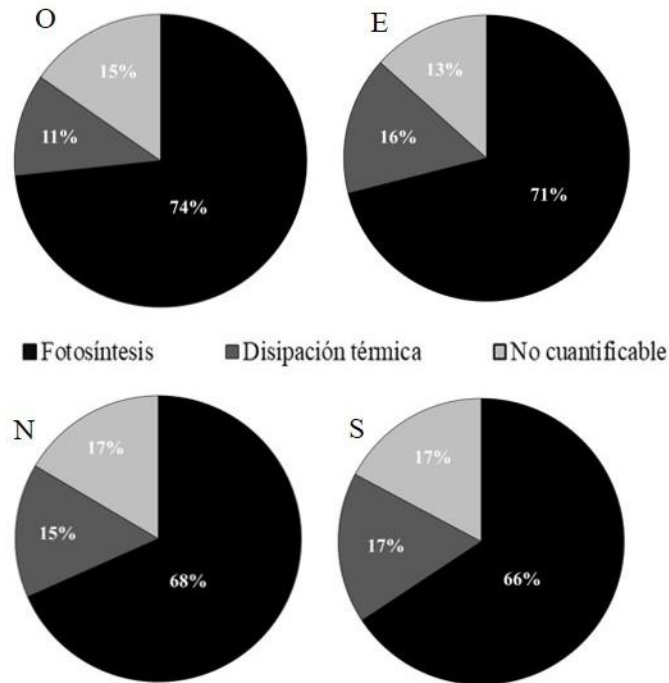


Figura 14. Estimación de las fracciones de la luz integrada utilizada a través del transporte de electrones fotosintéticos y la disipación térmica en las ramas de *M. geometrizans* en cuatro diferentes orientaciones en Zapotitlán (O =oeste, E = este, N = Norte y S = Sur).

De acuerdo con los cambios en la integración de luz absorbida utilizada en la fotoquímica del PSII y la disipación de energía de la antena del PSII determinadas para cada orientación y cada sitio, la tasa fotoquímica fue más alta en orientación oeste y sur para los individuos de SLP (ambas con 75%) (Fig. 12), en Zapotitlán (74%) (Figura 14) y para Metztlán fue en orientación oeste (71%) mientras que la proporción más baja se presentó en el sitio de Metztlán y Zapotitlán (59 y 66 % respectivamente) en orientación sur (Fig. 13 y 14).

Por otro lado, la tasa de disipación térmica fue mayor en Metztlán en orientación este (21%) (Figura 13), Zapotitlán en orientación sur (17%) (Figura 14) y en San Luis Potosí en orientación este (15%) (Figura 12) cabe mencionar que es en este último sitio la orientación

este, que es la que recibe mayor cantidad de RFA (2237.25 ± 106.18), también presenta la mayor D para el mismo sitio.

5.4 Intercepción de Radiación Fotosintéticamente Activa y producción de frutos en ramas de *M. geometrizans* expuestas a radiación solar directa y bajo sombra natural

La RFA instantánea promedio interceptada por las costillas de las ramas expuestas a la radiación solar directa fue significativamente mayor que en las costillas de las ramas bajo sombra natural ($\chi^2 = 26.80$, $gl = 1$, $p < 0.0001$: Figura 15). En promedio, las costillas de ramas expuestas reciben $365.515 \pm 18.224 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ mientras en las costillas de las ramas sombreadas fue de $238.430 \pm 12.742 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Figura 15). Este resultado está relacionado con el número promedio de frutos contabilizados en las costillas de las ramas expuestas (11.37 ± 1.25) que fue significativamente mayor que los registrados en las costillas de las ramas bajo sombra natural (8.78 ± 1.22) ($\chi^2 = 9.99$, $gl = 1$, $p = 0.0016$) (Figura 16).

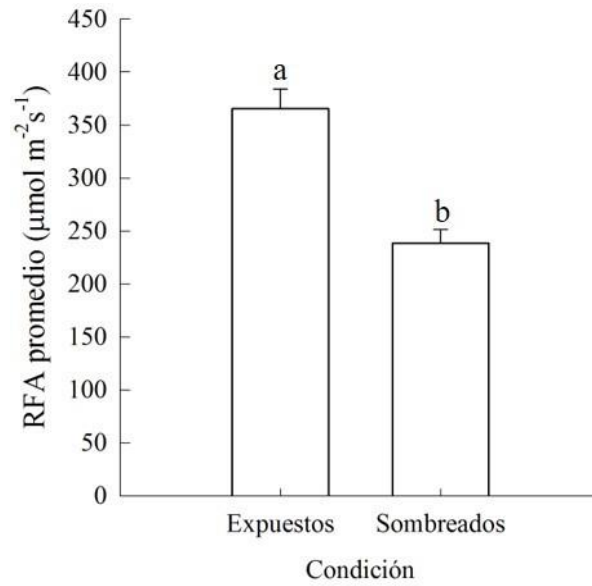


Figura 15. Comparación de la radiación fotosintéticamente activa instantánea promedio interceptada por las costillas de *M. geometrizans* en individuos sombreados y expuestos a la radiación solar directa en Zapotitlán. Valores promedio \pm EE (n =30 para cada condición).

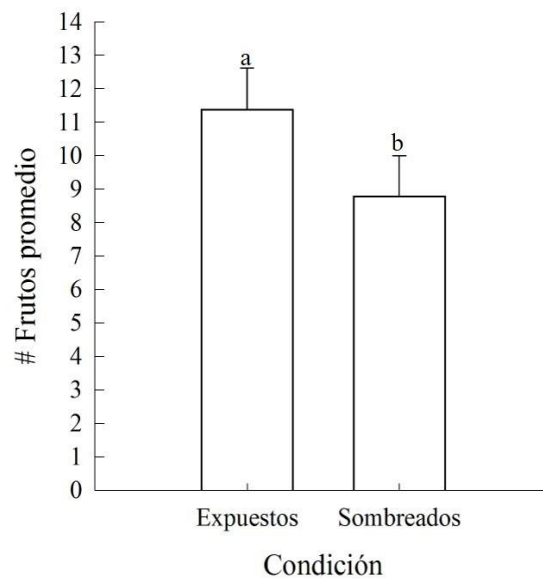


Figura 16. Comparación de la producción de frutos promedio de *M. geometrizans* en individuos sombreados y expuestos a la radiación solar directa en Zapotitlán. Valores promedio \pm EE.

Por otro lado, la desviación estándar promedio de la RFA instantánea interceptada en costillas de las ramas expuestas y sombreadas fue significativamente diferente ($t = 3.09$, $gl = 28$, $p = 0.0035$; Figura 17). La desviación estándar promedio de la RFA instantánea interceptada en costillas de ramas expuestas fue mayor ($103.92 \pm 14.837 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) que en las de ramas sombreadas ($53.277 \pm 6.839 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; Figura 17). De acuerdo con este resultado la RFA instantánea interceptada en las costillas de las ramas sombreadas es significativamente menos variable que la RFA instantánea interceptada en las costillas de las ramas expuestas.

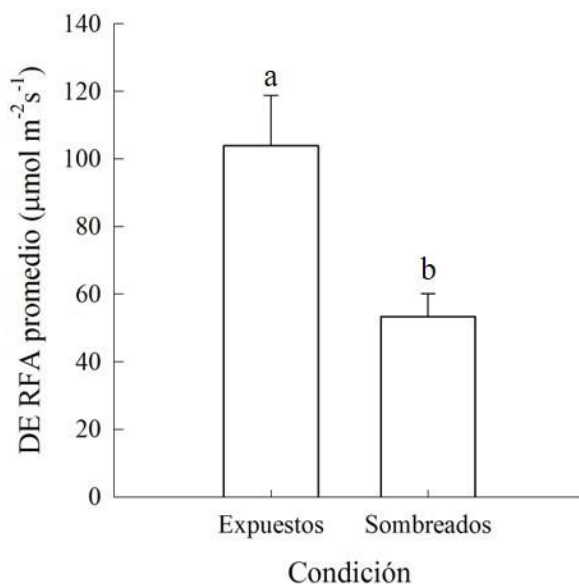


Figura 17. Desviación estándar promedio de la RFA instantánea interceptada en costillas de ramas expuestas a la radiación solar directa y sombreadas en individuos de *M. geometrizans* en Zapotitlán. Valores promedio \pm EE.

La distribución circular de las medias angulares de la distribución de frutos de las ramas expuestas fue significativamente distinta de la uniformidad (Prueba de Rayleigh, $p = 0.0410$: Figura 18a) con una media angular significativa de $137.27^\circ \pm 22.13^\circ$ (Figura 18a). Por el contrario, la distribución circular de las medias angulares de la distribución de frutos de las ramas sombreadas no fue distinta de la uniformidad (Prueba de Rayleigh, $p = 0.0950$: Figura 18b).

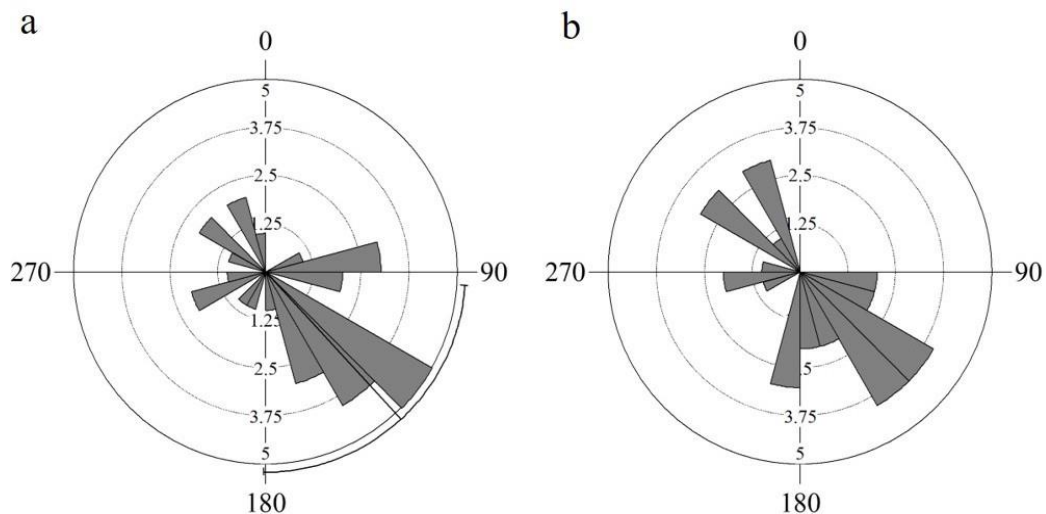


Figura 18. Distribución circular de las medias angulares de la distribución de frutos de ramas a) expuestas a radiación solar directa y b) sombreadas de *Myrtillocactus geometrizans* en Zapotitlán. La media angular e intervalo de confianza de 95% se indica solo para las ramas expuestas (Prueba de Rayleigh, $p < 0.05$).

Se encontró una relación significativa y positiva del promedio de la RFA instantánea interceptada por las costillas de las ramas expuestas y el número de frutos producidos ($\chi^2 =$

14, $gl = 1$, $p = 0.0002$; Figura 19a). No obstante, esta relación no fue significativa en las ramas bajo sombra natural ($x^2 = 302$, $gl = 1$, $p = 0.0736$: Figura 19b).

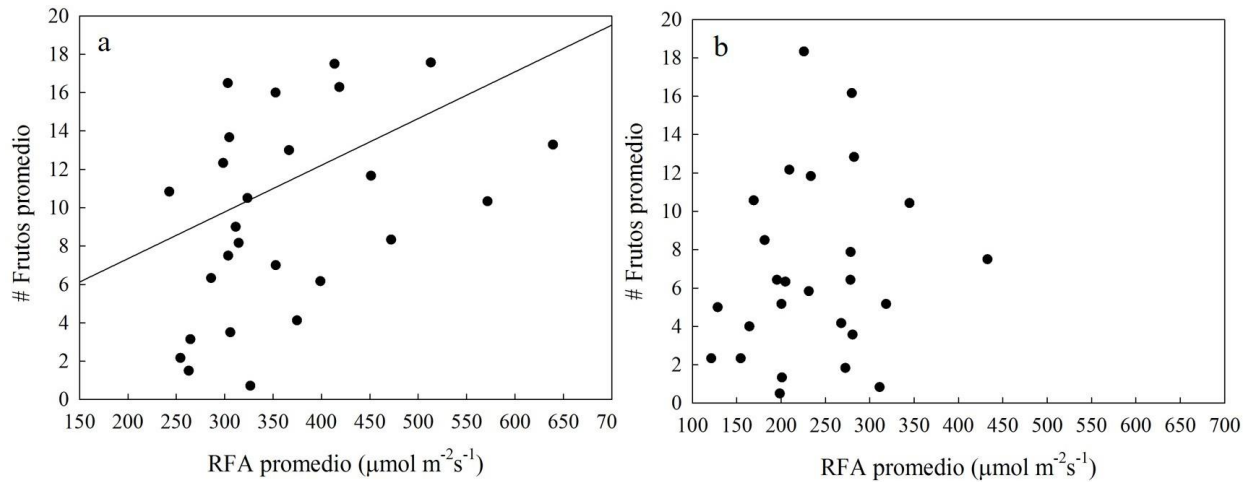


Figura 19. Efecto del promedio de la Radiación Fotosintéticamente Activa instantánea interceptada sobre el número promedio de frutos en las costillas de ramas a) expuestas a radiación solar directa y b) sombreadas de *Myrtillocactus. geometrizans* en Zapotitlán. Solo se muestra el modelo significativo para las ramas expuestas ($p = 0.0002$).

6. DISCUSIÓN

6.1 Orientación de los frutos

La explicación acerca de la orientación ecuatorial de las estructuras reproductivas de los cactus columnares extratropicales, sugerida por Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner (2000), indica que la mayor cantidad de RFA recibida por las costillas y las ramas ecuatoriales, incrementa la ganancia de carbono. Por lo tanto, en el hemisferio norte, la alta interceptación de RFA total diaria en las costillas y ramas del sur resultaría en mayores recursos disponibles para la producción de frutos (Figueroa-Castro y Valverde, 2011). En este estudio, encontramos evidencia que sugiere que estos factores son responsables del patrón de orientación sureña en los frutos observados en poblaciones de *M. geometrizans*, un cactus columnar intertropical. Aunque no se hizo, cabe mencionar que se podría proporcionar más evidencia utilizando un analizador de gas infrarrojo (IRGA) para documentar patrones de intercambio de gas entre costillas con diferente orientación, como se ha documentado en otras especies columnares (Bronson *et al.*, 2011).

Aunque la dirección media fue diferente entre las poblaciones de *M. geometrizans*, la orientación media de los frutos mostró un acimut consistente hacia el sur (136.44 - 206.88°), al menos durante la primavera (es decir, finales de marzo-principios de abril y finales de mayo-principios de junio). Sin embargo, al final de la temporada de fructificación (es decir, a finales de junio-principios de julio), la población más sureña, Zapotitlán, presentó una orientación este (108.18 °), probablemente porque en la población de Zapotitlán (18° N), las costillas orientadas hacia el este y oeste interceptan la mayor cantidad de RFA al comienzo del verano (Nobel, 1985;1988; Gibson y Nobel, 1986). En las

tres poblaciones estudiadas de *M. geometrizzans*, los modelos de regresión periódica indican que la máxima producción de frutos corresponde con orientaciones en dirección 184.5°, 182.5° y 161° en San Luis Potosí, Metztlán y Zapotitlán, respectivamente. De manera similar, las costillas del sur también recibieron mayor RFA diaria total, alcanzando valores máximos hacia los 184.5 ° y 182.5° en San Luis Potosí y Metztlán, respectivamente. Sin embargo, este patrón no tuvo soporte estadístico en Zapotitlán, la población más sureña, posiblemente porque en las latitudes más bajas del hemisferio norte, la incidencia de luz en las costillas del sur sería menos intensa, que en latitudes más altas debido al ángulo de incidencia de la radiación entrante (Nobel, 1986) durante el verano en esa región.

6.2 Intercepción de Radiación Fotosintéticamente Activa, Acumulación Nocturna de Ácidos y producción de frutos en costillas con distinta orientación

En términos generales, los resultados sugieren que las costillas de *M. geometrizzans* orientadas hacia el sur reciben la RFA diaria total más alta y producen la mayor cantidad de frutos. Para especies extratropicales, se observaron resultados similares en *Pachycereus pringlei* (Tinoco-Ojanguren y Molina Freaner, 2000) y *P. pecten-aboriginum* (Aguilar-Gastelum y Molina-Freaner, 2015) en el desierto de Sonora. Ambos estudios reportaron que las costillas orientadas hacia el sur reciben la mayor cantidad de RFA y presentaron la mayor cantidad de estructuras reproductivas. Así mismo, en *P. weberi*, una especie intertropical, las flores y los frutos se producen principalmente en las costillas orientadas al sur-sureste (Córdova-Acosta, 2011), las cuales reciben más RFA total diaria (Figueroa-Castro y Valverde, 2011).

Los análisis durante la temporada de fructificación revelaron que la RFA diaria total incrementa la producción de frutos en algunas costillas y orientaciones, principalmente en las costillas orientadas hacia el sur. Por otra parte, también hemos encontrado resultados similares para el efecto de NAA en el número de frutos. Por otra parte, también hemos encontrado resultados similares para el efecto de NAA en el número de frutos. En los cactus, la NAA se ha utilizado como una medida de la ganancia de carbono (Nobel y Hartsock, 1983; Gibson y Nobel, 1986; Sortibran *et al.*, 2005) y, por lo tanto, aquellas costillas que experimentan más ganancia de carbono producen más frutos.

El efecto positivo de los altos valores diarios totales de RFA y NAA en la producción de frutos proporciona la evidencia más fuerte que respalda nuestra hipótesis. La relación positiva entre RFA y productividad ha sido documentada en varias especies de cactus (Gibson y Nobel, 1986; Nobel, 1988). Por ejemplo, durante la época reproductiva (mediados de la primavera), las flores de *P. weberi* orientadas al sur, comparadas con las flores orientadas hacia el norte, recibieron 18.19% más RFA diaria total (Figuroa-Castro y Valverde, 2011; Córdoba-Acosta, 2011), tuvieron un mayor número de óvulos por ovario (Figuroa-Castro y Valverde, 2011) y granos de polen por yema floral (Aguilar-García, 2012). Por otra parte, Figuroa-Castro y Valverde (2011) observaron semillas más pesadas en frutos orientados hacia el sur que en frutos orientados hacia el norte.

Debido a que la RFA incidente y la absorción de CO₂ dependen de la orientación de las costillas (Nobel y Pimienta-Barrios, 1995), las costillas o ramas con mayor RFA hacia el sur parecen ser más capaces de obtener recursos suficientes para producir frutos (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Figuroa-Castro y Valverde, 2011). Nuestro estudio aporta nuevas evidencias que sugieren que la ganancia neta de carbono diferencial entre

costillas o ramas, como consecuencia de la heterogeneidad en el ambiente lumínico a nivel de la planta, podría explicar el patrón de orientación sur de los frutos de *M. geometrizzans*, tanto dentro como entre poblaciones.

A pesar de que la evidencia con respecto a la distribución circular no aleatoria de los frutos de cactus columnares se puede remontar a Johnson (1924) para la orientación de las flores de *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose, una especie nativa del desierto de Sonora, la evidencia sigue siendo escasa y limitada para especies extratropicales (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Aguilar-Gastelum y Molina-Freaner, 2015; Warren *et al.*, 2016). Para especies de cactus columnares extratropicales, las costillas o ramas con orientación ecuatorial reciben más RFA durante todo el año. Sin embargo, para las especies intertropicales, la cantidad de RFA recibida por las ramas o costillas que se orientan hacia el ecuador varía entre estaciones. Por ejemplo, en las latitudes bajas del hemisferio norte (0°-20° N), las costillas orientadas hacia el norte y oeste experimentan una intercepción de RFA similar durante el solsticio de verano, mientras que las costillas orientadas hacia el sur reciben la RFA más baja (Nobel, 1985; Gibson y Nobel, 1986).

Nuestros resultados sugieren que los frutos de *M. geometrizzans* presentan un patrón de orientación similar al que presentan algunos cactus columnares extratropicales. Este es el primer estudio que prueba la hipótesis de que la mayor ganancia de carbono en las costillas ecuatoriales, está relacionada con una mayor interceptación de RFA (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000), así la RFA podría ser el principal factor responsable del patrón de orientación ecuatorial en estructuras reproductivas en una especie de cactus columnar intertropical.

Las plantas son organismos modulares que producen múltiples estructuras repetidas (Diggle, 2003). Una consecuencia inevitable de la modularidad de las plantas es la aparición de variaciones en las características de las réplicas del mismo órgano, como la flor, los frutos y las semillas, producidos no sólo en diferentes ramas, sino también dentro de la misma rama de una planta (Herrera 2009). Tal variación podría ser explicada por gradientes extrínsecos, que se definen como variaciones en algunos parámetros ambientales, en gran medida independientes de la arquitectura vegetal (Herrera, 2009). La orientación y la intensidad de la luz son ejemplos de tales parámetros. Herrera (2009) señala que la evidencia sobre tales gradientes extrínsecos en rasgos de estructuras reiteradas, con excepción de las hojas, es infrecuente para las plantas silvestres. Aunque se reconoce que existen altos niveles de variación dentro del mismo individuo y se considera que la modularidad tiene implicaciones ecológicas y evolutivas, hay pocos estudios que aborden estas respuestas modulares y algunos de estos infieren implícitamente que se dan las mismas respuestas en toda la planta (de Kroon *et al.*, 2005; Herrera 2009).

6.3 Rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II (Φ PSII), disipación de calor no fotoquímico (NPQ) y transporte efectivo de electrones (ETR) en costillas con distinta orientación en tres poblaciones de *M. geometrizans*

Los procesos fotoquímicos en las plantas son esenciales para casi todas las formas de vida en el planeta (Li *et al.*, 2000; Külheim, 2005). Las cactáceas adaptadas a los ambientes desérticos pueden recibir altas cantidades de luz y han desarrollado la capacidad de procesarla; la RFA instantánea recibida en algunas especies de cactus como *Opuntia basilaris* puede llegar a ser de $835 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Adams III *et al.*, 1987); en *Pachycereus pringlei* mayor a $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000); en

Mammillaria gaumeri $2250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Cervera *et al.*, 2007) y en el caso de *M. geometrizzans*, la RFA instantánea fue mayor en la localidad de San Luis Potosí ($2237 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) seguido de Metztlán y Zapotitlán ($> 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en ambas localidades), dependiendo de la orientación de las cotillas de las ramas. Sin embargo, a pesar de que las diferencias en la intercepción de radiación fueron significativas solo para las costillas en Metztlán, en todas las poblaciones analizadas la mayor intercepción de RFA se presentó en orientaciones sur, este y oeste, lo cual coincide con algunas especies del género *Opuntia* (Nobel, 1981, 1982; Nobel *et al.*, 1991), en cactus columnares como *Pachycereus pringlei* (Geller y Nobel, 1986; Tinoco-Ojanguran y Molina-Freaner, 2000), y *P. weberi* (Figueroa-Castro, 2011) y barriliformes como *Echinocactus platyacanthus* (Herce *et al.*, 2013). Existen importantes diferencias entre la cantidad de RFA que recibe cada individuo en cada una de sus distintas orientaciones; la orientación preferencial no solo de los tallos (Nobel 1981, 1982 a; Drezner 2017, 2020) sino también de las flores (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000) no ocurre de forma aleatoria. Este patrón tiene como fin maximizar la intercepción de la luz recibida durante todo el día, lo que supone una importante ganancia de carbono para la planta (Sortibrán *et al.*, 2005); debido a que de acuerdo a Nobel y Hartsock (1983) la acumulación nocturna de ácidos es un indicador de esta ganancia.

El transporte efectivo de electrones, al estar relacionado con la cantidad de luz que reciben y procesan las plantas, tiene un comportamiento similar al de la RFA, lo cual podría ser un indicativo de la actividad fotosintética de las plantas (Stemke y Santiago, 2011) debido a que esta tasa está relacionada con la fijación de carbono (Maxwell y Johnson, 2000). En *Opuntia macrorhiza*, cuando la incidencia de luz comienza a elevarse en la mañana (10 - 12 h), el ETR fue mayor debido a los altos niveles de CO_2 endógeno, consecuentemente, una

mayor proporción de la energía de excitación absorbida puede utilizarse en fotosíntesis (Barker y Adams III, 1997), aunque en nuestro caso en *M. geometrizzans* no se evaluaron los niveles de CO₂, la RFA y el ETR presentan un comportamiento similar y aunque no se midieron los niveles de CO₂ la acumulación de ácido málico fue alta al menos para dos poblaciones (SLP y Zapotitlán) que acorde a la literatura esto podría indicar que existe una eficiente asimilación de CO₂ (Barker y Adams III, 1997; Sortibran et al., 2005)

En individuos sanos y no estresados, la absorción de las hojas o tallos fotosintéticos, el valor del rendimiento fotosintético máximo es ≈ 0.7 a 0.85 (Rascher *et al.*, 2000; Woo *et al.*, 2008; Hendrickson *et al.*, 2004; Murchie y Lawson, 2013) como es el caso de algunas especies con CAM como en la familia Cactaceae (Adams III *et al.*, 1987). Así, un valor bajo indica daño en el aparato fotosintético o fotoinhibición (Adams III *et al.*, 1987; Maxwell y Johnson 2000; Murchie y Lawson 2013; Woo *et al.*, 2008). En el caso de los individuos analizados de *M. geometrizzans* en esta tesis, aunque no se registraron diferencias significativas de este parámetro entre las costillas de ninguna de las tres poblaciones, si se observó durante las primeras horas de la mañana (7-8 h) que se presentaron valores de Φ_{PSII} por debajo de 0.6 en todas las orientaciones, esto indica que están sometidos a algún tipo de estrés y probablemente se encuentren fotoinhibidos (Maxwell y Johnson, 2000; Murchie y Lawson, 2013). Se ha registrado que, durante las horas previas al amanecer, las plantas en campo experimentan una disminución en el rendimiento cuántico en cualquier orientación, la cual puede estar asociada a las bajas temperaturas (Krause, 1994; Barker *et al.*, 1998), a la presencia de una alta acidez en los tejidos (Barker *et al.*, 1998) o limitaciones en la disponibilidad de CO₂ endógeno (Barker y Adams III, 1997).

En algunas plantas CAM, como *Opuntia macrorhiza* (Barker y Adams III, 1997), *O. stricta* (Barker *et al.*, 1998) y *M. geometrizans*, también han registrado valores muy bajos de Φ PSII al amanecer. Esto puede deberse al estrés derivado de la baja temperatura y a las primeras horas de luz recibida, posiblemente ocasionado por un descenso en la tasa fotoquímica, a un atraso en la desadificación matutina o a la inactivación del flujo de electrones al centro de reacción del PSII (Hetherington *et al.*, 1989; Barker *et al.*, 1998). En *M. geometrizans*, el porcentaje estimado en las tasas fotoquímicas dirigido a la fotosíntesis fue mayor en orientaciones este, oeste y sur en SLP y Zapotitlán, lo cual coincide al menos, para la exposición sur de *Opuntia stricta*, que conforme va aumentando la temperatura y la luz por la mañana, la tasa de fotosíntesis aumenta y supera la de disipación debido a la presencia del ciclo de las xantofilas (Barker *et al.*, 1998).

Entonces valores muy bajos del máximo rendimiento cuántico del PSII, como los reportados en las especies antes mencionadas, indican que existe fotoinhibición (Adams III *et al.*, 1987; Maxwell y Johnson, 2000; Külheim *et al.*, 2002). Sin embargo, estas especies tienen la capacidad fisiológica de mitigarlos a través de la disipación de calor no fotoquímico (NPQ) (Huner *et al.*, 1993; Owens, 1994; Holt *et al.*, 2004; Barker *et al.*, 1998), ya que al mismo tiempo que ocurre la disminución del Φ PSII, hay un incremento eficiente cuando la energía recibida por la planta puede disiparse como calor, entonces esta respuesta incrementa cuando el rendimiento cuántico desciende (Külheim *et al.*, 2002).

En algunas plantas del género *Opuntia* spp., los valores altos en el máximo rendimiento cuántico del fotosistema II y en la disipación de calor no fotoquímico tienen una acción fotoprotectora en las plantas (Da Rosa Ferraz Jardim *et al.*, 2021). Barker y Adams III (1997), registraron que para *Opuntia macrorhiza* en las primeras horas de la mañana,

marcadas disminuciones en la eficiencia del PSII y aumentos en el NPQ; sugiriendo una posible inhibición del transporte de electrones lo que implica aumentos importantes en la disipación de energía. En el caso de *M. geometrizans*, los valores de NPQ solo fueron significativos en las costillas con distinta orientación en la población de Metztlán, y aunque no fue significativo para las otras dos poblaciones, hay una coincidencia con los valores altos de RFA.

Ante un incremento o exceso de energía lumínica recibida y/o absorbida por el PSII, que pueda ocasionar daños en el aparato fotosintético, y aunado a los valores bajos de eficiencia en la fotosíntesis, se activa el mecanismo NPQ, cuya función principal es mantener el balance entre la eficiencia máxima de la fotosíntesis y minimizar el daño al aparato fotosintético en condiciones de luz excesiva (Owens, 1994; Adams III *et al.*, 1996; Demmig-Adams y Adams III, 1996c). Además, cuando el porcentaje máximo de luz absorbida, la disipación térmica fue alta en la orientación este en SLP y oeste en Metztlán, lo que podría indicar que se está compensando el PSII al disipar la energía que recibe para evitar fotoinhibición.

La “activación” del mecanismo NPQ se inicia por la acumulación de protones (acidificación) en el lumen tilacoidal (Li *et al.*, 2000) que está linealmente relacionado con el ciclo de las xantofilas (Demmig-Adams y Adams III, 1996^{a,b,c}), debido a que los carotenoides involucrados en este ciclo solo están presentes en la membrana fotosintética. Estos tienen la capacidad de experimentar cambios rápidos en respuesta a estrés lumínico. Existe evidencia de la relación entre el aumento en los niveles de zeaxantina y el aumento en la disipación de energía (Demmig-Adams y Adams III, 1996 b; Müller *et al.*, 2001; da Rosa *et al.*, 2021) con el incremento de RFA y, aunque en este trabajo no se evaluó la

presencia y cantidad de estos carotenoides en *M. geometrizans*, esta podría ser una posible explicación del porqué, a pesar de presentar fotoinhibición por la mañana, no hubo fotodaño en el PSII.

A pesar de que no podemos asegurar que los parámetros fisiológicos analizados en esta tesis en los individuos de *M. geometrizans* en las tres poblaciones expliquen el patrón de orientación de las flores y frutos, se sabe que existen relaciones fuente-demanda en las plantas, en este sentido los frutos pueden jugar un papel de órgano demandante mediante la reasignación de azúcares, ya que en algunos casos la tasa fotosintética puede estar mediada por la tasa de utilización de carbono (Wardlaw 1990, Foyer y Paul, 2001). Además, es evidente que la radiación fotosintéticamente activa es clave para explicar este patrón, ya que existen varios estudios, incluyendo esta tesis, que han demostrado que la orientación o inclinación de tallos y estructuras reproductivas responden a la máxima intercepción de RFA; y derivado de ello se podría sugerir que algunas respuestas a nivel fotosintético brindarían a estas especies CAM mecanismos que ayuden a aprovechar de manera eficiente la luz que reciben.

Aunque también Da Rosa Ferraz Jardim *et al.* (2021), mencionan que en especies suculentas como Cactáceas y Agaváceas, si se presentan bajos niveles de ETR y altos de NPQ, podría estar relacionado con la plasticidad, sobre todo en especies que se desarrollan en ambientes semi áridos o áridos, aunque presenten una reducción en el rendimiento fotosintético, lo antes mencionado podría contribuir a la tolerancia de estas especies a factores adversos.

6.4 Intercepción de Radiación Fotosintéticamente Activa y producción de frutos en ramas de *M. geometrizans* expuestas a radiación solar directa y bajo sombra natural

Las condiciones microambientales en las que se desarrollan algunos individuos debajo del dosel ocasionan variaciones en la temperatura del aire, la humedad del suelo y la cantidad de radiación solar que reciben (Holmgren *et al.*, 2012). Una alta radiación solar aumenta la tasa de acidificación nocturna y la tasa de fijación de CO₂ en plantas CAM, lo que conlleva a una mayor síntesis de carbohidratos durante el día (Kluge y Ting, 1978).

En *Pilosocereus leucocephalus*, Miranda-Jácome *et al.* (2013) mencionan que en lugares completamente soleados hay una afección negativa sobre la germinación y supervivencia, pero hay un incremento en el crecimiento de los individuos; así, el efecto del sombreado no funciona como una regla general para todas las plantas o para los distintos procesos fisiológicos. Mientras que en *Opuntia ficus-indica*, la disminución ocasional de RFA en cladodios sombreados trae consigo una disminución de ácido málico, almidón y, por lo tanto, se ve afectada su productividad (Acevedo *et al.*, 1983; Nobel y Castañeda, 1998).

Abella y Jaeger (2004) sugieren que en los sitios donde se localiza *O. humifusa* al reducir la cobertura del dosel se podría aumentar la proporción de individuos en floración y mantener la abundancia de la especie. Así mismo, al encontrarse bajo sombra durante un tiempo prolongado, los individuos tienden a producir menos frutos (Drezner, 2017); por lo tanto, en esta especie, la fructificación está relacionada negativamente con las condiciones de sombreado, afectando la reproducción de los individuos (Drezner, 2017).

En este sentido, en *M. geometrizzans* se encontró que los individuos totalmente expuestos a la radiación solar reciben significativamente más RFA en comparación con los naturalmente sombreados. También se encontró que producen significativamente más frutos que los individuos que se encuentran bajo sombra natural. Más aún, en apoyo de la hipótesis planteada, se encontró que la intercepción de RFA entre las costillas de las ramas de individuos sombreados es más uniforme (medida como la DE de la RFA) en comparación con los individuos expuestos. Esto se reflejó en una distribución circular uniforme de los frutos de las ramas de individuos sombreados de *M. geometrizzans*.

Se ha reportado que la RFA recibida sobre una superficie horizontal puede ser siete veces mayor comparada con hábitats sombreados (Valladares y Pearcy, 2002) por lo tanto valores elevados instantáneos de RFA en sitios expuestos pueden tener un efecto incrementador sobre la fotosíntesis, y esto a su vez aumentar la productividad de los individuos (Acevedo et al., 1983; Wimalasekera, 2019). Si esta productividad está dada por la producción de estructuras reproductivas (en este caso frutos), de acuerdo con nuestros resultados, podemos decir que la producción de frutos de individuos de *M. geometrizzans* se vería más favorecida al establecerse en sitios expuestos que en sombreados.

De acuerdo con Nobel (1988), Acevedo *et al.* (1983) y Nobel y Hartsock (1983) algunas cactáceas adultas requieren valores continuos de RFA de 20-36 mol m⁻²d⁻¹ y valores instantáneos de $\approx 600 - 700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para fijar CO₂ nocturno y posteriormente acumularlo en ácidos orgánicos. Por ejemplo, en *Neobuxbaumia tetetzo*, *Ferocactus recurvus* y *Stenocereus stellatus* se ha reportado un incremento en la eficiencia fotosintética bajo una intensa radiación solar (Hernández-González y Briones 2007).

Para *M. geometrizans* se registraron valores altos de RFA instantánea de aproximadamente $700 \mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ (en sitio expuesto) de manera similar a algunas especies de *Opuntia* (*O.chlorotica*, *O. inermis*, *O. ficus-indica*) llevando a cabo de manera efectiva la fotosíntesis (Nobel y Hartsock, 1983). Entonces la capacidad fotosintética tenderá a ser mayor en sitios expuestos que en los sombreados, para varias especies (Wallace y Szarek, 1981; Valladares y Pearcy, 2002; Kromdijk *et al.*, 2016) como ha sido significativamente mayor en comparación con individuos bajo sombra (Pimienta-Barrios y Nobel, 1998; Valladares y Pearcy 2002).

A pesar de que los ejemplos mencionados anteriormente corresponden con especies de zonas áridas y/o desérticas, las plantas, en general, han evolucionado en diferentes ambientes lumínicos lo que ha favorecido la aparición de diferentes adaptaciones a nivel fisiológico y morfológico, en especies del mismo género pueden encontrarse adaptaciones divergentes que les permiten responder de forma positiva a las diferentes condiciones a las que están sujetas en sus ambientes (Ramírez-Tobias *et al.*, 2021). Respuestas similares en flores a las condiciones lumínicas se han descrito en alrededor de 94 especies de 28 familias de plantas, esto implica que no solo existe una mejor intercepción de luz para la fotosíntesis, sino que además se presenta un aumento en el éxito reproductivo (desarrollo de estructuras sexuales, transferencia de polen, desarrollo de semillas) (Galen y Stanton, 2003; Serrano *et al.*, 2017). Estas adaptaciones han permitido hacer más eficiente la captación de luz asociados a los procesos de fotoprotección al menos en algunas especies de la familia Cactaceae (Adams III *et al.*, 1996).

7. CONCLUSIONES

De acuerdo con nuestros resultados, podemos concluir lo siguiente:

- ❖ En *M. geometrizans*, las costillas orientadas hacia el sur reciben la RFA diaria total más alta y es donde producen la mayor cantidad de frutos.
- ❖ El efecto positivo de los altos valores diarios totales de RFA y NAA sobre la producción de frutos apoya la hipótesis de que aquellas costillas que experimentan más ganancia de carbono producirían más frutos. Esta relación positiva entre RFA y productividad ha sido documentada para diferentes especies de cactus.
- ❖ *M. geometrizans* presenta un patrón de orientación preferencial ecuatorial de frutos similar a lo reportado en otros cactus columnares intertropicales. Este es el primer estudio que apoya la hipótesis de que la mayor ganancia de carbono de las costillas ecuatoriales, debido a la mayor interceptación de RFA, puede ser el principal factor responsable del patrón de orientación ecuatorial en estructuras reproductivas en una especie de cactus columnar intertropical.
- ❖ De acuerdo con los valores reportados de Φ PSII, los individuos de *M. geometrizans* presentan fotoinhibición entre las 7-8 h, pero se recuperan a lo largo del día. Aunque solo se detectaron diferencias significativas entre costillas con distinta orientación en Metztitlán, los resultados sugieren que la disipación de calor y la tasa de transporte de electrones permiten mitigar un posible daño fotosintético.

- ❖ En individuos de *M. geometrizans* la RFA interceptada en individuos sombreados naturalmente fue más homogénea que en los expuestos, resultando en una distribución circular de frutos no distinta de una distribución uniforme.

- ❖ El proceso fisiológico que puede estar auxiliando a los individuos de *M. geometrizans* a tener una efectiva eficiencia fotosintética es el NPQ, ya que al mismo tiempo que ocurre una disminución en la eficiencia fotosintética, hay un incremento en la energía recibida por las plantas que puede disiparse como calor, posiblemente por la activación del ciclo de las xantofilas.

- ❖ La radiación fotosintéticamente activa total diaria es el principal promotor de la orientación preferencial en algunas cactáceas como es el caso de *M. geometrizans*.

8. PERSPECTIVAS

De acuerdo con los resultados obtenidos, este estudio sobre *M. geometrizzans* logró aportar y apoyar la evidencia sobre el fenómeno del patrón preferencial de la orientación de los frutos que se ha reportado en diferentes especies de cactáceas y como se relacionan con distintos mecanismos fisiológicos involucrados en la fotosíntesis. Para fortalecer los argumentos ya discutidos en esta tesis, se plantean algunas recomendaciones para futuras investigaciones que ayudarían a comprender de forma más extensa cómo la luz influye en los patrones de orientación y cómo se relacionan con los procesos fisiológicos de la fotosíntesis.

1. Con la finalidad de documentar los patrones de intercambio de gas entre costillas con diferente orientación es recomendable utilizar un analizador de gas infrarrojo (IRGA) (Douthe, 2018; Huber *et al.*,2018). Aunque tendría que modificarse o buscar una cámara adecuada para realizar las mediciones debido a que los analizadores de gases están diseñados para plantas con hojas.
2. Cuantificar los pigmentos fotosintéticos, como los carotenoides, ya que esta reportado que la presencia del ciclo de las xantofilas y luteína están relacionados a la respuesta de las plantas en condiciones de alta radiación recibida.
3. Dar seguimiento del ciclo diario completo de la RFA instantánea en individuos expuestos a la radiación solar directa y sombreados de forma natural, para confirmar si la RFA diaria total recibida es responsable de la presencia de una mayor producción de frutos en los individuos expuestos en comparación con aquellos sombreados naturalmente.

9. LITERATURA CITADA

- Abella S.R. y Jaeger J.F. (2004). Ecology of Eastern pricklypear cactus (*Opuntia humifusa*) in Oak Openings Preserve, in northwestern Ohio. Michigan Bot 43:1–11. Disponible en: https://digitalscholarship.unlv.edu/sea_fac_articles/94
- Acevedo E., Badilla I. y Nobel P.S. (1983). Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. Plant Physiology 72:775-780. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.72.3.775>
- Adams III W.W., Smith S.D. y Osmond C.B. (1987). Photoinhibition of the CAM succulent *Opuntia basilaris* growing in Death Valley: evidence from 77 K fluorescence and quantum yield. Oecologia 71:221–228. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00377287>
- Adams III W.W., Demmig-Adams B., Barker D.H. y Kiley S. (1996). Carotenoids and photosystem II characteristics of upper and lower halves of leaves acclimated to high light. Australian Journal of Plant Physiology 23:669–677. DOI: <https://doi.org/10.1071/PP9960669>
- Aguilar-García S.A. (2012). Caracterización del polen de *Pachycereus weberi* (Cactaceae): Efecto de la orientación de las flores. B.Sc. tesis, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México.
- Aguilar-García SA, Figueroa-Castro DM, Valverde PL, Vite F. (2018). Effect of flower orientation on the male and female traits of *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae). Plant Biology 20: 531–536. DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.12713>
- Aguilar- García, S. A., Figueroa- Castro, D. M., Valverde, P. L., Vite, F., López- Ortega, G., & Pérez- Hernández, M. A. (2022). Reproductive biology of *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) flowers with contrasting orientation. Plant Species Biology, 37(3), 243-256. DOI: <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12371>

- Aguilar-Gastelum I. y Molina- Frenner F. (2015). Orientación de las flores de dos poblaciones norteñas de *Pachycereus pecten- aboriginum* (Cactaceae). *Botanical Sciences* 93(2):1-7. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.232>
- Aizen M.A. (2003). Down-Facing Flowers, Hummingbirds and Rain. *Taxon* 52(4):675-680. DOI: <https://doi.org/10.2307/4135540>
- Alados I., Foyo-Moreno I. y Alados-Arboledas L. (1996). Photosynthetically active radiation: measurements and modeling. *Agricultural and Forest Meteorology* 78:121-131. DOI: [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(95\)02245-7](https://doi.org/10.1016/0168-1923(95)02245-7)
- Anderson M.C. (1964). Studies of the woodland light climate: I. The photographic computation of light conditions. *Journal of Ecology* 52(1):27-41. DOI: <https://doi.org/10.2307/2257780>
- Andrade J.L., De la Barrera E., Reyes-García C., Ricalde M.F., Vargas-Soto G. y Cervera J.C. (2007). El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81:37-50. Disponible en: <https://www.redalyc.org/pdf/577/57708102.pdf>
- Arias S., Gama T., Guzmán L.U. (1997) Flora del Valle de Tehuacán Cuicatlán, Fascículo 14. Cactaceae A.L. Juss. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF, México
- Aro E.M., Virgin I. y Andersson B. (1993). Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochim Biophys Acta* 1143(2):113–134. DOI: [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(93\)90134-2](https://doi.org/10.1016/0005-2728(93)90134-2)
- Asada K. (1994). Mechanism for scavenging reactive molecules generated in chloroplasts under light stress. En: Baker N.R. y Bowyer J.R. (Eds.), *Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field*. Bios Scientific Publishers 471 pp.
- Barker D.H. y Adams III W.W. (1997). The xanthophyll cycle and energy dissipation in differently oriented faces of the cactus *Opuntia macrorhiza*. *Oecologia* 109:353–361. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004420050093>

- Barker D.H., Logan B.A., Adams III W.W y Demmig-Adams B. (1998). Photochemistry and xanthophyll cycle-dependent energy dissipation in differently oriented cladodes of *Opuntia stricta* during the winter. Aust. J. Plant Physiol. 25:95–104. DOI: <https://doi.org/10.1071/PP97106>
- Bar-On, Y.M. and Milo, R. (2019) The global mass and average rate of rubisco. Proc. Natl Acad. Sci. USA, 116, 4738– 4743. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1816654116>
- Batschelet E. (1981). Circular statistics in biology. Academic Press, New York.
- Begon M., Townsend C. y Harper L. (2006). Ecology from individuals to ecosystems. Blackwell Publications, United Kingdom. 714pp.
- Borland AM, Hartwell J, Weston D, Schlauch K, Tschaplinski T, Tuskan G, Yang X, Cushman JC. (2014). Engineering crassulacean acid metabolism to improve water-use efficiency. Trends in Plant Science 19: 327– 338. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.01.006>
- Björkman O. y Demmig B. (1987). Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. Planta 170: 489–504. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00402983>
- Bravo-Hollis H. y Sánchez Mejorada H. (1991). Las Cactáceas de México. Vol. 2. UNAM, México, D.F., México. 404 pp.
- Bronson D. R., English N. B., Dettman D. L., y Williams D. G. (2011). Seasonal photosynthetic gas exchange and water-use efficiency in a constitutive CAM plant, the giant saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). Oecologia, 167, 861-871. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2021-1>
- Cano-Santana Z., Cordero C. y Ezcurra E. (1992). Termorregulación y eficiencia de intercepción de luz en *Opuntia pilifera* Weber (Cactaceae). Acta Botánica Mexicana 19:63-72. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm19.1992.647>
- Cervera J.C., Andrade J.L., Graham E.A., Durán R., Jackson P.C. y Simá J.L. (2007). Photosynthesis and optimal light microhabitats for a rare cactus, *Mammillaria gaumeri*, in

two tropical ecosystems. *Biotropica* 39:620-627. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00311.x>

Córdoba-Acosta E. (2011). Efecto de la orientación y caracteres de las flores en el éxito reproductivo de *Pachycereus weberi* en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Maestría, México: Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México, D.F.

Córdoba-Acosta E. (2023). Efecto de la inclinación y la orientación del tallo en relación a la variación de los caracteres florales sobre el éxito reproductivo de *Ferocactus latispinus* subsp. *spiralis* (Karw. ex Pfeiff.) N. P. Taylor (CACTACEAE) en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. PhD tesis, Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, CDMX, México.

da Rosa Ferraz Jardim A.M.; Santos H.R.B., Alves H.K.M.N., Ferreira-Silva S.L., de Souza L.S.B., do Nascimento Araújo Júnior G., Souza M.D.S., de Araújo G.G.L., de Souza C.A.A. y da Silva T.G.F. (2021). Genotypic differences relative photochemical activity, inorganic and organic solutes and yield performance in clones of the forage cactus under semi-arid environment. *Plant Physiol. Biochem.* 162:421–430. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.03.011>

De Cortazar V. G. y Nobel P.S. (1992). Biomass and Fruit Production for the Prickly Pear Cactus, *Opuntia ficus-indica*. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 117:558-562. DOI: <https://doi.org/10.21273/JASHS.117.4.558>

De Kroon H., Huber H., Stuefer J. F., y Van Groenendael J. M. (2005). A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New phytologist.* 166(1):73-82. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01310.x>

Demmig-Adams B. y Adams III W.W. (1993). The xanthophyll cycle. En Andrew Young and George Britton (Eds.), *Carotenoids in Photosynthesis*. Chapman & Hall. 206-251 pp.

Demmig-Adams B. y Adams III W.W. (1996 a). Chlorophyll and carotenoid composition in leaves of *Euonymus kiautschovicus* acclimated to different degrees of light stress in the field. *Australian Journal of Plant Physiology* 23:649-659. DOI: <https://doi.org/10.1071/PP9960649>

- Demmig-Adams B. y Adams III W.W. (1996 b). The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science* 1:21-26. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(96\)80019-7](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(96)80019-7)
- Demmig-Adams B. y Adams III W.W. (1996 c). Xanthophyll cycle and light stress in nature: Uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta* 198:460-470. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00620064>
- Demmig-Adams B., Adams III W.W., Barker D.H., Logan B.A., Bowling D.R. y Verhoeven, A.S. (1996). Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation, *Physiol. Plant.* 98:253-264. DOI: <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1996.980206.x>
- Diggle P.K. (2003). Architectural effects on floral form and function: a review. In: Stuessy T., Hörandl E., Mayer V. (Eds), *Deep morphology: toward a renaissance of morphology in plant systematics*. Koeltz, Königstein, Germany. 63–80 pp.
- Douthe, C., Gago, J., Ribas-Carbó, M., Núñez, R., Pedrol, N., & Flexas, J. (2018). Measuring photosynthesis and respiration with infrared gas analysers. *Advances in plant ecophysiology techniques*, 51-75. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-93233-0_4
- Drezner T. D. (2003). Branch direction in *Carnegiea gigantea* (Cactaceae): Regional patterns and the effect of nurse plants. *Journal of Vegetation Science* 14:907-910. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02224.x>
- Drezner T.D. (2017). Shade, reproductive effort and growth of the endangered native cactus, *Opuntia humifusa* Raf. in Point Pelee National Park, Canada. *J. Torrey Bot. Soc.* 144:179-190. DOI: <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-16-00027R1>
- Drezner T. D. (2020). The importance of microenvironment: *Opuntia* plant growth, form and the response to sunlight. *Journal of Arid Environments* 178:104-144. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2020.104144>

- Ehleringer, J. R., and Cerling, T. E. (2002). "C₃ and C₄ photosynthesis," in Encyclopedia of Global Environmental Change, eds H. A. Mooney and J. G. Canadell (Chichester: John Wiley and Sons, Ltd.), 186–190. Disponible en: <https://www.ehleringer.net/uploads/3/1/8/3/31835701/271.pdf>
- Ehleringer J., Mooney H.A., Gulmon L. y Rundel P. (1980). Orientation and its Consequences for *Copiapoa* (Cactaceae) in the Atacama Desert. *Oecologia* 46:63-67. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00346967>
- Figueroa-Castro D.M. y Valverde P.L. (2011). Flower orientation in *Pachycereus weberi* (Cactaceae): Effects on ovule production, seed production and seed weight. *Journal of Arid Environments* 75:1214-1217. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.027>
- Figueroa-Castro, D. M., Valverde, P. L., Vite, F., & Carrillo-Ruiz, H. (2014). Spatial variation in the community of insects associated with the flowers of *Pachycereus weberi* (Caryophyllales: Cactaceae). *Environmental Entomology* 43(4):889-895. DOI: <http://www.bioone.org/doi/full/10.1603/EN13232>
- Foley, T., Swann, D. E., Sotelo, G., Perkins, N., & Winkler, D. E. (2021). Asynchronous flowering patterns in saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*). *Ecosphere* 12(12). DOI: <https://doi.org/10.1002/ecs2.3873>
- Franch B. y Sobrino J.A. (2008). Situación actual de la estimación de la fluorescencia mediante teledetección. *Revista de Teledetección* 29:5-14. Disponible en: https://www.uv.es/~ucg/articulos/2008/Publications_2008_5.pdf
- Galen C. y Stanton M.L. (2003). Sunny-side up: flower heliotropism as a source of parental environmental effects on pollen quality and performance in the snow buttercup, *Ranunculus adoneus* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 90:724–729. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.90.5.724>
- García-Breijo F.J., Roselló J.C. y Santamarina Siurana M.P. (2006). Introducción al funcionamiento de las plantas. Universidad Politécnica de Valencia. 182 pp.

- Geller G.N. y Nobel P.S. (1986). Branching patterns of columnar cacti: Influences on PAR interception and CO₂ uptake. *American Journal of Botany* 73(8):1193-1200. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb08565.x>
- Geller G.N. y Nobel P.S. (1987). Comparative cactus architecture and PAR interception. *American Journal of Botany* 74(7):998-1005. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1987.tb08709.x>
- Gdaniec A. (2020). Curator's Notes on Growing Cacti Part 3: Temperature, Light, Air Movement and CAM Photosynthesis. *Cactus and Succulent Journal* 92(1): 12-15. DOI: <https://doi.org/10.2985/015.092.0102>
- Gibson A.C. (1998). Photosynthetic organs of desert plants: Structural designs of nonsucculent desert plants cast doubt on the popular view that saving water is the key strategy. *Bioscience* 48:911-920. DOI: <https://doi.org/10.2307/1313295>
- Gibson A.C. y Nobel P.S. (1986). *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 286 pp.
- Gómez-Hinostrosa C., & Hernández H. M. (2000). Diversity, geographical distribution, and conservation of Cactaceae in the Mier y Noriega region, Mexico. *Biodiversity & Conservation*, 9, 403-418. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1008935710910>
- Guzmán U., Arias S. y Dávila P. (2003). *Catálogo de cactáceas mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F
- Hammer O., Harper D.A.T. y Ryan P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistical Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontol. Electron.*4:1-9.
- Hendrickson L., Furbank R.T. y Chow W.S. (2004). A simple alternative approach to assessing the fate of absorbed light energy using chlorophyll fluorescence, *Photosynthesis Research*. 82:73-81. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:PRES.0000040446.87305.f4>
- Herce M.F., Martorell C., Alonso-Fernandez, C., Boullosa L.F.V.V. y Meave J.A. (2013). Stem tilting in the inter-tropical cactus *Echinocactus platyacanthus*: an adaptive solution to the

trade-off between radiation acquisition and temperature control. *Plant Biology* 15(6):1-7.
DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.12085>

Hernández M.H.M. (2006). *La vida en los desiertos mexicanos*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F. 188 pp.

Hernández- González O. y Villarreal O.B. (2007). Crassulacean acid metabolism photosynthesis in columnar cactus seedlings during ontogeny: the effect of light on nocturnal acidity accumulation and chlorophyll fluorescence. *American Journal of Botany* 94(8):1344-1351.
DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.94.8.1344>

Herrera C.M. (2009). *Multiplicity in unity: plant subindividual variation and interactions with animals*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.

Huber J., Dettman D. L., Williams D. G., y Hultine, K.R. (2018). Gas exchange characteristics of giant cacti species varying in stem morphology and life history strategy. *American Journal of Botany*, 105(10):1688-1702. DOI: <https://doi.org/10.1002/ajb2.1166>

Holmgren M, Gómez-Aparicio L, Quero JL y Valladares F. (2012). Non-linear effects of drought under shade: reconciling physiological and ecological models in plant communities. *Oecologia* 169:293-305. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2196-5>

Hopkins W.J. (1995). *Physiology of plants under stress*. En: Hopkins W.J. (ed.): *Introduction to Plant Physiology*. 3rd Ed. John Wiley & Sons, New York. 459-479 pp.

Johnson D.S. (1924). The influence of insolation on the distribution and on the developmental sequence of the flowers of the Giant Cactus of Arizona. *Ecology* 5(1):70-82. DOI: <https://doi.org/10.2307/1929166>

Kevan P.G. (1972). Insect pollination of high arctic flowers. *Journal of Ecology* 60:831-847. DOI: <https://doi.org/10.2307/2258569>

Kovach W.L. (2013). *Oriana version 4*. Kovach Computing Services, Anglesey.

Klughammer C. y Schreiber U. (2008). Complementary PS II quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the Saturation Pulse

method PAM Application Notes 1:27-35. Disponible en:
https://www.researchgate.net/profile/UlrichSchreiber/publication/284772670_Complementary_PS_II_quantum_yields_calculated_from_simple_fluorescence_parameters_measured_by_PAM_fluorometry_and_the_Saturation_Pulse_method/links/5ffc114c299bf1408888734c/Complementary-PS-II-quantum-yields-calculated-from-simple-fluorescence-parameters-measured-by-PAM-fluorometry-and-the-Saturation-Pulse-method.pdf

Krause G.H. (1994). Photoinhibition induced by low temperatures. En: Baker N.R., Bowyer J.R. (Eds), Photoinhibition of Photosynthesis - From Molecular Mechanisms to the Field., Bios Scientific Publishers, Oxford. 331-348 pp.

Kromdijk J., Glowacka K., Leonelli L., Gabilly S.T., Iwai M. y Niyogi K.K. (2016). Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science* 354:857-861. DOI: 10.1126/science.aai8878

Kudo G. (1995). Ecological significance of flower heliotropism in the spring ephemeral *Adonis ramosa* (Ranunculaceae). *Oikos*, 14-20. DOI: <https://doi.org/10.2307/3546032>

Külheim C. (2005). The significance of feedback de-excitation. Umeå Plant Science Centre. Department of Plant Physiology. Umeå University Sweden. Solfjädern, Offset, Umeå 59 pp.

Külheim C, Agren J y Jansson S. (2002). Rapid regulation of light harvesting and plant fitness in the field. *Science* 297:91–93. DOI: 10.1126/science.1072359

Li X.P., Björkman O., Shih C., Grossman A.R., Rosenquist M., Jansson S. y Niyogi K.K. (2000). A pigment-binding protein essential for regulation of photosynthetic light harvesting. *Nature* 403:391–395. DOI: <https://doi.org/10.1038/35000131>

Loaiza R.R, y Salazar T.J.M. (2008). Guía de campo con especies de la familia Cactaceae, presents en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas e Instituto Tecnológico Superior de Zacapoaxtla. México.

Lüttge U. (2001) Crassulacean acid metabolism. John Wiley & Sons Ltd. eLS. DOI: <https://doi.org/10.1038/npg.els.0001296>

- Makino T.T. 2008. Bumble bee preference for flowers arranged on a horizontal plane versus inclined planes. *Functional Ecology* 22:1027-1032. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01473.x>
- Mandujano Piña, M., Trujillo Hernández, A., Arriaga Frías, A., Ortiz Montiel, J. G., & De La Cruz Guzmán, G. H. (2019). Fotosíntesis MAC en *Escontria chiotilla* (FAC Weber ex k. Schum) Rose, de la localidad de Coxcatlan, Puebla. Disponible en: https://revistatediq.azc.uam.mx/Docs/revista_tendencias_2019.pdf.
- Martínez Camacho J.L. y Calderón Salinas J.V. 2005. La función y transporte del ácido L-málico en plantas: un dicarboxílico estrella. *Rev Educ Bioquímica* 24:39-46. Disponible en: http://computo.sid.unam.mx/Bioquimica/PDF/2005/02/e_39_46_JOSE_LUIS_MARTINEZ_CAMACHO.pdf
- Maxwell K. y Johnson G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51:659–668. DOI: 10.1093/jexbot/51.345.659
- Méndez E. (2015). Inclinación de *Denmoza rhodacantha* (Cactaceae) en el w árido de Mendoza, Argentina. Efecto nurse. *Boletín de estudios geográficos*, (104), 15-23. Disponible en: <https://core.ac.uk/download/pdf/75997634.pdf>
- Medina-García G., Díaz-Padilla G., Loredó-Ostí C., Serrano-Altamirano V. y Cano-García M.A. (2005). Estadísticas Climatológicas Básicas del Estado de San Luis Potosí (Período 1961–2001) Libro técnico No.2 SAGARPA INIFAP, México.
- Miranda-Jacome A., Montana C. y Fornoni J. (2013). Sun/shade conditions affect recruitment and local adaptation of a columnar cactus in dry forests. *Ann Bot* 2:293-303 DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcs255>
- Moran R. (1968). Cardon. *Pacific Discovery* 21:2-9
- Murata N., Takahashi S., Nishiyama, Y. y Allakhverdiev S. I. (2007). Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochim. Biophys. Acta* 1767:414–421. DOI: 10.1016/j.bbabi.2006.11.019

- Murchie E.H. y Lawson T. (2013). Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany* 64:3983-3998. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ert208>
- Müller P., Li X.P. y Niyogi K.K. (2001). Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiology* 125:1558-1566. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.125.4.1558>
- NCSS. (2019). NCSS 12.0.8 statistical software. NCSS, LLC.
- Niechayev NA, Pereira PN, Cushman JC. (2019). Understanding trait diversity associated with crassulacean acid metabolism (CAM). *Current Opinion in Plant Biology* 49, 74–85. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.06.004>
- Nobel P.S. (1980). Interception of Photosynthetically Active Radiation by cacti of different morphology. *Oecologia* 45:160-166. Disponible en: <https://www.jstor.org/stable/4216074>
- Nobel P.S. (1981). Influences of Photosynthetically Active Radiation on cladode orientation stem tilting, and height of cacti. *Ecology* 62(4): 982-990. DOI: <https://doi.org/10.2307/1936997>
- Nobel P.S. (1982 a). Orientations of Terminal Cladodes of *Platyopuntias*. *Botanical Gazette* 143(2):219-224. DOI: <https://doi.org/10.1086/337293>
- Nobel P.S. (1982 b). Orientation, PAR interception, and Nocturnal Acidity increases for terminal cladodes of a widely cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *American Journal of Botany* 69(9):1462-1469. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1982.tb13394.x>
- Nobel P.S. (1986). Form and orientation in relation to PAR interception by cacti and agaves. En: Givnish T.J. (Ed.), *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge, MA, USA. 83–103 pp.
- Nobel P.S. (1988). *Environmental biology of agave and cacti*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Nobel P. S. (2010). *Desert Wisdom/Agaves and Cacti: CO₂, Water, Climate Change*. IUniverse.
- Nobel P. S. y Castañeda M. (1998). Seasonal, Light, and Temperature Influences on Organ Initiation for Unrooted Cladodes of the Prickly Pear Cactus *Opuntia ficus-indica*. *Journal of*

the American Society for Horticultural Science 123(1):47–51. DOI: <https://doi.org/10.21273/JASHS.123.1.47>

Nobel P.S. y Hartsock T.L. (1983). Relationships between photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation, and CO₂ uptake for a crassulacean acid metabolism plant *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* 71:71-75. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.71.1.71>

Nobel P.S. y Loik M.E. (1999). Form and function of cacti. En: Robichaux R.H. (Ed) *Ecology of Sonoran Desert plants and plant communities*. University of Arizona Press, Tucson. 143-163 pp.

Nobel P.S. y Pimienta-Barrios E. (1995). Monthly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis*: relationships to environmental conditions, net CO₂ uptake, and seasonal variations in sugar content. *Environmental and Experimental Botany* 35:17-42. DOI: [https://doi.org/10.1016/0098-8472\(94\)00037-6](https://doi.org/10.1016/0098-8472(94)00037-6)

Nobel P.S., Loik M.E. y Meyer R.W. (1991). Microhabitat and diel tissue acidity changes for two sympatric cactus species differing in growth habit. *Journal of Ecology* 79(1):167-182. DOI: <https://doi.org/10.2307/2260791>

Osmond C.B. (1994). What Is Photoinhibition? Some Insights from Comparisons of Shade and Sun Plants. En: Baker N.R. y Bowyer, J.R. (Eds.), *Photoinhibition of Photosynthesis. From Molecular Mechanisms to the Field*, BIOS Scientific Publishers, Oxford, 1-24 pp.

Patiño S., Jeffree C. y Grace J. (2002). The ecological role of orientation in tropical convolvulaceous flowers. *Oecologia* 130:373–379. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-001-0824-1>

Pérez-Bueno, M., Johnson, M.P., Zia, A., Ruban, A.V. and Horton, P. (2008) The Lhcb protein and xanthophyll composition of the light harvesting antenna controls the ΔpH-dependency of nonphotochemical quenching in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett.* **582**, 1477– 1482. DOI: [10.1016/j.febslet.2008.03.040](https://doi.org/10.1016/j.febslet.2008.03.040)

Perez-Villafañina M.G., Valiente-Banuet A. (2009). Effectiveness of dispersal of an ornithocorous cactus *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) in a patchy environment. *The Open*

Biology Journal, 2, 101–113. Disponible en: <https://pdfs.semanticscholar.org/1f1d/302535828349bc14e8528ba441d227690f1c.pdf>

Pimienta-Barrios E. y Nobel P.S. (1998). Vegetative, reproductive, and physiological adaptations to aridity of pitayo (*Stenocereus querataroensis*) Cactaceae. *Economic Botany* 52(4):401-411. DOI: <https://www.jstor.org/stable/4256117>

Ponce-Bautista, A., Valverde, P. L., Flores, J., Zavala-Hurtado, A., Vite, F., López-Ortega, G., y Pérez-Hernández, M. A. (2017). Photosynthetically active radiation and carbon gain drives the southern orientation of *Myrtillocactus geometrizans* fruits. *Plant Biology* 19(2): 279-285. DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.12530>

Rascher U., Liebig M. y Lüttge U. (2000). Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence fluorometer on site in the field. *Plant, Cell and Environment*, 23:1397-1405. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00650.x>

Reol E. M. (2003). Los pigmentos fotosintéticos, algo más que la captación de luz para la fotosíntesis. *Ecosistemas*, 12(1). Disponible en: <file:///C:/Users/casa1/Downloads/250-Texto%20del%20art%C3%ADculo-491-1-10-20120925.pdf>

Roig-Villanova I. y Martínez-García J. F. (2016). Plant responses to vegetation proximity: a whole life avoiding shade. *Front. Plant Sci.* 7:236. DOI: 10.3389/fpls.2016.00236

Rosas G. E.M. (2010). Efecto de la orientación preferencial sobre las estructuras reproductivas y vegetativas en *Myrtillocactus geometrizans*. Tesis de maestría, México: Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.

Rundel P.W. (1974). *Trichocereus* in the Mediterranean zone of central Chile. *Cactus and Succulent Journal* 48:86-88.

Rzedowski J. (1991). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14:3-21. Disponible en: <https://www.redalyc.org/pdf/574/57401402.pdf>

Salisbury F.B. y Ross C. W. (1992). *Plant Physiology*. Wadsworth Publishing Company. Fourth edition. 682 pp.

- SEMARNAP (1999) Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo. Documento técnico justificativo para la creación de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hgo. SEMARNAP, Pachuca, Hidalgo, México.
- Serrano A.M., Arana M.V., Vanhaelewyn L., Ballaré C.L., Van Der Straeten, D., y Vandenbussche F. (2018). Following the star: inflorescence heliotropism. *Environmental and Experimental Botany* 147:75-85. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.11.007>
- Silvera K, Neubig K.M., Whitten W.M., Williams N.H., Winter K., Cushman J.C. (2010). Evolution along the crassulacean acid metabolism continuum. *Functional Plant Biology* 37: 995– 1010. DOI: <https://doi.org/10.1071/FP10084>
- Smith M. y Ullberg D. (1989). Effect of Leaf Angle and Orientation on Photosynthesis and Water Relations in *Silphium terebinthinaceum*. *American Journal of Botany* 76(12):1714-1719. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1989.tb15161.x>
- Sortibrán L., Tinoco-Ojanguren C., Terrazas T. y Valiente-Banuet A. (2005). Does cladode inclination restrict microhabitat distribution for *Opuntia puberula* (Cactaceae)? *American Journal of Botany* 92(4):700–708. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.92.4.700>
- Stanton M.L. y Galen C. (1989). Consequences of flower heliotropism for reproduction in an alpine buttercup (*Ranunculus adoneus*). *Oecologia* 78:477-485. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00378737>
- Stemke J.A. y Santiago L.S. (2011). Consequences of light absorptance in calculating electron transport rate of desert and succulent plants. *Photosynthetica*. 49:195-200. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-011-0026-y>
- Takahashi S. y Badger M.R. (2011). Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends Plant Sci*. 16:53–60. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.10.001>
- Takahashi S., Milward S.E., Yamori W., Evans J.R., Hillier W. y Badger M. R. (2010). The solar action spectrum of photosystem II damage. *Plant Physiology* 153(3):988-993. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.110.155747>

- Tinoco-Ojanguren C. y Molina-Freaner F. (2000). Flower orientation in *Pachycereus pringlei*. Canadian Journal of Botany 78:1489-1494. DOI: <https://doi.org/10.1139/b00-133>
- Totland O. (1996). Flower Heliotropism in an Alpine Population of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae): Effects on Flower Temperature, Insect Visitation, and Seed Production. American Journal of Botany 83(4):452-458. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1996.tb12726.x>
- Ushimaru A. y Hyodo F. (2005). Why do bilateral symmetrical flowers orient vertically? Flower orientation influences pollinator landing behavior. Evolutionary Ecology Research 7: 151–160. Disponible en: <http://www.evolutionary-ecology.com/issues/v07n01/mmar1772.pdf>
- Ushimaru A., Kawase D. e Imamura A. (2006). Flowers adaptively face down-slope in 10 forest-floor herbs. Functional Ecology 20:585-591. Disponible en: <https://www.jstor.org/stable/3806606>
- Valladares F. y Pearcy R.W. (2002). Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo- inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. Plant, Cell & Environment 25:749-759. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00856.x>
- Valladares F., Laanisto L., Niinemets U. y Zavala M. A. (2016). Shedding light on shade: Ecological perspectives of understory plant life. *Plant Ecology and Diversity* 9(3):237–251. DOI: <https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1210262>
- Valverde P.L. (2002). Cambios en la abundancia, dominancia y diversidad de formas de vida vegetales entre laderas norte y sur en el Valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. *ContactoS* 45:45-50. Disponible en: <http://www2.izt.uam.mx/newpage/contactos/anterior/n45ne/vidzap.pdf>
- Valverde P.L., Vite F. y Rodríguez-Salinas Y. (2006). Evaluación de la función termorreguladora del pseudocefalio en *Cephalocereus columna-trajani* (Kart. Ex Pfeif.) K. Schum. Cactáceas y suculentas mexicanas 51(2):52-63. Disponible en: https://www.researchgate.net/profile/PedroValverde/publication/235948831_Evaluacion_d_e_la_funcion_termorreguladora_del_pseudocefalio_en_Cephalocereus_columnatrajani_Kar

[t Ex Pfeiff K Schum/links/5436a8dd0cf2643ab987c5c7/Evaluacion-de-la-funcion-termorreguladora-del-pseudocefalio-en-Cephalocereus-columna-trajani-Kart-Ex-Pfeiff-K-Schum.pdf](https://doi.org/10.1007/s11258-006-9144-1)

- Valverde P.L., Vite F., Pérez-Hernández M.A. y Zavala-Hurtado J.A. (2007). Stem tilting, pseudocephalium orientation, and stem allometry in *Cephalocereus columna-trajani* along a short latitudinal gradient. *Plant Ecology* 188:17-27. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9144-1>
- Varela, S. A., & Caballé, G. (2006). Fotoinhibición y utilización de la fluorescencia de la clorofila "a" del fotosistema II. *Comunicación técnica. Area forestal. Ecología forestal*, (52).
- Von Willert D.J., Eller B.M., Werger M.J.A., Brinckmann E. e Ihlenfeldt H.D. (1992). Life strategies of succulent plants in Deserts with special reference to the Namib desert. Cambridge University Press. 340 pp.
- Walz H. G. (2014). MINI-PAM-II manual for touch-screen operation. Heinz Walz GMBH, Effeltrich.
- Wallace C.S. y Szarek S.R. (1981). Ecophysiological studies of Sonoran Desert plants. VII. Photosynthetic gas exchange of winter ephemerals from sun and shade environments. *Oecologia* 51:57–61. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00344653>
- Warren S.D., Aguilera L.E. y Baggett L.S. (2016). Directional orientation of reproductive tissue of *Eulychnia breviflora* (Cactaceae) in the hyperarid Atacama Desert. *Revista Chilena de Historia Natural* 89:10. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40693-016-0060-z>
- Warren S.D., Aguilera E., Baggett L.S. y Zuñiga M. (2017). Floral orientation in *Eulychnia acida*, an arborescent cactus of the Atacama Desert, and implications for cacti globally. *Ecosphere* 8:10. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecs2.1937>
- Werk K.S. y Ehleringer J. (1986). Effect of Nonrandom Leaf Orientation on Reproduction in *Lactuca serriola* L. *Evolution* 40(6):1334-1337.
- Wimalasekera, R. (2019). Effect of light intensity on photosynthesis. Photosynthesis, productivity and environmental stress. 65-73. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781119501800.ch4>

- Woo N.S., Badger M.R. y Pogson B.J. (2008). A rapid, non-invasive procedure for quantitative assessment of drought survival using chlorophyll fluorescence. *Plant Methods* 4: 27. DOI: <https://doi.org/10.1186/1746-4811-4-27>
- Wu B.S., Rufyikiri A.S., Orsat V. y Lefsrud M.G. (2019). Re-interpreting the photosynthetically action radiation (PAR) curve in plants. *Plant Sci.* 289 110272. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110272>
- Yeaton R. I., Karban R. y Wagner H. B. (1980). Morphological growth patterns of Saguaro (*Carnegiea gigantea*: Cactaceae) on flats and slopes in Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona. *Southwest. Nat.* 25:339-349. DOI: <https://doi.org/10.2307/3670689>
- Zavala-Hurtado JA, Valverde PL, Díaz-Solís A, Vite F, Portilla E. (1996). Vegetation environment relationships based on a life forms classification in a semiarid region of Tropical Mexico. *Revista de Biología Tropical* 44: 561-570. Disponible en: <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/21648/21888>
- Zavala-Hurtado J.A., Vite, F. y Ezcurra E. (1998). Stem tilting and pseudocephalium orientation in *Cephalocereus columna-trajani* (Cactaceae): A Functional Interpretation. *Ecology* 79(1):340-348. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0340:STAPOI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0340:STAPOI]2.0.CO;2)

10. ANEXO

10.1. Artículo publicado como parte del proyecto de la tesis doctoral.

Ponce-Bautista, A., Valverde, P. L., Flores, J., Zavala-Hurtado, A., Vite, F., López-Ortega, G., y Pérez-Hernández, M. A. 2017. Photosynthetically active radiation and carbon gain drives the southern orientation of *Myrtillocactus geometrizans* fruits. *Plant Biology*, 19(2): 279-285. <https://doi.org/10.1111/plb.12530>

RESEARCH PAPER

Photosynthetically active radiation and carbon gain drives the southern orientation of *Myrtillocactus geometrizans* fruitsA. Ponce-Bautista^{1,2}, P. L. Valverde², J. Flores³, A. Zavala-Hurtado², F. Vite², G. López-Ortega² & M. A. Pérez-Hernández²¹ Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Ciudad de México, México² Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Ciudad de México, México³ División de Ciencias Ambientales, Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, San Luis Potosí, SLP, México**Keywords**

Columnar cactus; fruit orientation; nocturnal acid accumulation; photosynthetically active radiation.

CorrespondenceP. L. Valverde, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Apartado Postal 55-535, 09340 Ciudad de México, México.
E-mail: plvpr@xanum.uam.mx**Editor**

R. Leegood

Received: 29 September 2016; Accepted: 6 December 2016

doi:10.1111/plb.12530

INTRODUCTION

Among the environmental factors affecting plant performance, light might be most spatially and temporally heterogeneous (Percy 2007) in terms of both quantity and quality (Valladares 2003). In arid and semiarid ecosystems, light cannot be a limiting factor for desert plant species (Nobel 1980; Gibson & Nobel 1986); however, this is not the case for some succulent plants, such as cacti. In addition to plant shading, clouds and landscape features (Geller & Nobel 1987), several characteristics of cacti (e.g. spines, vertical and opaque photosynthetic surfaces and very low surface–volume ratios) could reduce the availability of photosynthetically active radiation (PAR), which in turn limits CO₂ uptake (Nobel 1980, 1985, 1988; Gibson & Nobel 1986; Zavala-Hurtado *et al.* 1998; Sortibrán *et al.* 2005; Herce *et al.* 2014). Moreover, since cacti display crassulacean acid metabolism (CAM), in which CO₂ uptake occurs at night, cacti depend more on the total daily PAR than on the instantaneous rate (Geller & Nobel 1987). Therefore, total daily PAR could be a major limiting factor for CO₂ uptake among cacti (García de Cortázar *et al.* 1985; Geller & Nobel 1986). Therefore, the orientation of photosynthetic tissues is critical in cacti, since such

ABSTRACT

- The equatorial orientation of reproductive structures is known in some columnar cacti from extratropical deserts. It has been hypothesised that photosynthetically active radiation (PAR) interception is the main reason for this orientation, because of its key effect on nocturnal CO₂ uptake. However, there are no studies addressing both the effect of PAR and its consequence, carbon gain, on fruit orientation. Accordingly, we tested whether PAR and carbon gain could explain the southern fruit orientation of *Myrtillocactus geometrizans*, an inter-tropical columnar cactus.
- We studied three populations of *M. geometrizans* in Mexico. For each population, azimuth of fruits, total daily PAR, nocturnal acid accumulation (NAA) and fruit production were measured. The relationships between rib orientation and number of fruits, as well as total daily PAR, were evaluated using periodic regressions. The effect of total daily PAR and NAA on number of fruits was assessed using generalised linear models.
- During spring, mean fruit orientation had a south azimuth for three populations. Likewise, rib orientation had a significant effect on fruit production, with the south-facing ribs having the maximum number of fruits. Total daily PAR was highest in the south-facing ribs, at least for those in the northern and central populations. Furthermore, during spring, there was a significant positive effect of total daily PAR and NAA on fruit production.
- Our results provide strong evidence that the higher carbon gain in equatorial ribs, through a highest interception of PAR, would be the responsible factor for equatorial orientation of fruits in an inter-tropical columnar cactus.

features affect the interception of PAR and CO₂ uptake (Nobel 1981; Geller & Nobel 1987).

In addition to the aforementioned constraints and sources of variability affecting PAR interception, the sun's trajectory can result in an uneven distribution of PAR over the photosynthetic surfaces of a cactus (Geller & Nobel 1986, 1987). These micro-environmental differences may set extrinsic gradients of within-plant variation related to orientation and light intensity (see Herrera 2009). Depending on the orientation of these surfaces, such heterogeneity in the light environment produces within-plant variability (Herrera 2009), with ribs or branches receiving more PAR than other tissues (Nobel 1980; Geller & Nobel 1987). Therefore, there is differential net carbon gain among ribs or branches at the within-plant level (Pimienta-Barrios & Nobel 1998). In this regard, equatorial orientation of reproductive structures in columnar cacti should reflect this phenomenon.

The equatorial orientation of reproductive structures (*i.e.* floral buds, flowers and fruits) is known in some columnar cacti from extratropical deserts in the Northern and Southern Hemispheres. For example, in a study on two populations of *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britton & Rose in the Sonoran

Desert of Mexico (above 28° N), Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner (2000) reported that flowers were orientated in a southerly direction (190.70° and 197.45°). On the other hand, in *Eulychnia breviflora* Phil. in the Atacama Desert in northern Chile (27° S), floral buds and flowers were located, mainly, on the northern side of the plant and the stems (Warren *et al.* 2016). To explain the pattern of equatorial orientation of reproductive structures in *P. pringlei*, Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner (2000) hypothesised that PAR interception is a major factor, through its effect on CO₂ uptake and stem temperature. In fact, they report that PAR was highest on south-facing ribs measured on a single stem plant. They suggested that if the induction of areoles to produce floral buds relies on the accumulation of carbohydrates, and no translocation of photosynthate occurs among ribs, then only the regions of the stem that receive higher PAR (*i.e.* south-eastern and west ribs for cacti in the Northern Hemisphere) will be capable of obtaining sufficient resources to produce floral buds. Besides the study of Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner (2000), only the studies of Figueroa-Castro & Valverde (2011) on *Pachycereus weberi* (J.M. Coult.) Backeb., an inter-tropical columnar cactus, and Aguilar-Gastélum & Molina-Freaner (2015) on *Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelm.) Britton & Rose, an extratropical columnar species, have reported that southern patterns of reproductive structures orientation are associated with the maximum PAR received, as recorded on a single branch. However, to our knowledge, there are no studies addressing both the effect of PAR and its consequence, carbon gain, for the equatorial orientation of fruits of columnar cacti. In addition, the hypothesis of Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner (2000) explains the non-random circular distribution of reproductive structures for columnar cacti at high latitudes, where ribs or branches facing towards the equator receive PAR throughout the year. Unlike cacti from extratropical regions, in species from inter-tropical deserts the amount of PAR received on the ribs or branches facing towards the equator varies, depending on the season (Nobel 1985; Hecce *et al.* 2014). Consequently, it is necessary to explore whether this also explains the pattern of orientation of reproductive structures among cacti from tropical deserts.

A previous study on two populations of *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console in central Mexico (20° N) revealed that fruits were mainly produced on the southern ribs (Rosas-García 2010). Therefore, the observed pattern of orientation in *M. geometrizans* could be because southern ribs receive higher PAR and may have higher availability of resources to produce more fruits (Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner 2000; Figueroa-Castro & Valverde 2011). Thus, it is expected that the southern-orientated ribs, producing most of the fruits, should receive the highest PAR and, consequently, the highest carbon gain during spring (the reproductive season). In crassulacean acid metabolism (CAM) plants, such as cacti, nocturnal CO₂ uptake leads to nocturnal acid accumulation (NAA) in tissues (Nobel 1988). Hence, by measuring changes in tissue acidity, we can assess the amount of CO₂ uptake (Gibson & Nobel 1986; Nobel 1988). To test this hypothesis, we addressed the following questions in three populations of *M. geometrizans*: (i) does the southern pattern of fruit orientation occurs across its distributional range and along the fruiting season; (ii) is the production of fruits and total daily PAR dependent on the orientation of ribs; and (iii)

is there an effect of total daily PAR and CO₂ uptake on fruit production in ribs having different orientations?

MATERIAL AND METHODS

Plant species

Myrtillocactus geometrizans is an endemic arborescent columnar cactus, with a wide distribution in Mexico (Guzmán *et al.* 2003). Although found in northeast Mexico, above the tropic of Cancer, this species is much more common in the tropical arid and semiarid regions of central and south Mexico. Individual plants (up to 6 m in height) have a short trunk, from which sprouts a relatively large cup of numerous branches, each with five to six ribs (Fig. 1; Bravo-Hollis 1978). Flowers and fruits are produced along the stems, mainly in the areoles of the upper two-thirds of the branches. Fruits are small (1–2 cm in diameter), globose to ellipsoid, purple and spineless (Bravo-Hollis 1978). The flowering season spans February to April (Arias *et al.* 1997), while fruiting begins in March and continues until September (Pérez-Villafañá & Valiente-Banuet 2009).

Study populations

We studied three populations of *M. geometrizans* located in the north, central and south of its distributional range (Fig. 2). The climate in these regions is semiarid, with summer rainfall (Rzedowski 1988). The northern population, 'La Mantequilla', is located in the State of San Luis Potosí (22°25'38.60" N, 100°52'57.60" W, 1861 m a.s.l.). Vegetation is sclerophyllous scrub (Aragón-Gastélum *et al.* 2017) with *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnston, *Cylindropuntia leptocaulis* (DC.) F.M. Knuth, *Opuntia robusta* H.L.Wendl. ex Pfeiff., *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. and *Acacia farnesiana* (L.) Willd. The mean annual precipitation is 341 mm, and

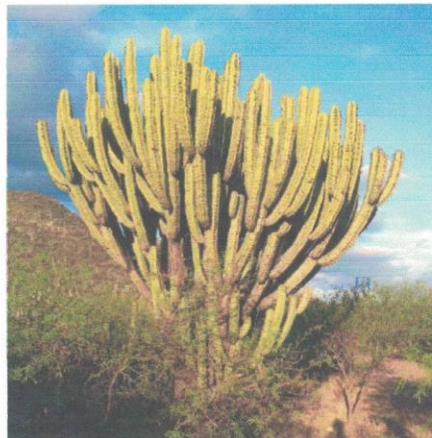


Fig. 1. Mature individual of *Myrtillocactus geometrizans* in Zapotitlán (southern population). This individual is approximately 5.5 m in height.

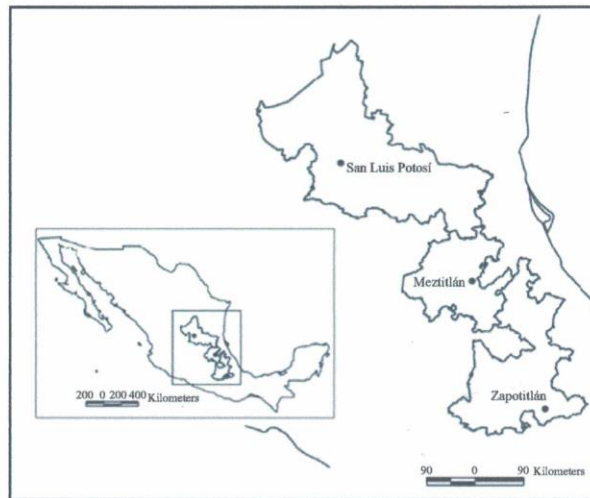


Fig. 2. Map of Mexico showing the three studied populations of *Myrtillocactus geometrizans*. Contours of Mexican states San Luis Potosí, Hidalgo and Puebla are shown.

mean annual temperature is 17.8 °C (Medina-García *et al.* 2005). The central population, 'La Casita', is located in the Barranca de Metzquitlán Biosphere Reserve in the State of Hidalgo (20°26'44.94" N, 98°40'28.85" W, 1611 m a.s.l.). Vegetation is crassicaulous scrub, accompanied by *P. laevigata* and *Senna wislizeni* (A. Gray) H.S. Irwin & Barneby (Jiménez-Sierra & Jiménez-González 2003). The mean annual precipitation is 427 mm and mean annual temperature is 22 °C (SEMARNAP 1999). Finally, the southern population, 'Barranca del Conejo', is located in Zapotitlán in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve in the State of Puebla (18°19'09.71" N, 97°27'05.61" W, 1445 m a.s.l.). At this site, the vegetation is a xerophyllous shrub with *P. laevigata*, *Mimosa luisana* Brandergee and *Castela tortuosa* Liebm. The mean annual precipitation is 380 mm and mean annual temperature is 21 °C. The study was carried out during the fruiting season of *M. geometrizans* (March–July 2014). Although the three populations of *M. geometrizans* had similar fruiting seasons, they experienced different light and thermal environments because of their differences in latitude and longitude.

Orientation of fruits

In order to evaluate if the southern pattern of fruit orientation occurs across its distributional range and along the fruiting season, 30 cacti were randomly selected from each *M. geometrizans* population. For simplicity, we divided the canopy of each individual plant into two sections, north and south, and selected the two most external northern or southern branches, respectively. The orientation of all ribs of each branch was measured using a Brunton compass. For each rib, we counted the total number of fruits in the first ten areoles from the top in late March–early April, late May–early June and late June–early July. We used rib orientation as a surrogate for fruit orientation. Angular mean and circular standard errors of the azimuth of the fruits for each population were

analysed using circular statistics (Batschelet 1981; Zar 1999). Watson-Williams multisample *F* test for circular data was performed to evaluate the differences in fruit orientation among populations. These analyses were performed using ORIANA for Windows version 4.02 (Kovach 2013).

Photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation (NAA) and fruit production

The PAR and NAA measurements, as well as the first fruit count, were conducted on two consecutive sunny days: 29–30 March 2014 for 'La Casita' (hereafter referred to as Metzquitlán), 2–3 April for 'Barranca del Conejo' (Zapotitlán) and 11–12 April for 'La Mantequilla' (San Luis Potosí). For each population, we selected the more exposed rib from 16 unobstructed branches, each from 16 different individuals. The sample ribs were distributed evenly from 0 to 360° under the hypothesis that PAR and NAA vary with orientation. As much as possible, we tried to replicate the same rib orientation in the three populations. In fact, the circular distributions of the orientation of the 16 selected ribs in each population were not different from uniformity (Raleigh's test for circular uniformity: $0.442 \leq z \leq 0.502$, $P \geq 0.612$).

For all selected ribs, we measured the diurnal courses of PAR using a portable MINIPAM fluorometer (Walz, Effeltrich, Germany). The sensor (Leaf-Clip Holder 2030B with a Distance Leaf-Clip 2010A; Walz,) was placed on each of the two rib sides, at approximately the mid-point between the first and tenth areole. Measurements were recorded hourly from 05:00 h (pre-dawn) to 19:00 h (dusk). The total daily incident PAR for each rib was calculated as the average of the total daily PAR (value integrated over the daytime; Nobel 1980, 1985) for both sides of the rib (expressed as $\text{mol m}^{-2} \text{day}^{-1}$). During this time (*i.e.* late March–early April), the total number of fruits in the first ten areoles of each of the 16 ribs was counted, and the count was repeated in late May–early June and late June–early July.

In each population, for the same selected ribs, we determined the NAA by measuring tissue acidity in a sample collected at dusk (19:00 h) and one collected at predawn (05:00 h). The two tissue samples were removed (1 cm² cork borer) from the right side of the ribs (1 cm apart), where PAR had been measured. Each sample was placed in a vial containing 70% ethanol. Tissue acids were extracted by boiling samples in distilled H₂O. For each sample extract, acid equivalents were determined by titration with 0.01 N NaOH to an endpoint of pH 7.0 (Osmond 1994; Barker & Adams 1997; Andrade *et al.* 2007). Tissue acidity was expressed on an area basis (mmol H⁺ m⁻²). The NAA was calculated as the difference between the values of malic acid at predawn and dusk (Nobel 1988).

The effect of rib orientation on number of fruits and total daily PAR (late March–early April) for each population was analysed using periodic regressions (Batschelet 1981) and performed with PAST version 2.17 (Hammer *et al.* 2001). In order to evaluate the effect of total daily PAR and NAA on the number of fruits for ribs with different orientations, we used a generalised linear model (GLM) with a Poisson distribution and a log-link function. Similarly, in order to test if the total daily PAR and NAA measured in late March–early April had an effect on the number of fruits counted in late May–early June and late June–early July, we used a GLM for each date (assuming Poisson distribution and log-link function). Because there were significant differences in the number of fruits among populations, we also used GLM to evaluate the effect of total daily PAR and NAA on the number of fruits in each population (assuming Poisson distribution and log-link function). All GLM were carried out using JMP software version 9.0.0 (SAS Institute, Cary, NC, USA).

RESULTS

Orientation of fruits

The fruits for the three populations at each of the three dates showed a significant angular mean (Rayleigh's test; Table 1, Fig. 3). During late March–early April and late May–early June, the average orientation was south, between 136.44° and

206.88° (Table 1, Fig. 3). However, during late June–early July (Table 1, Fig. 3), the average orientation was south for San Luis Potosí (194.36°) and Metztlán (149.81°), but Zapotitlán had an easterly orientation (108.18°; Table 1, Fig. 3). There were significant differences among populations for each of the three dates (Williams–Watson multisample *F* test: $F_{2,116560} = 121.4$, $P < 0.0001$; $F_{2,18597} = 394.45$, $P < 0.0001$; and $F_{2,11339} = 277.9$, $P < 0.0001$, respectively).

Fruit production, PAR and NAA

There was a significant effect of rib orientation on the number of fruits, with all three populations having the highest number of fruits for south-facing ribs (Fig. 4A). Periodic regressions showed that the number of fruits increased significantly towards 184.5° at San Luis Potosí ($x^2 = 979.69$, $P = 0.0127$, $r^2 = 0.37$), 182.5° at Metztlán ($x^2 = 394.79$, $P = 0.0229$, $r^2 = 0.26$) and 161.0° at Zapotitlán ($x^2 = 658.02$, $P = 0.0009$, $r^2 = 0.47$). These results were consistent with the aforementioned southern orientation for the three populations. Furthermore, the periodic regressions revealed that the relationship between the orientation of ribs and total daily PAR intercepted was significant for Metztlán ($x^2 = 112.7$, $P = 0.0008$, $r^2 = 0.47$; Fig. 4B) and marginally significant for San Luis Potosí ($x^2 = 866$, $P = 0.0526$, $r^2 = 0.21$; Fig. 4B). The total daily PAR increased significantly towards 182.5° for Metztlán and 184.5° for San Luis Potosí. However, this relationship was not significant for Zapotitlán ($x^2 = 271.59$, $P = 0.1236$, $r^2 = 0.14$).

In late March–early April, the number of fruits was significantly different among populations ($x^2 = 54.00$, $df = 2$, $P < 0.0001$). Metztlán had the lowest number of fruits (mean \pm SE: 5.81 ± 1.49) compared to San Luis Potosí (11.71 ± 2.41) and Zapotitlán (12.81 ± 2.27). At this date, both total daily PAR and NAA had a significant positive effect on the number of fruits ($x^2 = 21.08$, $df = 1$, $P < 0.0001$ and $x^2 = 33.30$, $df = 1$, $P < 0.0001$, respectively). At the population level, we found a significant positive effect of total daily PAR on the number of fruits at San Luis Potosí ($x^2 = 13.74$, $df = 1$, $P = 0.0002$), Metztlán ($x^2 = 17.36$, $df = 1$, $P < 0.0001$) and Zapotitlán ($x^2 = 4.33$, $df = 1$, $P = 0.0374$). In addition, there were significant

Table 1. Summary of circular statistics for fruit orientation in three populations of *Myrtillocactus geometrizans* on three different dates.

population/date	number of fruits	α	κ	SD _{circular}	SE _{circular}	95% CI	Rayleigh test of uniformity (<i>P</i>)
San Luis Potosí							
late March–early April	6019	182.19°	0.446	100.06°	2.36°	177.54°–186.83°	<0.0001
late May–early June	8050	206.88°	0.184	125.26°	4.91°	197.24°–216.52°	<0.0001
late June–early July	4657	194.36°	0.104	139.28°	11.39°	172.03°–216.69°	<0.0001
Metztlán							
late March–early April	2849	150.22°	0.636	88.54°	2.44°	145.43°–155.22°	<0.0001
late May–early June	4401	154.79°	0.417	102.10°	2.95°	148.99°–160.59°	<0.0001
late June–early July	2860	149.81°	0.307	111.28°	4.96°	140.08°–159.55°	<0.0001
Zapotitlán							
late March–early April	7695	155.50°	0.229	119.50°	4.05°	147.55°–163.44°	<0.0001
late May–early June	6149	136.44°	0.184	125.20°	5.61°	125.44°–147.44°	<0.0001
late June–early July	3825	108.18°	0.233	118.97°	5.63°	97.13°–119.23°	<0.0001

α = angular mean, κ = concentration parameter, SD_{circular} = circular standard deviation, SE_{circular} = standard error of α , 95% confidence interval (CI) = lower and upper 95% CI of α .

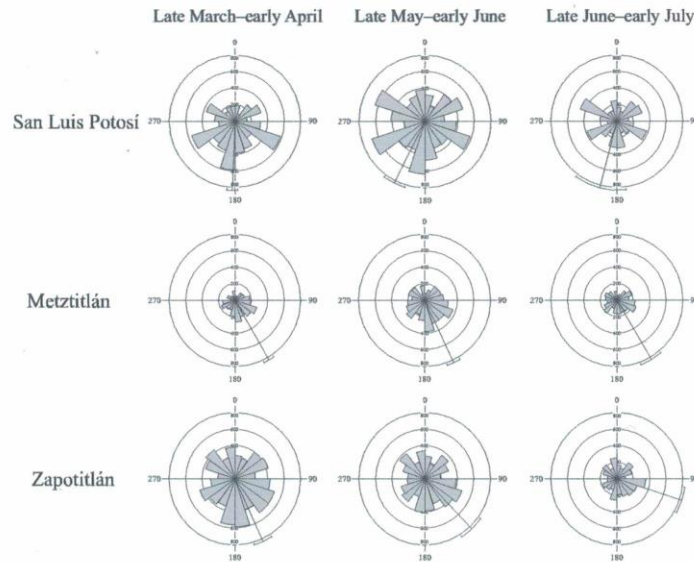


Fig. 3. Circular frequency distributions of fruit orientation for the three studied populations of *Myrtillocactus geometrizans* on three different dates. Angular mean and 95% confidence interval of angular mean are indicated for each distribution.

positive effects of NAA on the number of fruits for San Luis Potosí ($\chi^2 = 19.91$, $df = 1$, $P < 0.0001$) and Zapotitlán ($\chi^2 = 34.41$, $df = 1$, $P < 0.0001$). However, for Metztitlán, no such relationship was detected ($\chi^2 = 1.19$, $df = 1$, $P = 0.2751$), probably because this population produced fewer fruits during the study.

In late May–early June, there were no significant differences among populations for the number of fruits ($\chi^2 = 1.64$, $df = 2$, $P = 0.4387$). There was a significant positive relationship between total daily PAR intercepted during late March–early April and the number of fruits ($\chi^2 = 14.05$, $df = 1$, $P = 0.0002$). In contrast, the effect of NAA on number of fruits was not statistically significant ($\chi^2 = 0.61$, $df = 1$, $P = 0.4328$). In late June–early July, there were no significant differences among populations for number of fruits ($\chi^2 = 2.53$, $df = 2$, $P = 0.2822$) and no significant effect of total daily PAR or NAA on number of fruits ($\chi^2 = 2.5$, $df = 1$, $P = 0.0912$ and $\chi^2 = 0.08$, $df = 1$, $P = 0.7704$, respectively).

DISCUSSION

The explanation for equatorial orientation of reproductive structures for extratropical columnar cacti suggested by Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner (2000) states that the highest amount of PAR, received by equatorial-facing ribs and branches, results in the highest carbon gain. Thus, in the Northern Hemisphere, high interception of total daily PAR on southern ribs and branches would result in more available resources for fruit production (Figueroa-Castro & Valverde 2011). In this study, we found evidence suggesting that these factors are responsible for the southern pattern of fruit orientation observed in populations of *M. geometrizans*, an

inter-tropical columnar cactus. Further evidence could be provided by using an infrared gas analyser (IRGA) to document patterns of gas exchange among ribs with different orientation.

Although the mean direction varied among populations of *M. geometrizans*, the mean fruit orientation showed a consistent south azimuth (136.44 – 206.88°), at least during spring (i.e. late March–early April and late May–early June). However, at the end of the fruiting season (i.e. late June–early July), the southernmost population, Zapotitlán, exhibited an eastern orientation (108.18°). This is likely because in the Zapotitlán population (18° N) east- and west-facing ribs intercept the highest amount of PAR at the beginning of the summer (Nobel 1985, 1988; Gibson & Nobel 1986).

In the three studied populations of *M. geometrizans*, periodic regression models predict maximum fruits production for orientations towards 184.5° , 182.5° and 161° at San Luis Potosí, Metztitlán and Zapotitlán, respectively. Similarly, southern ribs also received the highest total daily PAR, reaching maximum values towards 184.5° and 182.5° at San Luis Potosí and Metztitlán, respectively. However, such a pattern was not statistically supported at Zapotitlán, the southernmost population, likely because at lower latitudes of the Northern Hemisphere, the incidence of light on the southern ribs would be less marked than at higher latitudes due to the angle of incidence of incoming radiation (Nobel 1985). Broadly, these results suggest that in *M. geometrizans*, south-facing ribs receive the highest total daily PAR and produce the most fruit. For extratropical species, similar results were noted for *P. pringlei* (Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner 2000) and *P. pecten-aboriginum* (Aguilar-Gastélum & Molina-Freaner 2015) in the Sonoran Desert. Both studies reported that south-facing ribs

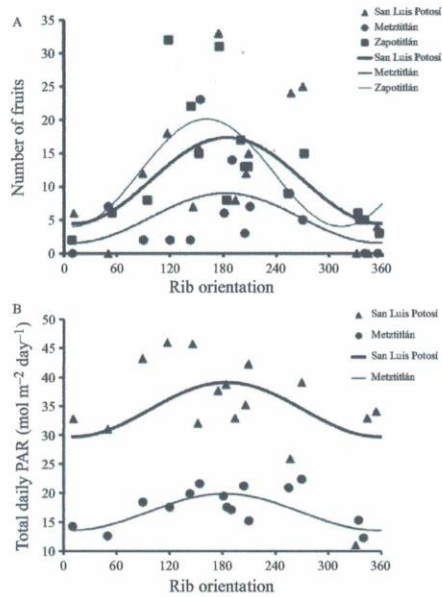


Fig. 4. Periodic regressions between (A) rib orientation and number of fruits, and (B) rib orientation and total daily PAR for the studied populations of *Myrtillocactus geometrizans* in late March–early April. Only significant models and observed data are shown.

receive the highest amount of PAR and have the most reproductive structures. Similarly, in *P. weberi*, an inter-tropical species, flowers and fruits are produced mainly on ribs facing south–southeast (Córdova-Acosta 2011), which also receive more total daily PAR (Figueroa-Castro & Valverde 2011).

Our analyses during the fruiting season revealed that total daily PAR has a significant positive effect on fruit production for ribs of varying orientation. This suggests that ribs intercepting more PAR (*i.e.* south-orientated ribs) produce more fruits. Moreover, we found similar results for the effect of NAA on the number of fruits. In cacti, NAA has been used as a measure of carbon gain (Nobel & Hartsock 1983; Gibson & Nobel 1986; Sortibrán *et al.* 2005) and, therefore, those ribs that experience more carbon gain produce more fruits. The positive effect of high total daily PAR and NAA values on fruit production provides the strongest evidence in support of our hypothesis. The positive relationship between PAR and productivity has been documented in several cactus species (Gibson & Nobel 1986; Nobel 1988). For example, during the reproductive season (mid-spring), *P. weberi* south-facing flowers, compared to the north-facing flowers, received 18.19% more total daily PAR (Figueroa-Castro & Valverde 2011), were bigger (Córdova-Acosta 2011), contained a higher number of ovules per ovary (Figueroa-Castro & Valverde 2011) and pollen grains per floral bud (Aguilar-García 2012). Furthermore, Figueroa-Castro &

Valverde (2011) noted more and heavier seeds in south-facing fruits than in north-facing fruits. Because the incident PAR and CO₂ uptake depend on orientation of the ribs (Nobel & Pimienta-Barrios 1995), highly irradiated south-facing ribs, or branches, appear to be more capable of obtaining sufficient resources to produce fruits within a plant (Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner 2000; Figueroa-Castro & Valverde 2011). Our study provides new evidence suggesting that differential net carbon gain among ribs or branches, as a consequence of heterogeneity in the light environment at the within-plant level, could account for the southern orientation pattern of *M. geometrizans* fruits, both among and within populations.

Notwithstanding that evidence regarding the non-random circular distribution of fruits in columnar cacti can be traced to Johnson (1924) for flower orientation of *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose, a species native to the Sonoran Desert, evidence has remained scarce and limited for extratropical species (Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner 2000; Aguilar-Gastélum & Molina-Freaner 2015; Warren *et al.* 2016). For extratropical species of columnar cacti, ribs or branches facing towards the equator receive more PAR throughout the year. However, for inter-tropical species, the amount of PAR received by equatorial-facing ribs or branches varies between seasons. For example, at low latitudes in the Northern Hemisphere (0°–20° N), east-, north- and west-facing ribs experience similar PAR interception during the summer solstice, while the south-facing ribs receive their lowest PAR (Nobel 1985; Gibson & Nobel 1986). Our results suggest that *M. geometrizans* has a similar pattern of fruit orientation as extratropical columnar cacti. To our knowledge, this is the first study that tests the hypothesis that the higher carbon gain of equatorial ribs, due to the highest interception of PAR (Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner 2000), could be the main factor responsible for the equatorial orientation pattern of reproductive structures in an inter-tropical columnar cactus species.

Plants are modular organisms that produce multiple repeated structures (Diggle 2003). An inevitable consequence of plant modularity is the emergence of variation in characteristics of the copies of the same organ as flower, fruit and seed, produced not only in different branches but also within the same branch of a plant (Herrera 2009; p. 3). Such variation could be explained by extrinsic gradients, which are defined as variations in some environmental parameters, largely independent of the plant architecture (Herrera 2009). Orientation and light intensity are examples of such parameters. Herrera (2009) points out that evidence on such extrinsic gradients in traits of reiterated structures, other than leaves, are uncommon for wild plants. Our results, however, seem to be a remarkable example of these extrinsic gradients for within-individual plant variation. Although in this study we address the underlying mechanism for the southern orientation pattern of fruit in *M. geometrizans*, a fundamental question remains to be answered: what are the effects of the southern orientation pattern of fruits on plant fitness? In this respect, few studies have addressed the effect of orientation of reproductive structures on components of fitness in cactus species (Córdova-Acosta 2011; Figueroa-Castro & Valverde 2011). Future studies should attempt to examine, for example, if the fruits produced in the south-facing ribs are of better quality and whether these are more attractive to fruit dispersers.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Pedro Miranda-Pacheco and Claudia González-Salvatierra for assistance with fieldwork, Claudia Ballesteros for assistance with preparation of Fig. 2, and Juan P. Rodas-Ortiz and Claudia González-Salvatierra for assistance with laboratory work. A.P.-B. wishes to thank the Doctorado en Ciencias

Biológicas y de la Salud of the Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa and CONACyT (250309) for a scholarship granted. This work was supported by the Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa (grant number 143.05.27).

REFERENCES

- Aguilar-García S.A. (2012) Caracterización del polen de *Pachycereus weberi* (Cactaceae): Efecto de la orientación de las flores. B.Sc. thesis, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México.
- Aguilar-Gastélum L., Molina-Freaner F. (2015) Orientación de las flores de dos poblaciones nortías de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae). *Botanical Sciences*, **93**, 1–7.
- Andrade J.L., de la Barrera E., Reyes G.C., Ricalde M.F., Vargas S.G., Cervera J.C. (2007) El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **81**, 37–50.
- Aragón-Gastélum J.L., Badano E., Yáñez-Espinosa L., Ramírez-Tobías H.M., Rodas-Ortiz J.P., González-Salvatierra C., Flores J. (2017) Seedling survival of three endemic and threatened Mexican cacti under induced climate change. *Plant Species Biology*. doi:10.1111/1442-1984.12120.
- Arias S., Gama T., Guzmán L.U. (1997) *Flora del Valle de Tehuacán Cuicatlan*, Fascículo 14. Cactaceae A.L. Juss. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF, México.
- Barker D.H., Adams W.W. III (1997) The xanthophyll cycle and energy dissipation in differently oriented faces of the cactus *Opuntia macrorhiza*. *Oecologia*, **109**, 353–361.
- Batschelet E. (1981) *Circular statistics in biology*. Academic Press, New York, USA.
- Bravo-Hollis H. (1978) *Las Cactáceas de México*, Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México, México DF, México.
- Córdova-Acosta E. (2011) Efecto de la orientación y caracteres de las flores en el éxito reproductivo de *Pachycereus weberi* en la región de Tehuacán-Cuicatlan. MSc thesis, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México DF, México.
- Diggle P.K. (2003) Architectural effects on floral form and function: a review. In: Stuessy T., Hörandl E., Mayer V. (Eds.), *Deep morphology: toward a renaissance of morphology in plant systematics*. Koeltz, Königstein, Germany, pp 63–80.
- Figueroa-Castro D.M., Valverde P.L. (2011) Flower orientation in *Pachycereus weberi* (Cactaceae): effects on ovule production, seed production and seed weight. *Journal of Arid Environments*, **75**, 1214–1217.
- García de Cortázar V., Acevedo E., Nobel P.S. (1985) Modeling of PAR interception and productivity by *Opuntia ficus-indica*. *Agricultural and Forest Meteorology*, **16**, 5–15.
- Geller G.N., Nobel P.S. (1986) Branching patterns of columnar cacti: influences on PAR interception and CO₂ uptake. *American Journal of Botany*, **73**, 1193–1200.
- Geller G.N., Nobel P.S. (1987) Comparative cactus architecture and PAR interception. *American Journal of Botany*, **74**, 998–1005.
- Gibson A.C., Nobel P.S. (1986) *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.
- Guzmán U., Arias S., Dávila P. (2003) *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, México DF, México.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. (2001) Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**, 9.
- Herce M.F., Martorell C., Alonso-Fernandez C., Boulosa L.F.V.V., Meave J.A. (2014) Stem tilting in the inter-tropical cactus *Echinocactus platyacanthus*: an adaptive solution to the trade-off between radiation acquisition and temperature control. *Plant Biology*, **16**, 571–577.
- Herrera C.M. (2009) *Multiplicity in unity: plant subindividual variation and interactions with animals*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- Jiménez-Sierra C., Jiménez-González C. (2003) Heterogeneidad ambiental y distribución de cactáceas en una zona semiárida. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, **48**, 1–14.
- Johnson D.S. (1924) The influence of insolation on the distribution and the development sequence of the flowers of the giant cactus of Arizona. *Ecology*, **5**, 70–82.
- Kovach W.L. (2013) ORIANA for Windows v. 4.02. Kovach Computing Services, Pentraeth, UK.
- Medina-García G., Díaz-Padilla G., Loredo-Osti C., Serrano-Altamirano V., Cano-García M.A. (2005) Estadísticas Climatológicas Básicas del Estado de San Luis Potosí (Período 1961–2001) Libro técnico No. 2 SAGARPA-INIFAP, México.
- Nobel P.S. (1980) Interception of photosynthetically active radiation by cacti of different morphology. *Oecologia*, **45**, 160–166.
- Nobel P.S. (1981) Influences of photosynthetically active radiation on cladode orientation stem tilting, and height of cacti. *Ecology*, **62**, 982–990.
- Nobel P.S. (1985) Form and orientation in relation to PAR interception by cacti and agaves. In: Givnish T.J. (Ed.), *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge, MA, USA, pp 83–103.
- Nobel P.S. (1988) *Environmental biology of agave and cacti*. Cambridge University Press, Cambridge, MA, USA.
- Nobel P.S., Hartsock T.L. (1983) Relationships between photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation, and CO₂ uptake for a crassulacean acid metabolism plant, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology*, **71**, 71–75.
- Nobel P.S., Pimienta-Barrios E. (1995) Monthly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis*: relationships to environmental conditions, net CO₂ uptake, and seasonal variations in sugar content. *Environmental and Experimental Botany*, **35**, 17–42.
- Osmond C.B. (1994) What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In: Baker N.R., Bowyer J.R. (Eds.) *Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field*. BIOS Scientific, Oxford, UK, pp 1–24.
- Pearcy R.W. (2007) Response of plants to heterogeneous light environments. In: Puguire F.L., Valladares F. (Eds.), *Functional plant ecology*. Taylor & Francis, Boca Raton, FL, USA, pp 213–258.
- Pérez-Villafañá M.G., Valiente-Banuet A. (2009) Effectiveness of dispersal of an ornithochorous cactus *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) in a patchy environment. *The Open Biology Journal*, **2**, 101–113.
- Pimienta-Barrios E., Nobel P.S. (1998) Vegetative, reproductive, and physiological adaptations to aridity of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*, Cactaceae). *Economic Botany*, **52**, 401–411.
- Rosas-García E.M. (2010) Efecto de la orientación preferencial sobre las estructuras reproductivas y vegetativas en *Myrtillocactus geometrizans*. MSc thesis, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México DF, México.
- Rzedowski J. (1988) *Vegetación de México*. Limusa, México DF, México.
- SEMARNAP (1999) Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo. Documento técnico justificativo para la creación de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hgo. SEMARNAP, Pachuca, Hidalgo, México.
- Sortibrán L., Tinoco-Ojanguren C., Terrazas T., Valiente-Banuet A. (2005) Does cladode inclination restrict microhabitat distribution for *Opuntia puberula* (Cactaceae)? *American Journal of Botany*, **92**, 700–708.
- Tinoco-Ojanguren C., Molina-Freaner F. (2000) Flower orientation in *Pachycereus pringlei*. *Canadian Journal of Botany*, **78**, 1489–1494.
- Valladares F. (2003) Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. In: *Progress in botany*, vol. 64. Springer Berlin, Germany, pp 439–471.
- Warren S.D., Aguilera L.E., Baggett L.S. (2016) Directional orientation of reproductive tissue of *Eulychnia breviflora* (Cactaceae) in the hyperarid Atacama Desert. *Revista Chilena de Historia Natural*, **89**, 10.
- Zar J.H. (1999) *Biostatistical analysis*, 4th edn. Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ, USA.
- Zavala-Hurtado J.A., Vite F., Ezcurra E. (1998) Stem tilting and pseudocephalium orientation in *Cephalocereus columna-trajani* (Cactaceae): a Functional Interpretation. *Ecology*, **79**, 340–348.



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

Nº: 00142

Matrícula: 2133801664

Variación en la intercepción de Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) y su relación con la orientación preferencial de frutos en *Myrtilliocectus geometrizans*.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 10:00 horas del día 14 del mes de septiembre del año 2023 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA
DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
DR. FRANCISCO ELIZANDRO MOLINA FREANER
DRA. CLAUDIA GONZALEZ SALVATIERRA
DR. JOEL DAVID FLORES RIVAS




ARISBE PONCE BAUTISTA
ALUMNA

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretario el último, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DE: ARISBE PONCE BAUTISTA

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

Aprobar

REVISÓ



MTRA. ROSALVA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS



DR. JOSE LUIS GOMEZ OLIVARES

PRESIDENTE



DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA

VOCAL



DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

VOCAL



DR. FRANCISCO ELIZANDRO MOLINA FREANER

VOCAL



DRA. CLAUDIA GONZALEZ SALVATIERRA

SECRETARIO



DR. JOEL DAVID FLORES RIVAS