

Fluctuación fotosintética en *Escontria chiotilla* (Weber) Rose en San Juan de los Ríos, México

David Martínez-Moreno¹, Jenaro Reyes-Matamoros², Agustina Rosa Andrés-Hernández¹ y Liliana Pérez-Espinosa³

Escuela de Biología¹, Instituto de Ciencias², Preparatoria 2 de octubre de 1968³
Benemérita Universidad Autónoma de Puebla
Puebla, México
jenaro.reyes@correo.buap.mx

Abstract— The aim of the study was to evaluate the photosynthetic fluctuation in *Escontria chiotilla* (Weber) Rose and the fruit production according to the plants orientation in the community of San Juan de los Ríos in the municipality of Chiautla de Tapia, Puebla, Mexico. The area was divided into 4 quadrants of 2500 m² each. Organic acids and total fruit production per quadrant were evaluated. The diurnal fluctuation of organic acids showed that in September the plants have the highest amount of titratable acidity. Regarding to fruit production, north and east guidelines presented the highest number of fruits.

Keywords— organic acids, crassulacean acid metabolism (CAM), plants orientation, fruit production.

Resumen— El objetivo del estudio fue evaluar la fluctuación fotosintética en *Escontria chiotilla* (Weber) Rose y la producción de frutos de acuerdo a la orientación de las plantas en la comunidad de San Juan de los Ríos del municipio de Chiautla de Tapia, Puebla, México. La zona fue dividida en 4 cuadrantes de 2500 m² cada uno. Se evaluaron los ácidos orgánicos y la producción total de frutos por cada cuadrante. La fluctuación diurna de los ácidos orgánicos mostró que en septiembre las plantas tienen la mayor cantidad de acidez titulable. Con respecto a la producción de frutos, las orientaciones norte y este presentaron el mayor número de frutos.

Palabras clave— ácidos orgánicos, metabolismo ácido de las crasuláceas (MAC), orientación de las plantas, producción de frutos.

1. INTRODUCCIÓN

La flora de México es considerada como una de las más ricas y variadas del mundo; ello debido entre otras razones a su situación geográfica, lo accidentado de su fisiografía y sus climas variados, las intensas migraciones recibidas de Norteamérica y América del Sur, así como a su notable grado de endemismo [1].

En México, las zonas áridas y semiáridas comprenden aproximadamente el 47.5% del territorio nacional. En estas zonas se encuentra un alto porcentaje de plantas que presentan el mecanismo fotosintético MAC (Metabolismo Ácido de las Crasuláceas) entre las que destacan las cactáceas. La familia Cactaceae es originaria del Continente Americano y se encuentra preferentemente en las zonas áridas y semiáridas. En México estas plantas están ampliamente representadas, por lo que nuestro país es un centro muy importante de diversificación, estimándose que se concentran más del 50% del total de las especies conocidas [1,2].

Aunque se han realizado algunos estudios sobre su agronomía, anatomía, ecología, etnobotánica, parasitología y fisiología. Todavía es mucho lo que se desconoce de estas plantas, especialmente lo que se relaciona a su necesidad hídrica, fluctuación fotosintética y productividad en ambientes naturales, por lo que es indispensable la generación de conocimiento orientado a un manejo racional de este recurso natural [3,4,5,6].

El metabolismo ácido de las crasuláceas fue primeramente observado en la planta crasulácea *Bryophyllum calycinum*. Este metabolismo se presenta en 15,000 a 20,000 especies, pertenecientes

a 33 familias de dicotiledóneas como de monocotiledóneas lo que representa el 7% de la vegetación [7].

Nobel [8] afirma que *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. presenta un incremento de acidez nocturna máxima de 0.63 mol m^{-2} y de 0.67 mol m^{-2} mencionada por otros autores, y asimismo compara el incremento de acidez nocturna máxima con otras plantas del desierto que presentan MAC, mencionando que *Opuntia chlorotica* Engelm. & J.M. Bigelow tiene un incremento de 0.76 mol m^{-2} , *Opuntia inermis* (DC.) DC. de 0.70 mol m^{-2} , *Opuntia basilaris* 0.61 mol m^{-2} , *Opuntia echios* J.T. Howell var. *gigantea* (J.T. Howell) D.M. Porter 0.32 mol m^{-2} , *Agave deserti* Engelm. 0.65 mol m^{-2} , *Stenocereus gummosus* (Engelm.) A.C. Gibson & K.E. Horak 0.48 mol m^{-2} y *Trichocereus chilensis* (Colla) Britton & Rose 0.26 mol m^{-2} .

A pesar de que las plantas con fisiología MAC tienen importancia en México, los estudios sobre este tipo de fisiología son insuficientes. Martínez [3] menciona que para *Escontria chiotilla* (Weber) Rose existe un rango de temperatura óptima para llevar a cabo el metabolismo ácido crasuláceo (MAC), siendo de $18\text{-}20 \text{ }^{\circ}\text{C}$, por lo que quizá exista una marcada relación de temperatura con la acidez titulable. Otro trabajo, donde la especie de *Escontria chiotilla* fue sometida a un régimen térmico $30/20 \text{ }^{\circ}\text{C}$ durante la luz y la oscuridad respectivamente, con un fotoperiodo de día largo $14/10$ horas mostró las fluctuaciones de acidez titulable y almidón, típico del metabolismo MAC, se observó que el termoperiodo mantuvo las fluctuaciones acentuándose la respuesta en las condiciones de sequía [9]. Mientras que José y Martínez [10], al estudiar el efecto de la orientación en la producción de *Escontria chiotilla* en la localidad de Venta Salada, Coxcatlán, Puebla, mencionan que la orientación norte-sur tiene una influencia muy marcada en la producción de yemas florales y por ende de frutos y la cantidad de ácidos orgánicos se puede ver disminuida por los factores ambientales, principalmente por la precipitación. Aunque Mandujano [11] indica que la evaluación de la acidez titulable en *Escontria chiotilla* mostró que la orientación sur y la zona joven presentaron las fluctuaciones de acidez más altas del metabolismo MAC en cuanto a la producción de frutos con respecto a la orientación. Rosas [12], al estudiar el efecto de la orientación preferencial sobre estructuras reproductivas y vegetativas de *Myrtillocactus geometrizans* Console, en dos laderas con orientación contrastante (Norte y Sur) en la Reserva de la Biosfera Barranca de Mezquitlán, México concluye que las flores y frutos se desarrollan y producen preferentemente en las costillas y ramas con orientación sur y las que se desarrollan en las demás orientaciones experimentan limitación de recursos. Figueroa y Valverde [13] estudiaron la orientación de flores de *Pachycereus weberi* (J.M. Coult.) Backeb. (Cactaceae) y su efecto en la producción de óvulos, semillas y peso de las mismas, y concluyen que las flores orientadas al lado sur produjeron mayor número de óvulos, semillas y mayor peso de éstas y que ello está en estrecha relación con la Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR; por sus siglas en inglés) recibida en la cara sur del tallo de plantas de *Pachycereus weberi*. Mientras que Martínez et al. (2014) cuantificaron los ácidos orgánicos y su efecto en la producción de frutos en plantas de *Pachycereus weberi* (J.M. Coult.) Backeb, en el municipio de Huehuetlán el Grande, Puebla, donde encontraron que las plantas no produjeron ramas nuevas y que la mayor cantidad de ácidos orgánicos se produjo en el mes de junio, en tanto que el mes de marzo presentó la menor producción, siendo la orientación sur la que presentó la mayor cantidad de frutos. Concluyen que no existe un patrón en la producción de frutos debido a la orientación de las plantas y que la precipitación pluvial es importante en la generación de nueva biomasa.

Considerando la importancia de las investigaciones sobre las plantas con fisiología MAC. El objetivo del presente estudio fue evaluar la fluctuación fotosintética en *Escontria chiotilla* (Weber) Rose y la producción de frutos de acuerdo a la orientación de las plantas en la comunidad de San Juan de los Ríos del municipio de Chiautla de Tapia, Puebla, México.

II. MATERIAL Y MÉTODOS

El trabajo experimental se realizó durante 2013 en la comunidad de San Juan de los Ríos del municipio de Chiautla de Tapia, Puebla, México. Sus coordenadas geográficas son los paralelos 18° 07' 48" y 18° 09' 42" de latitud norte y los meridianos 98° 21' 00" y 98° 48' 06" de longitud occidental, con una altitud entre 800 y 2000 msnm, tiene clima cálido subhúmedo con lluvias en verano (65%), semiseco muy cálido y cálido (24%) y semicálido subhúmedo con lluvias en verano (11%). Y rango de precipitaciones de 700 a 900 mm [15].

La zona de estudio fue dividida en 4 cuadrantes de 2500 m² cada uno. En cada cuadrante las plantas se contaron y marcaron con una navaja. A las plantas se les asignó una clave y se anotaron en un mapa para su posterior localización. Para la elaboración del mapa se tomó en cuenta la cobertura de cada *jiotilla*. Para el caso de las otras plantas solamente fue medida la altura y la cobertura de cada una, incluyendo en el estudio únicamente las de mayor cobertura. Asimismo, se midió la pendiente del terreno (en grados) de cada uno de los cuadrantes, utilizando un clisímetro. A continuación se elaboró un diagrama de perfil de vegetación, el cual se confeccionó tomando en cuenta un área de 50 m lineales y se dibujaron a escala las plantas que se encontraron en dicha línea. Con respecto a la cobertura y área basal se siguió la técnica de Matteucci y Colma [16]. Para el análisis de la vegetación se llevó a cabo la selección de muestras por cuadrantes de acuerdo con la técnica de Cox [17] para la obtención de densidad, dominancia, frecuencia y valor de importancia para cada especie.

La temperatura ambiental fue registrada con un termómetro de máximas y mínimas marca Taylor 0-50 °C, durante un periodo de 13 horas diarias cada mes, el lapso fue de las 8:00 a.m. a las 19:00 p.m., las mediciones se registraron cada 2 horas: 8:00, 10:00, 12:00, 15:00, 17:00 y 19:00 horas. Los datos de precipitación pluvial promedio mensual fueron obtenidos de la estación meteorológica ubicada en el Ingenio de Atenzingo, Puebla.

La titulación de ácidos orgánicos se realizó mediante la técnica modificada de Szarek y Ting [18], esta consistió en tomar 5 g de peso fresco del tallo usando un horador de 12 mm de diámetro, posteriormente el tejido fue colocado en frascos color ámbar de 50 ml agregándole alcohol etílico al 100% para la preservación de los ácidos orgánicos.

Para estimar la producción total de frutos, en el mes de junio se realizó la colecta. Para la elección de las plantas se tuvo en cuenta su altura, cobertura y la orientación (norte, sur, este y oeste). La orientación de las plantas se obtuvo mediante una brújula marca Brunton. En la colecta de los frutos se utilizó una vara de *Arundo donax* L. de 9 a 10 metros de largo llamada "Chicol". El peso fresco de las muestras se obtuvo usando una balanza granataria de 2 kg, después, los frutos se colocaron en una secadora de focos durante 72 horas a 70 °C para su secado.

III. RESULTADOS

El registro de la vegetación dentro de los cuadrante de la zona de estudio en la comunidad de San Juan de los Ríos del municipio de Chiautla de Tapia, Puebla mostró la dominancia de *Escontria chiotilla* y *Acacia picachensis* Brandegee, en los tres primeros cuadrantes, mientras que en el cuadrante 4, *Stenocereus weberi* presentó un valor de importancia mayor junto con *Escontria chiotilla* y *Acacia picachensis*. En relación con la inclinación del terreno, los cuadrantes 1, 2, 3 y 4 presentaron una pendiente de 44, 67, 48 y 52°, respectivamente. Siendo el segundo cuadrante el lugar de mayor pendiente.

Las temperaturas promedio más altas correspondieron a los meses de marzo, abril, junio y julio, siendo de 31.1, 31.5, 30.2 y 31.5 °C, respectivamente. Durante el día, las temperaturas más elevadas se registraron entre las 12:00 y 17:00 horas a lo largo del año. Los meses con más lluvia fueron junio, agosto y septiembre, el resto de los meses presentaron una precipitación pluvial escasa o casi

nula. Los valores promedio anuales de precipitación pluvial en los últimos 20 años muestran que hay una fluctuación muy variable, donde en el año 1998 alcanzó una mayor precipitación pluvial con 1010 mm en promedio, mientras que en otros años se registró una precipitación pluvial que fluctuó entre 100 y 800 mm por año aproximadamente.

En la figura 1 se muestra la comparación de la fluctuación diurna de acidez titulable en *Escontria chiotilla* (ml de NaOH 0.01 N/g de peso fresco) y la temperatura ambiental máxima y mínima (°C) mensual en San Juan de los Ríos, durante los meses de enero a junio, y en la figura 2 se observa esta comparación durante los meses de julio a diciembre.

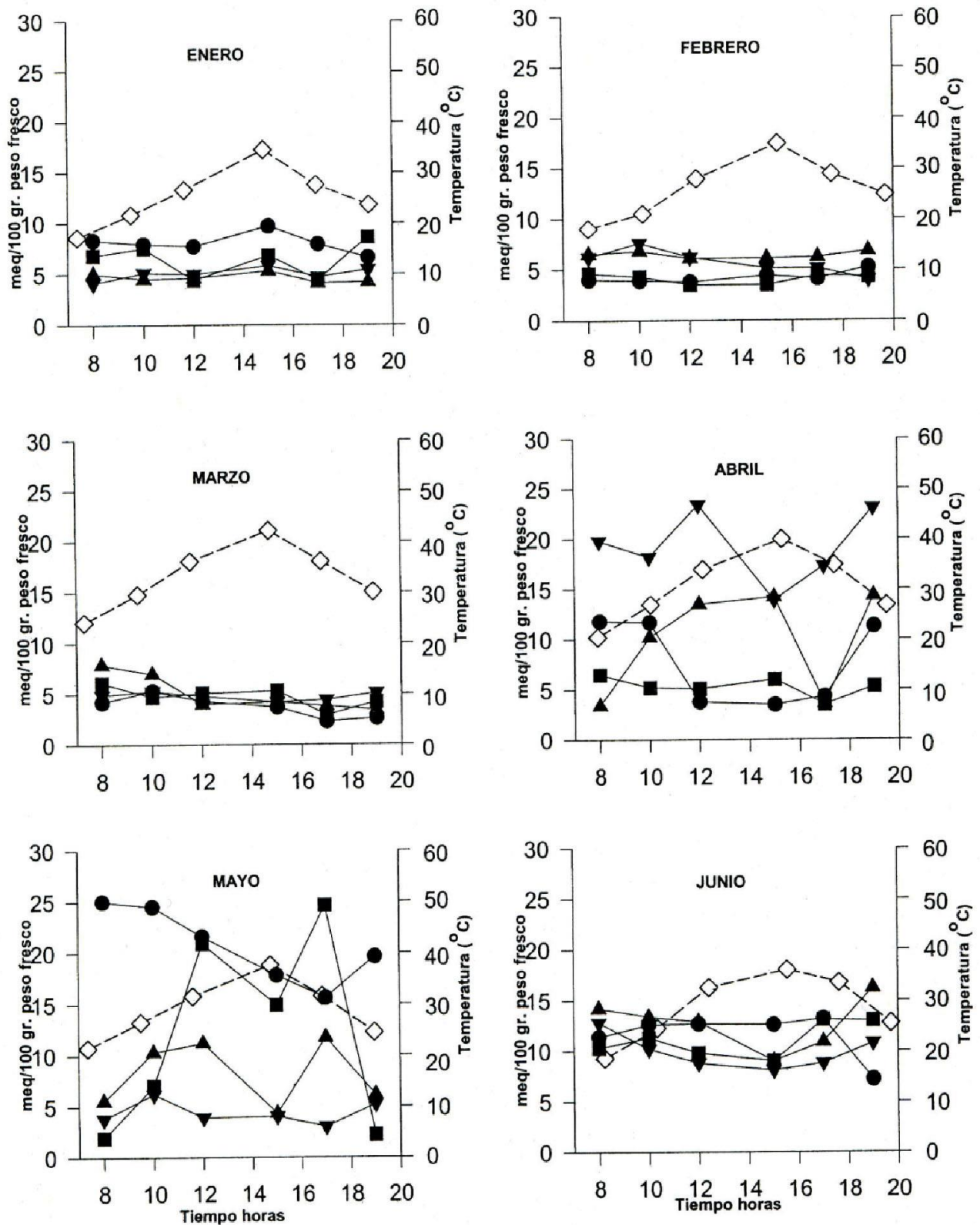


Fig. 1. Comparación de la fluctuación diaria de acidez titulable en *Escontria chiotilla* y la temperatura ambiental en San Juan de los Ríos, Chiautla de Tapia, Puebla, México.

● Cuadrante 1, ■ Cuadrante 2, ▲ Cuadrante 3, ▼ Cuadrante 4, ◇ Temperatura.

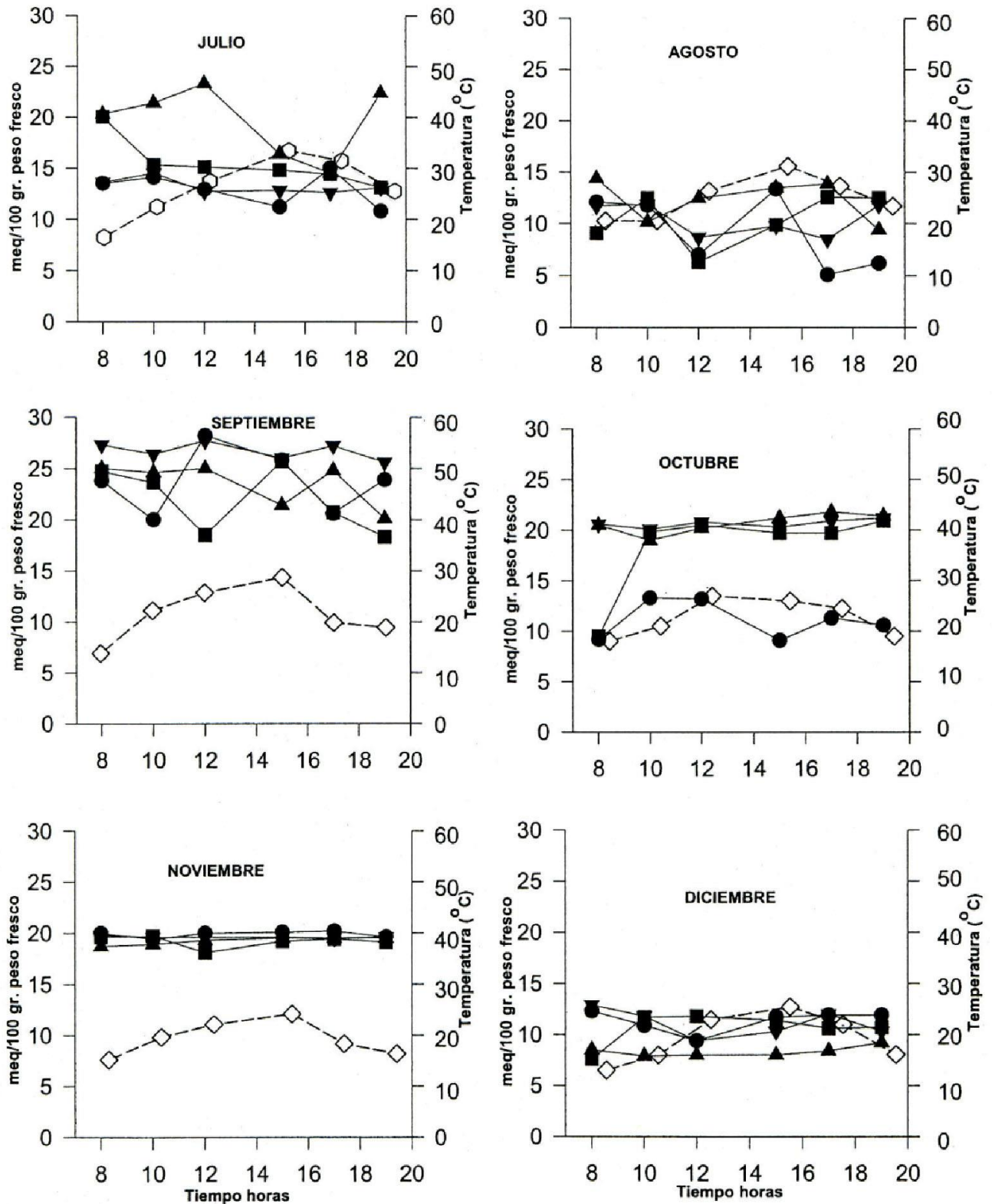


Fig. 2. Comparación de la fluctuación diurna de acidez titulable en Escontria chiotilla y la temperatura ambiental en San Juan de los Ríos, Chiantla de Tapia, Puebla, México.
 ● Cuadrante 1, ■ Cuadrante 2, ▲ Cuadrante 3, ▼ Cuadrante 4, ◇ Temperatura.

En el cuadrante 1 se observa que las plantas de *Escontria chiotilla* en marzo registraron la acidez titulable más baja. En el cuadrante 2, en el mes de febrero la acidez titulable fue la menor. En el cuadrante 3, en enero la acidez titulable fue la más baja. Por último, en el cuadrante 4, en el mes de mayo la acidez titulable fue la menor. Asimismo, se muestra que en septiembre las plantas presentaron la mayor acidez titulable en todos los cuadrantes.

Para determinar la muestra de las plantas que producen frutos para su colecta se consideró su altura, cobertura y orientación en los cuadrantes estudiados, en el primero de los cuadrantes se seleccionaron 21 individuos, mientras que en los cuadrantes 2, 3 y 4 se eligieron 18, 20 y 17 individuos, respectivamente, aunque el número de plantas seleccionadas en este caso fue menor, las plantas presentaron una gran cobertura así como un número abundante de ramas.

En la tabla I se muestran los datos de la producción de frutos de *Escontria chiotilla* colectados en el mes de junio. Con respecto al número total de frutos se observa que entre las orientaciones de las plantas, la orientación norte presentó la mayor cantidad de frutos con 1760 unidades, a continuación la orientación este con 1518 frutos. Las orientaciones oeste y sur obtuvieron en ese orden 658 y 573 frutos. El mayor número total de frutos en las distintas orientaciones se observó en las plantas del cuadrante 1 con 1526 frutos, en tanto que las plantas de los cuadrantes 3, 4 y 2 presentaron 1182, 1096 y 703 frutos, respectivamente.

Tabla I. Producción de frutos de *Escontria chiotilla* en San Juan de los Ríos, Chiautla de Tapia, Puebla, México.

Orientación	Frutos	Cuadrantes				Total
		1	2	3	4	
Norte	Número de frutos	608	270	433	449	1760
	Peso fresco (g)	3698.4	962.9	2318.2	2471.5	9451
	Peso seco (g)	517.9	217.5	408.3	528.2	1671.9
Sur	Número de frutos	209	114	129	121	573
	Peso fresco (g)	1424.2	479.8	673.7	721.8	3299.5
	Peso seco (g)	187.6	109.9	115.4	149.8	562.7
Este	Número de frutos	470	203	457	386	1516
	Peso fresco (g)	2915.5	689.3	2289.4	1740.2	7634.4
	Peso seco (g)	394.9	140	403.3	389.1	1327.3
Oeste	Número de frutos	239	116	163	140	658
	Peso fresco (g)	1568.7	453.4	1123.7	744	3889.8
	Peso seco (g)	276.6	96.9	197.1	153.3	723.9

En relación al peso fresco total de frutos se observa que el mayor valor se presentó en la orientación norte con 9451 g, en seguida la orientación este con 7634.4 g. Las orientaciones oeste y sur registraron en ese orden 3889.8 y 3299.5 g. El mayor peso fresco total de frutos para todas las orientaciones de las plantas se registró en el cuadrante 1 con 9606.8 g, mientras que las plantas de los cuadrantes 3, 4 y 2 obtuvieron 6405.0, 5677.5 y 2585.4 g, respectivamente.

Concerniente al peso seco total de frutos se advierte que el valor más alto lo registró la orientación norte con 1671.9 g, después la orientación este con 1327.3 g. Las orientaciones oeste y sur presentaron en ese orden 723.9 y 562.7 g. El mayor peso seco total de frutos referente a las orientaciones de las plantas se observó en el cuadrante 1 con 1377 g, en tanto que las plantas de los cuadrantes 3, 4 y 2 registraron 1134.1, 1220.4 y 564.3 g, respectivamente.

Con respecto a la producción de frutos de *Escontria chiotilla*, es de vital importancia conocer el desarrollo de las estructuras reproductivas para su manejo y planeación, ya que esto permite establecer los tiempos de cosecha y producción. Se encontró que durante los meses de agosto,

septiembre, octubre y noviembre no aparecen estructuras tales como: yemas de floración, brotes, flores y frutos como se muestra en la tabla II.

Tabla II. Fenología de *Escontria chiotilla* (Weber) Rose en San Juan de los Ríos, Chiautla de Tapia, Puebla, México.

Estructuras	Meses											
	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Yemas	x	x										x
Brotes	x	x	x	x								
Flores	x	x	x	x	x	x	x					
Frutos					x	x	x					
Sin estructuras								x	x	x	x	

IV. DISCUSIÓN

La comunidad de San Juan de los Ríos del municipio de Chiautla de Tapia, Puebla es una zona semiárida con tipo de vegetación de selva baja caducifolia, de acuerdo con Rzedowski [19], presenta una dominancia de *Escontria chiotilla*, *Acacia picachensis* y *Stenocereus weberi*. En referencia a *Escontria chiotilla*, como planta dominante está adaptada a zonas áridas y semiáridas debido a que posee características morfofisiológicas pertenecientes al grupo MAC [20,21,7]. En la zona de estudio, se constató que *Escontria chiotilla* fue la planta de mayor número en relación con otras especies asociadas propias de la selva baja caducifolia. Debido a que *Escontria chiotilla* fue la especie dominante, a este tipo de agrupaciones se les llama "quiotillales" [22].

Respecto al perfil de la vegetación se encontró que existe una distribución diferencial de las especies y de los individuos con relación a la altura, donde *Escontria chiotilla* se encuentra entre los 2 y 5 metros, datos que no coinciden con Bravo [1], quien menciona una altura de 4 metros, ni con Nieto [22] y Piña [23] que reportaron una altura de hasta 7 metros. Esto les confiere una ventaja ecológica, ya que las zonas de reproducción se encuentran en las terminaciones de las ramas facilitando que las flores sean polinizadas eficientemente para posteriormente terminar en fruto, el cual será ingerido por animales (principalmente aves), para la dispersión de sus semillas [6]. Otra función que tiene la altura de las plantas es captar una mayor cantidad de Radiación Fotosintéticamente Activa, y esto está en función de la captación de CO₂ en la noche [24], debido a que en plantas de *Opuntia ficus-indica* se necesitan 20 moles m⁻²d⁻¹ en superficies verticales para la acumulación de acidez al 90% [25,26,27] y así tener una mayor eficiencia en la utilización de los recursos [12,13], o cuando los cactus con la vegetación a su alrededor presentan una altura igual o mayor, pues el sombreado puede interferir con la captación de la PAR [25,28].

Los resultados mensuales de acidez titulable mostraron que en enero, febrero, marzo y abril la producción de acidez fue baja para los 4 cuadrantes, esto pudiera deberse a que los fotoasimilados se están translocando de la fuente a la demanda en su mayoría para los brotes y flores que se están produciendo en esa época (Tabla II), al respecto Tinoco y Molina [29] mencionan que el tejido de las costillas alrededor de la aureola es el encargado de translocar los fotoasimilados a los brotes y flores de plantas de *Pachycereus pringlei*, esto se ha observado otras especies como el frijol. Fanjul [30] encontró que la responsable de translocar los fotoasimilados es la hoja más cercana a la inflorescencia, cabe mencionar que la relación fuente-demanda ha sido estudiada muy poco en este tipo de especies. Por otro lado, los cuadrantes 3 y 4 durante el mes de mayo presentan una acidez baja, probablemente a que la mayoría de ácidos han sido translocados a los frutos (Figura 1), esto se puede deber a que el aparato fotosintético esté funcionando al máximo y la tasa de PAR diaria este alrededor de los 20 moles m⁻² d⁻¹ como lo mencionan Nobel [25,26] y Geller y Nobel [28] para la captura de CO₂, resultado similar fue encontrado por Acevedo et al. [27] en plantas de *Opuntia ficus-indica* para una acumulación de acidez del 90% de saturación, cabe mencionar que por cada

molécula de CO₂ fijada por una planta con MAC se produce una molécula de ácido málico y 2 iones de hidrógeno [6].

Durante los meses de agosto, septiembre, octubre y noviembre se observa que la cantidad de ácidos registrados es mayor que en otros meses en los cuatro cuadrantes, esto puede deberse al hecho de que no se está generando biomasa alguna y solo muy pocos fotoasimilados se están usando para el mantenimiento de toda la planta, esto deberá en un futuro ser corroborado pues hasta la fecha son escasos los trabajos sobre la relación fuente-demanda.

Con referencia a la colecta de frutos, ésta se realizó en junio, de acuerdo con la orientación de las plantas, en los cuadrantes 1, 2, 3 y 4 se registraron 21, 18, 20 y 17 plantas respectivamente, siendo la orientación norte-este donde se presentó la mayor producción de frutos, con respecto a las otras orientaciones (Tabla I), con excepción del cuadrante 2 que tuvo la menor producción de frutos debido al ángulo de inclinación de la pendiente del terreno (67°) y la orientación de las ramas de *Escontria chiotilla*, puesto que las raíces de cactus y agaves son someras y eficientes en la captación de agua de lluvia, pero con una pendiente tan pronunciada el agua se pierde rápidamente por escorrentía y las plantas no pueden acumular suficiente agua en el tejido de los tallos [31,32], la cual utilizarán para el control de la apertura estomática y la captura de CO₂ para ser asimilado por el tejido [33,27]. Esto no concuerda con Martínez [3] y José y Martínez [10], quienes encontraron que la orientación norte-sur fue la mejor para la producción de frutos, esto puede deberse, tal vez, a la posición de las ramas con respecto a la intersección de los rayos solares, para que de esta manera puedan llevar a cabo una saturación del aparato fotosintético y de esta manera tengan suficientes fotoasimilados para cubrir la demanda de estructuras reproductivas y/o vegetativas.

Para el mes de julio la acidez titulable se mantuvo constante en los cuadrantes, excepto en el cuadrante 3 donde se elevó considerablemente, aun cuando los fotoasimilados se translocan a flores y frutos tardíos, a pesar de que en este mes se registró una disminución de la lluvia, probablemente esto se deba al aprovechamiento de agua en el mes anterior, ya que fue uno de los meses con registro de precipitación pluvial alta. En el mes de agosto la acidez titulable disminuyó debido a que el mes anterior presentó una disminución en las lluvias. El cuadrante 4 tuvo un punto de acidez atípico con relación a los cuadrantes restantes. Este comportamiento puede deberse a que los fotoasimilados producidos en ese momento aún eran translocados al llenado de frutos tardíos.

Como se observa en el cuadro I, el peso seco total mayor de frutos se presenta en los cuadrantes 1, 3 y 4. El cuadrante 2 presentó el menor peso seco total, esto se debe principalmente al ángulo de inclinación del terreno (67°) lo cual hace que cuando la lluvia cae se pierda el agua en su mayoría por escorrentía, y las plantas no almacenan agua suficiente para la captación de CO₂, lo que se podría corroborar con el diámetro de las ramas, para ver qué tan rápido el tejido pierde turgencia.

V. CONCLUSIONES

La zona de estudio de San Juan de los Ríos del municipio de Chiautla de Tapia, Puebla, México presentó una vegetación de selva baja caducifolia, con una dominancia de *Escontria chiotilla*, *Acacia picachensis* y *Stenocereus weberi*, donde *Escontria chiotilla* fue la de mayor número.

La acidez titulable diurna en *Escontria chiotilla* mostró la mayor cantidad en el mes de septiembre y la más baja en los meses de enero, febrero, marzo y abril. Con respecto a la producción de frutos, las orientaciones norte y este presentaron el mayor número, peso fresco y peso seco de frutos. Las plantas que registraron los menores valores se ubican en terrenos con pendiente pronunciada. *Escontria chiotilla* durante los meses de agosto a noviembre no presenta ninguna estructura reproductiva.

REFERENCIAS

- [1] Bravo, H.H. 1978. Las cactáceas de México. Vol. I, UNAM, México, 743 p.
- [2] Bravo, H.H. y Sánchez, M.H. 1991. Las cactáceas de México. Vol. III, UNAM, México, pp. 501-535.

- [3] Martínez, M.D. 1987. Fluctuación fotosintética de *Escontria chiotilla* (Weber) Rose en la localidad de Venta Salada, Municipio de Coxcatlán, Puebla. Tesis de Licenciatura, ENEP Iztacala, UNAM, México, 97 p.
- [4] Hernández, G.O. y Mendieta, M. 1987. Estudio comparativo de las relaciones iónicas de cactáceas en diferentes zonas del Municipio de Coxcatlán, Puebla. Tesis de Licenciatura, ENEP Iztacala, UNAM, México, 100 p.
- [5] José, J.R. 1995. Estimación de la productividad en *Agave angustifolia* Haw. Tesis de Maestría, Colegio de Posgraduados, México.
- [6] Nobel, S.P. 1998. Los incomparables Agaves y cactus. Ed. Trillas. México, 211 p.
- [7] Cushman, J.C. 2001. Crassulacean Acid Metabolism. A plastic photosynthetic. Adaptation to arid environments. *Plant Physiol.*, 127: 1439-1449.
- [8] Nobel, S.P. 1982. Orientation, PAR interception, and nocturnal acidity increases for terminal cladodes of a widely cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Amer. J. Bot.*, 69 (9): 1462-1469.
- [9] Mandujano, P.M. 1988. Respuesta fotosintética (Metabolismo Ácido de las Crasuláceas) en *Escontria chiotilla* (Weber) Rose en Ambiente Controlado. Tesis de licenciatura, ENEP Iztacala, UNAM, México, 51 p.
- [10] José, J. y Martínez, M. 1992. Efecto de la orientación en la producción de *Escontria chiotilla* (Weber) Rose, en la localidad de Venta Salada, Municipio de Coxcatlán, Puebla. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, Tomo XXXVII, pp. 46-51.
- [11] Mandujano, P.M. 2002. Evaluación del metabolismo ácido de las crasuláceas en ramas jóvenes y maduras de *Escontria chiotilla* (Weber) Rose, con orientación norte y sur en el Municipio de Coxcatlán, Puebla. Tesis de Maestría, FES Iztacala, UNAM. México. 81 p.
- [12] Rosas, G., E.M. 2010. Efecto de la orientación preferencial sobre las estructuras reproductivas y vegetativas en *Myrtillocactus geometrizans*. Tesis de Maestría, UAM, Unidad Iztapalapa, 75 p.
- [13] Figueroa, C., D.M. and Valverde, P.L. 2011. Flower orientation in *Pachycereus weberi* (Cactaceae): effects on ovule production, seed production and seed weight. *Journal of Arid Environmental*, 75: 1214-1217.
- [14] Martínez, M., D., Reyes, M., J., Figueroa, C., D.Ma. y Rodríguez, R., T. 2014. Efecto de los ácidos orgánicos en la producción de frutos de *Pachycereus weberi* (J.M.Coult.) Backeb. en el municipio de Santo Domingo, Huehuetlán El Grande, Puebla, México. *Revista Iberoamericana de Ciencias*, 1(3): 113-125.
- [15] INEGI. 2010. Cartas de división política y carta de municipios. Instituto Nacional de Estadística y Geografía, México.
- [16] Matteucci, D.S. y Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, USA.
- [17] Cox, G.W. 1981. Laboratory manual of general ecology. Ed. William. C. Brown Company. Publishers, Dubuque, Iowa, USA, 237 p.
- [18] Szarek, S.R. and Ting, P.I. 1975. Physiological responses to rainfall in *Opuntia basilaris* (cactaceae). *Amer. J. Bot.*, 62 (6): 602-609.
- [19] Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. En: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. (Compiladores), *Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México.
- [20] Ting, P.I. and Rayder, L. 1982. Regulation of C₃ to CAM shifts. In: Gibbs, M. (Ed.), *Crassulacean acid metabolism*, American Society of Plants Physiologists, Rockville, Maryland, pp. 193-207.
- [21] Ting, P.I. 1985. Crassulacean acid metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 36: 595-622.
- [22] Nieto P.C. 1980. La jiotilla. Comunicado No. 41, Recursos bióticos potenciales del país, Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, México.
- [23] Piña, L.I. 1977. Pitayas y otras cactáceas afines del estado de Oaxaca. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas XXII*: 3-14.
- [24] Ehleringer, J.R., Money, H.A., Gulmon, S.L. and Rundel, P. 1980. Orientation and its consequences for *Copiapoa* (Cactaceae) in Atacama Desert. *Oecologia*, 46: 63-67.
- [25] Nobel, S.P. 1980. Interception of photosynthetically active radiation by cacti of different morphology. *Oecologia (Berl.)*, 45: 160-166.
- [26] Nobel, S.P. 1981. Influences of photosynthetically active radiation on cladode orientation stem tilting, and height of cacti. *Ecology*, 62: 982-990.

- [27] Acevedo, E., Badilla, I. and Nobel, S.P. 1983. Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiol.*, 72: 775-780.
- [28] Geller, G.N. and Nobel, S.P. 1987. Comparative cactus architecture and PAR Interception. *Amer. J. Bot.*, 74(7): 998-1005.
- [29] Tinoco, O., C. and Molina, F., F. 2000. Flower orientation in *Pachycereus pringlei*. *Canadian Journal of Botany*, 78: 1489-1494.
- [30] Fanjul, P.L 1978. Análisis de crecimiento de una variedad de *Phaseolus vulgaris* L. de hábito de crecimiento indeterminado y ensayo para el estudio de las relaciones entre la fuente y la demanda de los fotosintatos. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados, México, 157 p.
- [31] Woodhouse, R.M., Williams, J.G. and Nobel, S.P. 1980. Leaf orientation, radiation interception and nocturnal acidity increases by the CAM plant *Agave deserti* (Agavaceae). *Amer. J. Bot.*, 67(8): 1179-1185.
- [32] González, M.F. 2012. Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación. Ed. Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales e Instituto Nacional de Ecología, México.
- [33] Osmond, C.B. 1978. Crassulacean acid metabolism: A curiosity in context. *Annu. Rev. Planta Physiol.*, 29: 379-414.