
**EFFECTO DE LA LUZ Y LA FERTILIZACIÓN SOBRE
EL CRECIMIENTO Y LA TASA DE ASIMILACIÓN
NETA DE CO₂ DE *Selenicereus grandiflorus* subsp.
donkelaarii SALM Y DICK (CACTACEAE).**

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO
PARA OBTENER EL GRADO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS EN MANEJO DE
RECURSOS NATURALES TROPICALES**

POR

**Licenciado en agroecología
Irving Ricardo Vargas Solís**

ASESOR:

Doctor. José Carlos Cervera Herrera

Mérida, Yuc., México, Julio de 2015

DECLARACIÓN

Este trabajo no ha sido aceptado para el otorgamiento de título o grado alguno. La tesis es resultado de las investigaciones del autor con la excepción de las fuentes de información consultadas. El autor expresa su consentimiento al Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CCBA) de la Universidad Autónoma de Yucatán (UADY) para la reproducción de este documento con el fin de intercambio bibliotecario y consultas de interés público.

DEDICATORIAS

Para mi señor Jesucristo quien me ha dado la fortaleza para librar cada obstáculo que se ha presentado en mi vida, protegido a mis seres queridos, dado paz a los que dicen ser mis enemigos, pero sobre todo darme la oportunidad de comprender que la vida está llena de sus bendiciones y de nosotros depende tomarlas o rechazarlas.

Pensamiento “Irving Vargas”

El regalo máspreciado de Jesucristo para el hombre fue el libre albedrio y con este el hombre es capaz de elegir lo que más le convenga. La mayoría de las personas utiliza este don solo así, como si elegir entre lo bueno y lo malo sea igual a elegir una prenda, unos zapatos o cualquier otra cosa. Sin embargo dios también nos regaló el don de discernimiento, un don que pocas personas utilizan antes de ejercer el libre albedrio para seleccionar de entre todo lo malo, el camino correcto, y a esos pocos, dios les llama sabios.

Sin embargo, dios es bueno y misericordioso, como un pastor que busca a una oveja perdida y que cuando la haya la limpia, alimenta y cobija. Dios no busca la perfección del hombre, puesto que él sabía antes de la creación, que el hombre pecaría; dios busca algo más, busca un hombre con un corazón arrepentido y temeroso de su nombre.

Querido lector si al igual que yo, has utilizado el don del libre albedrio sin discernir y en consecuencia tomaste malas decisiones en tu vida, no importa cuán grandes hayan sido, recuerda que siempre hay una salida y se llama Jesucristo, rey de reyes y señor de señores por los siglos de los siglos amen.

AGRADECIMIENTOS

A CONACYT a través de Ciencia Básica por el financiamiento otorgado al proyecto CB2009-133180.

A mi asesor de tesis, Dr. J. Carlos Cervera Herrera, por brindarme su amistad, confianza pero sobre todo por haber influido en mi formación personal y profesional. (Doc. Un abrazo)

A mis padres Jorge Alfredo Vargas Estrella y Guadalupe del Carmen Solís Ramos por su amor incondicional.

Al amor de mi vida María del Socorro Pech Cabañas por su apoyo y paciencia.

A mis hermanos Jorge Alberto, Georgina Neftaly, Andrés Moisés y William Acrelio por estar conmigo siempre.

A todos los maestros involucrados en mi preparación y formación para lograr resolver problemas académicos, laborales y personales con afecto muchas gracias.

Y a todas aquellas personas que me apoyaron y estuvieron a mi lado todo este tiempo.

Resumen

El crecimiento en plantas es un proceso fisiológico complejo que involucra el incremento irreversible en tamaño, peso seco, volumen y es influenciado por factores como la radiación solar, la temperatura del aire, la disponibilidad de agua y los nutrientes en la solución del suelo. Para conocer el efecto de la luz y la suplementación de nitrógeno sobre el crecimiento de la cactácea *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*, una especie CAM, se establecieron esquejes en Dzununcán, Yucatán, bajo dos tratamientos de radiación (45 y 100% del total ambiental) y tres niveles de nitrógeno (0, 18 y 36 g planta⁻¹ año⁻¹), y para determinar los factores óptimos de luz, agua, temperatura y nitrógeno sobre la fotosíntesis, se realizaron curvas de respuesta de la asimilación neta de CO₂ para cada factor bajo condiciones controladas.

El crecimiento se midió como la ganancia de peso seco y la tasa de crecimiento relativo (*RGR*). Adicionalmente, se midió la producción de raíces y se determinó la relación volumen/superficie como una medida de la capacidad de almacenamiento de agua del tallo. La ganancia de peso seco, la *RGR*, la producción de raíces y la relación volumen/superficie fue mayor para plantas que recibieron el 100% de la luz ambiental total y se les adicionó 18 y 36 gramos de nitrógeno. Las plantas que no recibieron nitrógeno presentaron menor crecimiento, producción de raíces y relación volumen/superficie, sin importar el nivel de luz incidente. *Selenicereus donkelaarii* es una especie tolerante a radiación elevada y a baja disponibilidad de nitrógeno y las condiciones óptimas que maximizan su tasa de asimilación neta de CO₂ con un nivel de luz de 30 y 35 mol m⁻² d⁻¹, temperatura diurna/nocturna de 30/20 °C, 18 gramos de nitrógeno y agua a capacidad de campo.

Palabras clave: CAM, *Selenicereus*, Cactaceae, fotosíntesis

Abstract

Plant growth is a complex physiological process that involves the irreversible increase in size, dry weight, volume and surface and it is influenced by factors such as solar radiation, air temperature, water availability and nutrients in the soil solution. To know the effect of light and nitrogen supplementation on the growth of the cactus *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*, a CAM species, cuttings were established in Dzununcán, Yucatán, under two radiation treatments (45 and 100% of total ambient light) and three levels of nitrogen (0, 18 and 36 g plant⁻¹ yr⁻¹), and to determine the optimal factors of light, water, temperature and nitrogen on photosynthesis, were conducted, response curves of net CO₂ assimilation for each factor under controlled conditions. Growth was measured as dry weight gain and relative growth rate (RGR). Additionally, root production and volume / surface ratio, a measure of the water storage capacity of the stem, were determined. Dry weight gain, RGR, root production and volume/surface ratio were higher for plants receiving 100% of total ambient light and with the addition of 18 and 36 grams of nitrogen. The plants without nitrogen supplementation had lower growth, root production and volume/surface ratio, regardless of the level of incident light. *Selenicereus donkelaarii* is cactus tolerant to high radiation and low nitrogen availability, and the optimal conditions that maximal and the optimal conditions to maximize their rate of net CO₂ assimilation is at a total daily PPFD (30 and 35 mol m⁻² d⁻¹), day/night air temperature (30/ 20 °C), 18 g of nitrogen and water at field capacity.

Key words: CAM, *Selenicereus*, Cactaceae, Photosynthesis.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
2. MARCO TEÓRICO	4
2.1. Familia Cactaceae	4
2.1.1. Distribución y endemismo	4
2.1.2. Clasificación de <i>Selenicereus grandiflorus</i> subsp. <i>donkelaarii</i>	5
2.1.3. Descripción de <i>Selenicereus grandiflorus</i> subsp. <i>donkelaarii</i>	6
2.2. Fenología floral de <i>Selenicereus grandiflorus</i> subsp. <i>donkelaarii</i>	6
2.2.1. Distribución de <i>Selenicereus grandiflorus</i> subsp. <i>donkelaarii</i>	6
2.2.2. Microambiente de luz de <i>Selenicereus grandiflorus</i> subsp. <i>donkelaarii</i>	7
2.2.3. Producción de raíz primaria de <i>Selenicereus donkelaarii</i>	7
2.3. Metabolismo ácido de crasuláceas	8
2.3.1. Transporte de nitrógeno del suelo a la raíz	9
2.3.2. Transporte de nitrógeno de la raíz a la hoja o al tallo	9
2.3.3. Modelaje matemático	10
2.4. Tasa de crecimiento relativo	10
2.4.1. Efecto de los factores climáticos sobre el crecimiento	11
2.4.2. Efecto de la luz sobre el crecimiento de cactáceas	12
2.4.3. Índice de luz	13
2.5. Efecto de la temperatura sobre el crecimiento de cactáceas	13
2.5.1. Efecto del agua sobre el crecimiento de cactáceas	14
2.5.2. Efecto de la fertilización sobre el crecimiento de cactáceas	15
2.5.3. Índice de nitrógeno	15
3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	16
3.1. Objetivo general	16
3.1.1. Objetivos específicos	16
3.1.2. Hipótesis	16
4. MATERIALES Y MÉTODOS	17
4.1. Material vegetal	17

4.1.1. Sitio experimental y trasplante de material vegetal	18
4.1.2. Diseño experimental	18
4.1.3. Condiciones de crecimiento	19
4.2. Regresión lineal simple entre el volumen y el peso seco de los tallos	19
4.2.1. Validación de modelo de regresión lineal para estimar el peso seco a partir del volumen	20
4.2.2. Tasa de crecimiento relativo	21
4.2.3. Tasa de crecimiento relativo mensual	22
4.3. Ganancia de peso seco	22
4.3.1. Peso seco acumulado	23
4.3.2. Volumen de tallos	23
4.3.3. Superficie de tallos	24
4.4. Relación volumen/superficie	24
4.4.2. Trabajo en condiciones controladas en laboratorio	24
4.4.3. Asimilación de CO ₂	25
4.5. Índice de luz y nitrógeno	26
5. RESULTADOS	27
5.1. Condiciones de crecimiento	27
5.1.1. Regresión lineal del volumen y el peso seco de tallos bajo el 45% de la DFFF	29
5.1.2. Comparación de líneas de regresión de segmentos de tallo que crecieron bajo el 45% de la DFFF	30
5.1.3. Validación de modelos de regresión lineal de plantas que recibieron el 45% de la radiación solar	31
5.2. Regresión lineal del volumen y el peso seco de tallos bajo el 100% de la DFFF	33
5.2.1. Comparación de líneas de regresión de segmentos de tallo que crecieron bajo 100% de la DFFF	34
5.2.2. Validación de modelos de regresión lineal de plantas que recibieron el 100% de la radiación solar	35
5.2.3. Tasa de crecimiento relativo	37

5.3. Tasa de crecimiento relativo mensual	38
5.3.1. Ganancia de peso seco	40
5.3.2. Peso seco acumulado	41
5.3.3. Producción de raíces	43
5.4. Asignación de carbono	44
5.4.1. Relación volumen/superficie	45
5.4.2. Efecto de la luz y el nitrógeno sobre la asimilación neta de CO ₂	46
6. DISCUSIÓN	47
6.1.1. Validación de modelos de regresión	47
6.1.2. Tasa de crecimiento relativo	48
6.1.3. Tasa de crecimiento relativo mensual	51
6.2. Ganancia anual de peso seco	53
6.2.1. Raíz subterránea o principal	54
6.2.2. Raíz adventicia o aérea	55
6.2.3. Asignación de carbono	56
6.3. Relación volumen/superficie	57
6.3.1. Efecto de la luz y el nitrógeno sobre la asimilación neta de CO ₂	58
7. CONCLUSIONES	61
8. LITERATURA CITADA	62

ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1.** Valores de F y P , para probar la significancia estadística de los factores luz, nitrógeno, Mes y sus interacciones de segundo orden en el análisis de medidas repetidas de la tasa de crecimiento relativo. 38
- Tabla 2.** Valores de F y P , para probar la significancia estadística de los factores luz, nitrógeno, Mes y sus interacciones de segundo orden en el análisis de medidas repetidas de la tasa de crecimiento relativo. 41

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Sitio de colecta y trasplante de esquejes de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*. 17
- Figura 2.** Densidad de flujo de fotones para fotosíntesis (A), temperatura del aire máxima, media y mínima (B), humedad relativa (C) y precipitación pluvial mensual (D), que recibieron las plantas de *Selenicereus donkelaarii* durante el experimento. 28
- Figura 3.** Regresión lineal del volumen entre el peso seco construido con 282 segmentos de tallo de plantas sin nitrógeno (A), construido con 491 segmentos de tallo de plantas con 18 g de nitrógeno (B) y construido con 443 segmentos de tallo de plantas con 36 g de nitrógeno. 29
- Figura 4.** Comparación de líneas de regresión del volumen entre el peso seco de segmentos de tallo de plantas de *Selenicereus donkelaarii* que recibieron 45% de la radiación solar y la adición de 0, 18 y 36 g de nitrógeno. 30
- Figura 5.** Regresión lineal entre el peso seco medido y el estimado de

- plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* que 32
 crecieron con el 45% de la DFFF y sin nitrógeno (A), con 18
 gramos de nitrógeno (B), y con 36 gramos de nitrógeno (C).
- Figura 6.** Regresión lineal del volumen entre el peso seco construido con 394 segmentos de tallo de plantas sin nitrógeno (A), construido 33
 con 1004 segmentos de tallo de plantas con 18 g de nitrógeno
 (B) y construido con 931 segmentos de tallo de plantas con 36 g
 de nitrógeno.
- Figura 7.** Comparación de líneas de egresión lineal del volumen entre el 34
 peso seco de segmentos de tallo de plantas que crecieron con el
 100% de la DFFF y bajo tres niveles de nitrógeno 0, 18 y 36 g.
- Figura 8.** Validación de modelos de regresión lineal simple de segmentos 35
 de tallo de plantas que recibieron $36.32 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de la
 radiación solar y sin nitrógeno (A), con 18 gramos de nitrógeno
 (B) y con 36 gramos de nitrógeno (C).
- Figura 9.** Efecto de la densidad de flujo de fotones para fotosíntesis 37
 (DFFF) y la adición de nitrógeno sobre la tasa de crecimiento
 relativo de plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp.
donkelaarii.
- Figura 10.** Efecto de la aplicación de nitrógeno y la densidad de flujo de 39
 fotones para fotosíntesis sobre la tasa de crecimiento relativo
 mensual de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*.
- Figura 11.** Efecto de la densidad de flujo de fotones para fotosíntesis 40
 (DFFF) y la adición de nitrógeno sobre la ganancia de peso seco
 de plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*.
- Figura 12.** Efecto de la aplicación de nitrógeno y la densidad de flujo de 42
 fotones para fotosíntesis sobre el peso seco acumulado de

Selenicereus grandiflorus subsp. *donkelaarii*

- Figura 13.** Efecto de la densidad de flujo de fotones para fotosíntesis y la adición de nitrógeno sobre la producción de raíz principal y aérea de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*. 43
- Figura 14.** Ganancia de peso seco por estructura de plantas de *Selenicereus donkelaarii*. 44
- Figura 15.** Efecto de la densidad de flujo de fotones para fotosíntesis (DFFF) y la adición de nitrógeno sobre la razón volumen/superficie de tallos de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*. 45
- Figura 16.** Asimilación neta de CO₂ total diaria de tallos de *Selenicereus donkelaarii* bajo cuatro niveles de nitrógeno 0, 18, 36 y 54 g, aclimatadas a 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45 mol m⁻² d⁻¹, temperatura diurna/nocturna 30/20°C y riego a capacidad de campo. 46

ABREVIATURAS Y SIGLAS USADAS

ABC: Área bajo la curva

ADN: Ácido desoxirribonucleico

C₃: Vía de tres carbonos

C₄: Vía de cuatro carbonos

CCBA: Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

CITES: Convenio Sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Vida Silvestre

CO₂: Dióxido de Carbono

DFFF: Densidad de Flujo de Fotones para Fotosíntesis

CAM: Crasulacean Acid Metabolism (metabolismo ácido de crasuláceas)

MEF: Desviación eficiencia de modelado

MEXU: Herbario Nacional del Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México

O₂: Oxígeno

PEP: Fosfoenolpiruvato

PEPC: Enzima Fosfoenolpiruvato Carboxilasa

Rubisco: Enzima Ribulosa1, 5 bifosfato

Subsp: Subespecie

RGR: Relative Growth Rate (Tasa de Crecimiento Relativo)

UADY: Universidad Autónoma de Yucatán

INTRODUCCIÓN

A nivel mundial, existen varias plantaciones de cactáceas con fines comerciales, como las de nopales del género *Opuntia* y las pitahayas de los géneros *Hylocereus* y *Selenicereus* (Nobel, 1994; Nobel y De la Barrera, 2004). El cultivar de cactáceas más importante es *Opuntia ficus-indica*, del que se cosechan tallos y frutos en alrededor 100,000 hectáreas en todo el mundo (Nobel, 1994). En México se cosecha el 80% de las 500,000 ton ha⁻¹ año⁻¹ obtenidas a nivel mundial (Flores y Corrales-García, 2000). Dado que México alberga la mayor diversidad y endemismo de especies pertenecientes a la familia Cactaceae (Hernández y Godínez, 1994), el potencial de domesticación de más especies silvestres con fines comerciales es muy elevado. No conocemos los requerimientos ambientales para el crecimiento de la mayoría de las cactáceas silvestres. Este conocimiento es clave para su conservación y uso potencial como cultivos (Cruz y Casas, 2002).

Las cactáceas son empleadas para fines agronómicos debido a que pueden adaptarse y crecer bajo condiciones de radiación y temperatura elevada y tolerar ambientes con baja disponibilidad de agua en el suelo (Nobel, 1988). Esto se debe principalmente a que utilizan el metabolismo ácido de las Crasuláceas (CAM) como vía fotosintética principal. Las plantas CAM abren los estomas y asimilan CO₂ durante la noche, cuando la temperatura del aire y la demanda evaporativa es menor, lo que se traduce en una reducción en la pérdida de agua por transpiración (Nobel, 1994, 1996). Así, presentan una eficiencia de uso del agua dos a cinco veces mayor que las plantas con otra vía fotosintética bajo condiciones ambientales similares (Nobel y De la Barrera, 2004).

La ganancia de carbono, el crecimiento, la floración y la producción de frutos de plantas CAM depende de las condiciones microambientales en las que crecen (Lambers *et al.*, 2008). Así, la productividad vegetal representa el efecto de la disponibilidad de agua, temperatura, luz y nutrientes sobre la asimilación neta de CO₂ y el almacenamiento de carbono (Nobel, 1988). Entonces, conocer la combinación de factores que maximizan la asimilación de CO₂ y productividad es esencial para establecer estrategias de conservación y planes de manejo agrícola.

Estudios del efecto de la luz sobre la asimilación de CO₂ y el crecimiento de cactáceas hemiepifitas de ambientes tropicales, indican que la mayor tasa fotosintética y de crecimiento se presenta cuando reciben niveles de luz entre los 19 a 23 mol m⁻² d⁻¹, en comparación con plantas expuestas a radiación solar fuera de este intervalo (Andrade y Nobel, 1996; Raveh *et al.*, 1998; Andrade *et al.*, 2006).

El agua es el factor ambiental que más limita la ganancia de carbono y la productividad de las plantas (Lambers *et al.*, 2008). Para *Hylocereus undatus*, la mayor tasa de asimilación neta de CO₂ (7 μmol m⁻² s⁻¹) la presentan plantas bien hidratadas a capacidad de campo y va reduciendo al progresar la sequía (Nobel y De la Barrera, 2002). También afecta la distribución y la producción de raíces ya que para plantas con déficit hídrico la producción de raíces es mayor y su distribución es más superficial, en comparación con plantas que están bien irrigadas (Nobel y De la Barrera, 2002).

La temperatura puede afectar las funciones fisiológicas de los organismos. Para plantas CAM tropicales, la mayor tasa de asimilación de CO₂ se da cuando la temperatura diurna/nocturna es similar a la temperatura anual media de la región de donde son nativas (Nobel, 1988). Para varias cactáceas hemiepifitas tropicales la temperatura diurna/nocturna que maximiza la asimilación de CO₂ es 30/20 °C. Variaciones en la temperatura diurna/nocturna disminuyen la tasa de asimilación de CO₂.

La asimilación de CO₂ aumenta al incrementarse el nivel de nitrógeno en los tallos de *O. ficus-indica* (Nerd *et al.*, 2002). Para *H.undatus*, la tasa de asimilación neta de CO₂ es mayor en plantas que reciben una concentración de N de 8 mM, niveles de fertilización menores o mayores la reducen (Nobel y De la Barrera, 2002). Sin embargo, la cantidad de nutriente de una planta está directamente relacionado a su tamaño

A pesar de que se han publicado numerosos trabajos sobre el efecto independiente de la luz y el nitrógeno sobre diferentes respuestas funcionales de cactáceas, no existen trabajos en los que se evalúe el efecto de la interacción luz – nitrógeno sobre el crecimiento de cactáceas. Por esto, el objetivo de este trabajo

es evaluar el efecto de la luz y la suplementación de nitrógeno sobre el crecimiento de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* una especie silvestre y endémica de la península de Yucatán. Conocer las condiciones de luz y nitrógeno que maximizan el crecimiento de una especie ayudaría a su conservación por propagación en condiciones de vivero y para incrementar la producción en condiciones de cultivo.

MARCO TEÓRICO

Familia Cactaceae

Las cactáceas son plantas dicotiledóneas, generalmente espinosas con longevidad relativamente larga (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978), presentan formas de crecimiento diversas, como los cactus columnares o los cactus globosos (Standley y Williams, 1962; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978; Nyffeler, 2002).

La adaptación a medios áridos y semiáridos en las que crecen las cactáceas es la causa de su rara morfología vegetativa (Gibson y Nobel, 1986). Entre sus características peculiares resaltan la reducción o ausencia de hojas, la presencia de tallos perennes, que funcionan como órganos fotosintéticos, donde la corteza y la médula se transforman en tejidos de almacenamiento de agua, brindándoles su succulencia, también presentan yemas axilares especializadas, denominadas areolas encargadas en la formación de espinas, gloquidios, tricomas, hojas y flores (Standley y Williams, 1962; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978; Nyffeler, 2002).

La extracción indiscriminada y el cambio de uso del suelo son factores que disminuyen drásticamente la abundancia de las poblaciones de especies silvestres (Nobel, 1994). Por este motivo, la familia completa se encuentra en el apéndice II de la Convención Sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES). Las cactáceas han sido utilizadas como un modelo para entender el funcionamiento del Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM) y succulencia en las plantas (Wallace y Gibson, 2002).

Distribución y endemismo

De todas las angiospermas, la familia Cactaceae es la más distintiva y exitosa del nuevo mundo con cerca de 1600 especies (Barthlott y Hunt, 1993). Presentan una distribución geográfica amplia, encontrándose desde Canadá hasta Argentina, formando parte de diversos ecosistemas, desde el nivel del mar hasta los 5000 m

de altitud (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978). México alberga la mayor diversidad de cactáceas con un total de 669 especies y 224 subespecies (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978; Guzmán *et al.*, 2003), además de presentar un alto porcentaje de endemismos 73% en géneros y 78% en especies (Ortega-Baes y Godínez-Alvarez, 2006).

Clasificación de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*

(Sistema de clasificación APG III, 2003)

Reino: Plantae

Clados: Angiosperma

Clados: eudicots

Clados: eudicots central

Orden: Caryophyllales

Familia: Cactaceae

Subfamilia: Cactoidae

Tribu: Phyllocactacea

Subtribu: *Hylocereinae*

Género: *Selenicereus*

Especie: *Selenicereus grandiflorus*.

Subespecie: *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*

Sinónimo: *Cereus donkelaarii*

Descripción de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* (Salm y Dick) Ralf Bauer.

Sinónimos: *Selenicereus donkelaarii* (Salm-Dyck) Britton & Rose, *Cereus donkelaarii* Salm-Dyck. Nombre vulgar: choj-kaan, sak-bak- el-kan, x-akilpakan, pitaya.

Planta trepadora, de hasta 8 m, con ramas principales y secundarias de 1 hasta 2.5 cm de diámetro, presenta de 7 a 9 costillas de 3 mm de grosor su coloración es verde con tono purpúreo. Aréolas distantes entre sí (sobre la misma costilla) 0.8 a 1.5 cm, con espinas radiales de 10 a 15 y de 3 a 5 mm de longitud y de color blanco; espinas centrales 3 a 4, 3 a 5 mm, cónicas con base bulbosa y rígidas, de coloración blanco-amarillentas o pardas. Sus flores miden de 17 - 21 cm; Frutos globulares de 4 a 5 x 3 a 4 cm, de color rojo-rosados, las aréolas presentan espinas de 3 a 5 mm, de color amarillentas; Las semillas miden de 2.5 a 3 mm (Chan *et al.*, 2002; Bravo y Arias, 2011).

Fenología foral de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*

En condiciones naturales esta especie presenta su floración durante los meses de junio y julio, al inicio de la temporada lluviosa (Carnevali *et al.*, 2010). En condiciones de jardín común y bajo condiciones hídricas favorables la floración puede presentarse durante los meses de mayo y junio, aunque al igual que otras cactáceas hemiepifitas tropicales su producción floral durante el primer año es baja (Vargas, 2013).

Distribución de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*

Esta especie es clasificada como endémica de la provincia biótica de la península de Yucatán (Carnevali *et al.*, 2010). En Yucatán se puede encontrar en hábitats de duna costera donde el clima es semiárido, la precipitación pluvial anual es de 600 a 800 mm, la temperatura media es 29.5 a 33 °C, el tipo de suelo es arenoso donde el agua drena fácilmente y contiene niveles bajos de nitrógeno como

resultado de la poca descomposición de materia orgánica; también se puede encontrar en selvas bajas caducifolias donde predomina el clima seco a cálido subhúmedo donde la precipitación pluvial anual es de 728 a 1000 mm, la temperatura media oscila de 26 a 27.6 °C y el tipo de suelo es arcilloso, poco profundo, de color rojizo y con gran afloramiento rocoso; *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* también se puede encontrar en selvas medianas subcaducifolias, tipo de vegetación que se distribuye en climas cálidos subhúmedos donde la precipitación anual es de 1078 a 1229 mm, la temperatura media es de 25.9 a 26.6 °C y el tipo de suelo es color rojizo y posee una pequeña capa de materia orgánica (Flores-Espejel, 1994; Arellano *et al.*, 2003).

Microambiente de luz de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*

El estudio realizado por Vargas, 2013, sobre tres poblaciones de esta especie (Chuburná, San Benito y Ría Lagartos), indico que estas poblaciones difieren en la preferencia por ocupar micrositos de luz, por ejemplo, la población de Chuburná tiene afinidad por crecer en sitios donde reciba de 60 a 80% de la radiación solar. Los individuos de San Benito tienen preferencia por ocupar sitios muy expuestos a la radiación (80 a 100% de la luz solar total), Mientras que la población de Ría Lagartos prefiere ocupar micrositos con exposición media a la luz (40 a 60% de la radiación total). Estas afinidades por ocupar esos micrositos de luz, pueden estar ligadas a un proceso adaptativo relacionado a la abundancia y la estructura de especies vegetales presente en estos sitios, influenciado por el gradiente de precipitación de la zona costera, que de oriente a poniente va disminuyendo.

Producción de raíz primaria de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*

Bajo condiciones controladas de jardín común, plantas que presentan baja disponibilidad hídrica tienden a producir mayor cantidad de raíz para ampliar la búsqueda de agua, además, la estructura radicular bajo estas condiciones se

desarrolla de manera horizontal y suelen ser más superficiales en comparación con plantas que presentan una buena hidratación (Vargas, 2013).

Metabolismo Ácido de las Crasuláceas

Este metabolismo fue observado por primera vez en la familia de las crasuláceas, de donde se deriva el nombre. El metabolismo ácido se refiere a la acumulación de ácidos orgánicos, ácido málico o cítrico, durante la noche (Salisbury, 1991; Azcon-Bieto y Talón, 2000). En el metabolismo CAM se identifican cuatro fases.

- Fase I: Se da mediante la asimilación nocturna de CO_2 , por la vía estomática. En el citosol el dióxido de carbono atmosférico (CO_2) es capturado por el fosfoenolpiruvato (PEP) mediante la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPC) para formar oxaloacetato, que es reducido a malato y transportado a la vacuola donde se almacena como ácido málico (Salisbury, 1991; Hans-Walter, 1999).
- Fase II: Al amanecer, el ácido málico se difunde fuera de la vacuola y PEPC y la enzima Ribulosa 1,5 - bifosfato (Rubisco) se activan (Ting, 1985).
- Fase III: Se presenta en la mayor parte del día, cuando los estomas están cerrados y de esta manera se evita la pérdida de agua y la inclusión de CO_2 . El malato se descarboxila y el CO_2 liberado es refijado mediante Rubisco en el ciclo de Calvin (Taiz y Zeiger, 1991).
- Fase IV: Al atardecer las reservas de malato se han agotado, causando baja concentración de CO_2 intracelular. Lo que provoca la apertura de estomas y la asimilación de CO_2 atmosférico con la ayuda de Rubisco. Al final del período de luz la PEPC se activa (Cushman, 2001).

Transporte de nitrógeno del suelo a la raíz

- Fase I. La fuente de nitrógeno es reducida a nitrato (NO_3^-) y a través de la ruta simplásmica se transporta de la membrana plasmática a la raíz (asimilación o absorción).
- Fase II. El NO_3^- , es almacenado en la vacuola de la célula de la raíz
- Fase III. El NO_3^- , sale de la vacuola al citoplasma y es reducido a nitrito (NO_2^-) por NADPH y la enzima nitrato reductasa (NR).
- Fase IV. El NO_2^- , penetra al plastido donde es reducido a amonio mediante la enzima nitrito reductasa.

Finalmente, el amonio puede ser utilizado para formación de aminoácidos (Forde, 2000).

Transporte de nitrógeno de la raíz a la hoja o al tallo

- Fase I. El NO_3^- , que entra a la raíz o que está almacenado en la vacuola viaja a través del xilema y con ayuda del transporte especial de nitrato (NRT), atraviesa al citoplasma de la célula.
- Fase II. El NO_3^- en el citoplasma, es reducido a nitrito (NO_2^-) mediante NADPH y nitrato reductasa (NR).
- Fase III. El NO_2^- , se transporta al cloroplasto y es reducido a amonio (NH_4^+) por ferredoxina y nitrito reductasa (NiR).
- Fase IV. El NH_4^+ , es incorporado en aminoácidos mediante glutamina sintetasa (GS), para después ser convertido a glutamina.
- Fase V. La glutamina y el alfa ketoglutarato proveniente de la mitocondria son convertidos a dos moléculas de glutamato por la enzima glutamato sintasa (GOGAT).

Algunos aminoácidos son formados por glutamato y ketoácidos mediante transaminasas, los aminoácidos sirven para la construcción de proteínas, enzimas y componentes secundarios (Forde, 2000).

Modelaje matemático

Un modelo matemático es una ecuación o una construcción matemática diseñada para representar el comportamiento de un fenómeno, un evento o un sistema real (France y Thornley, 1984; Giordano *et al.*, 1997). Durante la construcción de un modelo se reconocen tres etapas: la construcción del modelo, determinación de los parámetros (especificación del modelo) y la validación del modelo (Csáki, 1985). No obstante, La fase crítica de un modelo es su validación, la cual indicará si el modelo es un buen predictor o no (Mayer y Butler 1993). La mayor importancia de un modelo es su utilidad para realizar mediciones no destructivas y la obtención confiable de datos (Tedeschi, 2006). Debido a esto la modelación es de gran importancia dentro la producción y la conservación de especies.

Los modelos se clasifican en dos grupos los mecanísticos que poseen capacidad explicativa de procesos fisiológicos y los empíricos que son modelos explicativos que se derivan de datos observados sin involucran procesos fisiológicos, que pueden tener alta capacidad predictiva tomando en cuenta pocas variables (Peart y Bruce, 1998). El enfoque general para ajustar modelos empíricos se le llama análisis de regresión del que se desprende un modelo matemático llamado modelo de regresión (modelo empírico) y dicho modelo se ajusta a un conjunto de datos muestreados (Montgomery, 2004).

Tasa de crecimiento relativo

El crecimiento en plantas puede definirse como el incremento irreversible en su tamaño y forma (Hunt, 1979), además está acompañado por procesos como morfogénesis y diferenciación celular (Mohr y Schopfer, 1995). Es un proceso fisiológico complejo, que depende de la fotosíntesis, la respiración, la división celular, la diferenciación celular y la elongación, además está influenciada por factores como luz, temperatura, agua y nutrientes (Taiz y Zeiger, 2002).

Entonces, el análisis de crecimiento de las plantas es un enfoque explicativo, holístico e integrador para interpretar su forma y función, que utiliza datos

primarios simples como el peso seco, el área, el volumen o el contenido de componentes para investigar los procesos internos que implican a toda la planta (Evans, 1972; Causton y Venus, 1981; Hunt, 1990, Lambers *et al.*, 2008). No obstante, el crecimiento de las plantas, se centra en el aumento de materia seca en el tiempo (Goudriaan y Van Laar, 1995), debido a esto la tasa de crecimiento relativo (*RGR*, por sus siglas en inglés), es el parámetro más importante ya que describe la tasa con la que una unidad dada de biomasa contribuye al crecimiento de la planta (Evans, 1972). Este índice es ampliamente utilizado en plantas con hojas y es el resultado de la multiplicación de dos componentes, la razón de área foliar (*LAR*) por la tasa de asimilación neta (*NAR*, Lambers *et al.*, 2008). No obstante, este índice también puede ser calculado en plantas con ausencia de hojas como la mayoría de las cactáceas, donde la altura y el diámetro del tallo no son consideradas medidas reales de crecimiento, debido a los cambios reversibles que experimenta la planta como resultado del contenido de agua en el tallo (Mauseth, 1993). En este caso la *RGR* es el cociente de la diferencia del logaritmo natural del peso seco final e inicial y la diferencia de dos puntos en el tiempo (Hoffman y Poorter, 2002). Independientemente del tipo de planta, el análisis del crecimiento a través de la *RGR* aporta un mayor conocimiento sobre el funcionamiento de una planta como dependiente de su genotipo o del medio ambiente (Lambers *et al.*, 2008).

Efecto de los factores climáticos sobre el crecimiento

Las variaciones microclimáticas afectan directamente los procesos como la asimilación de CO_2 , el crecimiento y la productividad de las plantas (Larcher, 2003; Andrade *et al.*, 2009). Esta última se define como la interacción que los factores temperatura, radiación, lluvia y nutrientes tienen sobre la asimilación de CO_2 (Nobel y De la Barrera, 2002). Debido a esta fuerte relación, un aumento o disminución de los niveles de los factores antes mencionados inducirían al cierre estomático y afectarían la tasa de asimilación de CO_2 y en consecuencia el crecimiento de las plantas (Nobel, 2000). Por esto, el crecimiento de las plantas

depende del impacto que el microclima causa sobre procesos vegetales como fotosíntesis, respiración, transpiración y traslocación (Jones, 1994).

Efecto de la luz sobre el crecimiento de cactáceas

La radiación solar es la fuente de energía primaria para la realización de fotosíntesis y la productividad de las plantas (Jones, 1994). La energía radiante se puede definir como ondas o paquetes discretos de energía llamados fotones expresados en unidades ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La longitud de onda usada para la fotosíntesis se encuentra entre el rango de los 400 a 700 nm, al que se denomina densidad de flujo de fotones para fotosíntesis (DFFF, Salisbury, 1991).

Para las plantas incluyendo a las que utilizan vía fotosintética CAM, la luz es la fuente de energía para la fotosíntesis. La cantidad de DFFF que recibe la planta durante el día determina la tasa de movilización de ácidos orgánicos en la vacuola e influye en la asimilación nocturna de CO_2 , ya que la absorción de dióxido de carbono está limitada a la cantidad de ácido que se puede almacenar en la vacuola (Nobel y Hartsock, 1983). La luz afecta el crecimiento de la planta en varias maneras, por ejemplo la foto-estimulación de biosíntesis de enzimas y pigmentos (clorofila, carotenoides) (Chory y Li, 1997; Larcher, 2003).

La luz es un factor importante para el crecimiento de cactáceas hemiepifitas cuyo crecimiento es mayor a niveles de luz entre los 19 a 23 $\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$, por ejemplo: *H. Polyrhizus*, *S. megalantus* y *H. undatus* exhiben mayor alargamiento del tallo cuando reciben el 20, 22 y 23 $\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ de la DFFF total incidente, respectivamente y la reducción o aumento en la radiación puede reducir notablemente su fotosíntesis y por consiguiente afectar su crecimiento (Nobel y Hartsock, 1990; Raveh *et al.*, 1998; Andrade y Nobel, 1996; Nobel y De la barrera, 2004; Andrade *et al.*, 2006). En contraste, el cactus epifito *Epiphyllum phyllanthus* tiene mayor crecimiento cuando recibe el 50% de la DFFF (Andrade y Nobel, 1996) y la bromeliácea epifita *Tillandsia brachycaulos* tiene mayor crecimiento y producción de hojas cuando recibe del 30 a 59% del DFFF (Cervantes *et al.*, 2005).

Índice de luz

La DFFF afecta la capacidad de asimilación de CO₂ de las plantas durante periodos de 24 horas, por lo que este parámetro puede ser estudiado en condiciones de laboratorio (Nobel, 1984, 1985; Nobel y Quero, 1986). Además, con los valores mensuales, específicos de esta variable ambiental del sitio de cultivo o de distribución natural de las plantas es posible crear un método donde la cantidad de luz que recibe la planta está altamente correlacionada con la tasa asimilación neta de CO₂ y por ende del crecimiento mensual (Gibson y Nobel, 1986).

Por tanto, el índice de luz es un indicador fisiológico de la asimilación neta de CO₂ esperada en respuesta a este factor y valores de este índice van de 1.0, cuando la asimilación neta de CO₂ en 24 horas es máxima, a cero, cuando se inhibe totalmente la asimilación neta de CO₂ (Nobel y Bobich, 2002).

Por ejemplo, para *Ferocactus acanthodes* el índice de DFFF tiene valores de 0.8 en los meses de verano cuando la radiación fotosintéticamente activa es de incidente es 70 mol m⁻², a 0.4 durante la estación de nortes cuando la radiación es mínima (24 mol m⁻²) indicando que la fijación neta de CO₂ está limitada siempre por la cantidad de luz. Durante los meses de sequía, cuando ocurre la mayor radiación incidente, los valores del índice de DFFF son de 0.4, debido al exceso de luz (Nobel, 1986)

Efecto de la temperatura sobre el crecimiento de cactáceas

La temperatura puede afectar de forma directa e indirecta a los organismos y sus funciones fisiológicas. En plantas temperaturas bajas o altas pueden provocar inhibición de la fotosíntesis afectando su crecimiento (Went, 1982).

A temperaturas muy elevadas ocurre desnaturalización de las enzimas, modificación estructural de tilacoides comprometiendo el ciclo de Calvin-Benson e incrementando la respiración de la planta. A temperaturas muy bajas se modifica

la estructura de la membrana celular y las células de los tejidos se congelan afectando su viabilidad (Pastenes y Horton, 1996; Palta *et al.*, 1993).

La vía fotosintética CAM requiere de noches con temperaturas bajas y días con temperaturas altas. Temperaturas bajas favorecen la fijación nocturna de CO₂ mediante PEPC, mientras que temperaturas cálidas favorecen la actividad de Rubisco (Nobel, 1998). La temperatura afecta la fluidez de los ácidos orgánicos a través de la membrana celular, de tal manera que mientras más ácido orgánico sea utilizado durante el periodo del día, más CO₂ será capturado durante la noche, por tanto, a mayor asimilación de CO₂, mayor crecimiento (Salisbury y Ross, 1991; Lüttge, 2004).

Efecto del agua sobre el crecimiento de cactáceas

El agua es el factor ambiental más limitante de la ganancia de carbono y la productividad vegetal (Lambers *et al.*, 2008). Sin embargo, la eficiencia en el uso del agua de las plantas CAM y la capacidad de los cactus de tolerar la pérdida de agua celular debido a la sequía es una ventaja adaptativa. Por ejemplo, las cactáceas como *Opuntia acanthocarpa*, *O. basilaris* y *O. bigelovii*, pueden sobrevivir tres años sin agua. Algunas pueden perder más del 80% del agua presente en el tallo y seguir vivas, *Coryphantha vivipara* y *O. basilaris*, son algunos ejemplos. Otra ventaja que presentan las cactáceas ante las plantas C₃ y C₄, es una baja densidad estomática, de 20 a 80 mm² comparada con 100 a 300 mm² para las plantas con metabolismo C₃ y C₄ (Nobel, 2002). Para *H. undatus*, la mayor tasa de asimilación neta de CO₂ (7 μmol m⁻² s⁻¹) la presentan plantas bien hidratadas (potencial hídrico de - 0.03 Mpa) y puede mantenerse por cuatro días, si la sequía se prolonga más tiempo la asimilación de CO₂ disminuye un 22% y 50% para el día 6 y 8 respectivamente (Nobel y De la Barrera 2002). Para otras especies como *Opuntia ficus-indica*, *Stenocereus queretaroensis* y *Ferocactus acanthodes* bajo condiciones de campo comparables el tiempo necesario para reducir la asimilación de CO₂ es de 20, 33 y 45 días respectivamente (Nobel, 1988; Nobel y Pimienta-Barrios, 1995).

Efecto de la fertilización sobre el crecimiento de cactáceas

Los nutrientes influyen fuertemente sobre la de asimilación neta de CO₂ de las plantas (Nobel, 1989). En cactáceas, la absorción de CO₂ aumenta a medida que aumenta el nivel de nitrógeno en el tejido de la planta (Nobel, 1988). Por ejemplo, para *Hylocereus undatus*, la tasa máxima de asimilación neta de CO₂ la exhiben plantas que reciben una concentración de N de 8 mM, el aumento en la concentración de fertilizante de 14 y 16 mM, no incrementa la tasa fotosintética (Nobel y De la Barrera, 2002). Para esta misma especie, pero bajo condiciones de campo, la aplicación de 36 g de nitrógeno planta⁻¹ año⁻¹ induce a mayor crecimiento y producción fruto; el aumento de la concentración de nitrógeno no induce a un mayor crecimiento (López y Guido, 1998). En contraste, para *Opuntia ficus-indica*, el crecimiento es mayor en plantas fertilizadas con 7.5 g de nitrógeno planta⁻¹ año⁻¹ (Debeux *et al.*, 2006). La aplicación de 5 g planta⁻¹ año⁻¹ de nitrógeno también tiene una respuesta lineal positiva en el rendimiento de materia seca de *O. ficus-indica*, mientras que la disminución en la concentración de nitrógeno reduce el rendimiento de materia seca para esta especie (Lima *et al.*, 1974).

Índice de nitrógeno

Varios estudios han demostrado que la asimilación neta de CO₂ en cactáceas incrementa de manera logarítmica con el nivel de nitrógeno en el suelo o en solución hidropónica (Nobel, 1983; Nobel y Berry, 1985; Nobel y Hartsock, 1986). Debido a la semejanza a los índices de luz, temperatura y agua, el índice de nitrógeno sirve para cuantificar la influencia de este elemento sobre la tasa de asimilación neta de CO₂ durante 24 horas (Nobel, 1988).

El índice de nitrógeno, es igual a la diferencia entre la asimilación neta de CO₂ bajo la nueva condición de nitrógeno y la asimilación neta de CO₂ bajo la condición original de nitrógeno (Nobel, 1988)

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo general:

Evaluar el crecimiento y la respuesta de la ganancia de carbono de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* bajo diferentes niveles de luz y fertilización.

Objetivos específicos:

- Construir modelos de regresión lineal simple para predecir el peso seco de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* a partir de su volumen.
- Evaluar el efecto de la luz sobre el crecimiento de esquejes de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*.
- Evaluar el efecto de la fertilización sobre el crecimiento de esquejes *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*.
- Elaborar curvas de respuesta de la tasa de asimilación neta de CO₂ total diaria de esquejes de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* a diferentes niveles de luz y fertilización.

Hipótesis:

1. El crecimiento de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* será mayor en plantas expuestas a radiación solar intermedia (19 a 23 mol m⁻² d⁻¹) y un nivel bajo de nitrógeno (18 g planta⁻¹ año⁻¹).
2. La mayor tasa de asimilación neta de CO₂ de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* la exhibirán plantas sin sequía y expuestas a niveles intermedios de la radiación solar total y nivel bajo de nitrógeno.

MATERIALES Y MÉTODOS.

Material vegetal

Se obtuvieron esquejes de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* en la localidad de San Benito ubicada al norte de Yucatán (21° 19' 10" N, 89° 30' 40" W) caracterizada por vegetación de matorral de duna costera. Presenta un régimen de precipitación anual de 650 mm y la mayor parte ocurre de junio a octubre (Orellana, 1999). En noviembre de 2013, se colectaron 200 esquejes sanos (sin daño por depredación, quemadura por radiación solar o infección por hongos). Para seleccionar las plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* de las que se obtuvieron los esquejes se ubicó la zona que concentraba el mayor número de plantas de esta especie, posteriormente se estableció un cuadrante de 50 x 50 m y se seleccionaron al azar 20 plantas adultas; de cada planta se colectaron 10 segmentos de tallo con una longitud de 30 ± 0.5 cm y diámetro de 1.2 ± 0.7 cm.

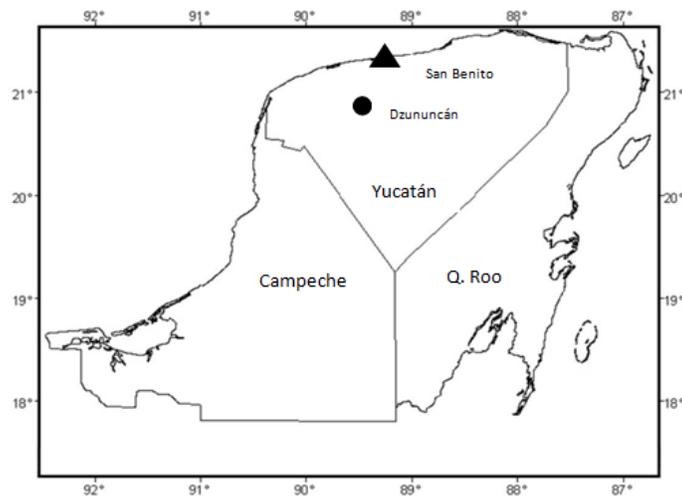


Figura 1. Sitio de colecta (▲) y trasplante de esquejes (●) de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*

Sitio experimental y trasplante del material vegetal

El presente estudio se realizó en una parcela productiva en Dzununcán, Yucatán (20°51'57"N 89°39'12"O), a 16 km al sur de la ciudad de Mérida. El clima del sitio pertenece al tropical subhúmedo, la precipitación anual es 700 a 800 mm y la temperatura promedio 29 °C (Orellana, 1999). El período seco (marzo a mayo) del año se separa del de lluvias (junio a octubre) por uno conocido por temporada de nortes (noviembre a febrero), que se caracteriza por vientos fuertes, pocas o moderada precipitación y temperaturas menores a los 20 °C (Orellana, 1999).

180 esquejes (30 esquejes por tratamiento) se trasplantaron en bolsas de polietileno de 15 l utilizando como sustrato 12 kg de suelo Leptosol previamente tamizado, conocido en otras clasificaciones como litosoles o redzinas (Bautista y Palacio, 2005). Este tipo de suelo es de color rojo a café rojizo, una profundidad de 10 a 25 cm, alto porcentaje de pedregosidad y retiene poca agua debido a su pobre contenido de materia orgánica (Estrada *et al.*, 2010). Además, puede contener 62.4 mg kg⁻¹ de NO₃ en los primeros 15 cm de profundidad del suelo (Bautista y Palacio, 2005), que equivale a 28.1 mg kg⁻¹ de N.

Para mantener el potencial hídrico a capacidad de campo en las bolsas que contenían 12 kg del suelo antes descrito se aplicaron 3.7 l de agua, cantidad que este tipo de suelo pudo retener en contra de la fuerza de gravedad después de 24 horas. Esta cantidad de agua se aplicó cada tercer día hasta finalizar el experimento.

Diseño experimental

Se estableció un diseño completamente al azar (2 niveles de luz x 3 niveles de nitrógeno) con 30 repeticiones. Los niveles de luz fueron: plantas creciendo con 36.32 mol m⁻² d⁻¹ que represento el 100% de la radiación total incidente, y plantas creciendo con 16.34 mol m⁻² d⁻¹ que represento el 45% de la radiación total incidente. La sombra fue provista por una malla de alta densidad (Protecsol, Yucatán, México) colocada a 2.5 m de altura. Los niveles de nitrógeno fueron: 0,

18 y 36 g planta⁻¹ año⁻¹, mediante la adición de 0, 38 y 76 g de urea CO(NH₂)₂ (46-00-00, Fertilizantes Gómez, Tecomán, México).

Condiciones de crecimiento

Se midió mensualmente el microambiente en el que crecieron los tallos de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*. La temperatura y la humedad relativa se midieron con una sonda (HMP60, Campbell Scientific Inc, Logan, UT, USA). La luz ambiental incidente sobre los tallos, medida como densidad de flujo de fotones para fotosíntesis (DFFF, longitud de onda útil para fotosíntesis entre 400 – 700 nm) se midió con sensores de cuantos (LI190s, LI-COR, Lincoln, NE, EE.UU.) colocados 2 cm por encima de los individuos de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*. Los datos se colectaron cada 10 segundos y se almacenó el promedio de cada 10 minutos en un módulo de memoria de estado sólido (SM 192, Campbell Scientific Inc, Logan, UT, USA). Los sensores y el módulo de memoria se conectaron a un registrador de datos (CR21X, Campbell Scientific Inc, Logan, UT, USA). Las mediciones obtenidas en el sitio abierto fueron consideradas como el 100% de la radiación ambiental total (Cervera *et al.*, 2007).

Regresión lineal simple entre el volumen y el peso seco de los tallos

Para construir el modelo y poder predecir el peso seco a partir del volumen de tallos de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* fue necesario cosechar todas las plantas de esta especie de cada tratamiento de luz x nitrógeno de un año de edad, posteriormente se identificaron y etiquetaron cada planta de cada tratamiento (30 plantas por tratamiento), a cada planta se le realizó cortes a diferentes longitudes (con un corte transversal para que el cálculo del volumen del tallo fuera preciso). Posteriormente, a los segmentos frescos del tallo de cada planta se les midió su longitud y su diámetro, para obtener el volumen de cada segmento de tallo se utilizó la fórmula para calcular el volumen de un cilindro $v = (\pi \cdot r^2 \cdot longitud)$, figura geométrica que se asemeja a la de los tallos de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*, seguido a esto se elaboró bases de datos para cada tratamiento utilizando hojas de cálculo de Excel, con el número de

planta, el número de cada segmento, su longitud, su diámetro, su radio, su área y su volumen. Una vez capturado los datos anteriores, se prosiguió con el secado de los segmentos de tallo de cada tratamiento utilizando una estufa de incubación de calor seco (EI40-AID, NOVATECH, Guadalajara, México) a temperatura de 70°C durante una semana, hasta que los segmentos alcanzaron peso constante valor que fue añadido a la base de datos. Posteriormente, se realizó una regresión lineal simple para determinar si existía una relación entre las variables volumen y peso seco, donde la primera se consideró como la variable independiente (x) y la segunda como la variable dependiente (y) (Cervera *et al.*, 2007; Vargas, 2013). Posteriormente, a cada regresión lineal se le verifico que cumpla con los supuestos de homogeneidad de varianzas, normalidad e independencia.

Debido a que la comparación de líneas de regresión utilizando parejas de regresiones de ambos tratamientos (luz y nitrógeno) presentó diferencias significativas, se decidió realizar dos comparaciones de líneas de regresión, la primera contemplo únicamente las tres regresiones lineales obtenidas de los tratamientos 45% de la radiación solar y con la adición de 0, 18 ó 36 gramos de nitrógeno y la segunda, contemplo únicamente las tres regresiones lineales obtenidas de los tratamientos 100% de la radiación solar y con la adición de 0, 18 ó 36 gramos de nitrógeno.

Para la construcción de las regresiones lineales entre el volumen y el peso seco de los tallos de cada tratamiento luz x nitrógeno, la verificación de sus supuestos (normalidad, independencia y homogeneidad de varianzas) y la comparación de líneas de regresión, se utilizó el programa estadístico STATGRAPHICS Centurion XV Versión 15.2.06 (StatPoint, Inc. 2006).

Validación de modelo de regresión lineal para estimar el peso seco a partir del volumen.

Para validar cada modelo de regresión lineal del peso seco a partir del volumen, se realizó la medición del peso seco en plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* de un año de edad, para cada tratamiento de luz y nitrógeno.

Se utilizó una regresión lineal simple para determinar la existencia y la fuerza de la relación entre las variables donde (x) es la variable independiente (el peso seco medido u observado) y (y) es la variable dependiente (el peso seco estimado o predicho). Para medir la bondad de ajuste del modelo se utilizó la medida de desviación eficiencia de modelado (MEF) empleando la siguiente formula:

$$MEF = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - z_i)^2}{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (d_i)^2}{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}$$

donde y_i es el i-ésimo valor observado, \bar{y} es la media aritmética de los valores observados y z_i es el i-ésimo valor predicho por el modelo a validar. La cota superior de MEF es igual a uno, lo que indica un ajuste perfecto del modelo (Loague y Green, 1991; Tedeschi, 2006).

Tasa de crecimiento relativo

Para determinar el crecimiento de los esquejes de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* bajo los diferentes niveles de luz y de fertilizante se calculó la tasa de crecimiento relativo (*RGR*, por sus siglas en inglés de “*Relative Growth Rate*”) aplicando la ecuación de Hunt (1982), revisada por Hoffman y Poorter, 2002).

La tasa de crecimiento relativo fue calculada como:

$$RGR = \frac{\ln(w_2) - \ln(w_1)}{t_2 - t_1}$$

donde \ln , es el logaritmo natural, w_1 , w_2 , son el peso seco inicial y final, respectivamente y t_1 , t_2 , son el tiempo inicial y final, respectivamente.

Puesto que la tasa de crecimiento relativo es un método destructivo que involucra el peso seco inicial de la planta, fue necesario construir un modelo para cada tratamiento, de esta manera se pudo predecir este valor y realizar los análisis correspondientes.

Las diferencias entre la *RGR* obtenida para cada tratamiento luz x nitrógeno se comparó mediante la prueba de Tukey a $P < 0.01$, después de un ANOVA de dos vías (2 niveles de luz x 3 niveles de nitrógeno), siempre que alguno de los efectos haya sido significativo. El programa estadístico empleado fue STATGRAPHICS Centurion XV Versión 15.2.06 (StatPoint, Inc. 2006).

Tasa de crecimiento relativo mensual

Para conocer la variación mensual en el crecimiento de plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* bajo diferentes tratamientos de luz y nitrógeno se calculó la tasa de crecimiento relativo por mes a partir de diciembre de 2013 hasta noviembre de 2014.

Con los modelos generados para conocer el peso seco de tallos de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* a partir de su volumen, el cual es calculado mediante las mediciones de longitud y diámetro de los segmentos de tallo de cada planta y de cada tratamiento de luz y nitrógeno se utilizó para calcular la tasa de crecimiento relativo por mes.

Las diferencias entre la *RGR* mensual obtenida para cada tratamiento de luz y nitrógeno fueron analizadas con un modelo marginal con enfoque de modelos mixtos para análisis de medidas repetidas evaluando los factores individuales luz, nitrógeno, mes y sus interacciones, utilizando el programa estadístico SAS 9.2 versión 6.1.7600 (SAS institute Inc, Cary, NC, USA, 2002-2008).

Ganancia de peso seco

Para conocer la ganancia de peso seco de individuos de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* se pesaron en seco todos los segmentos de tallo de cada planta y de cada tratamiento. Posteriormente se estimó el peso seco inicial de las

plantas. La ganancia de peso seco fue calculada como la diferencia entre el peso seco inicial menos el peso seco final. Los resultados se presentan como el promedio más el error estándar de 30 plantas por tratamiento (Vargas, 2013).

Las diferencias entre la ganancia de peso seco obtenida para cada tratamiento luz x nitrógeno se comparó mediante la prueba de Tukey a $P < 0.01$, después de un ANOVA de dos vías (2 niveles de luz x 3 niveles de nitrógeno), siempre que alguno de los efectos haya sido significativo. El programa estadístico empleado fue STATGRAPHICS Centurion XV Versión 15.2.06 (StatPoint, Inc. 2006).

Peso seco acumulado

Para conocer el peso seco acumulado de individuos de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* fue necesario emplear el modelo creado para predecir el peso seco de tallos de esta especie bajo cada tratamiento. Utilizando las mediciones de longitud y diámetro de los tallos que se realizaron de diciembre de 2013 hasta noviembre de 2014 se calculó el volumen el cual fue sustituido en la ecuación de regresión de cada tratamiento para conocer el valor del peso seco por mes (Vargas, 2013).

Las diferencias entre la ganancia de peso seco acumulado obtenida para cada tratamiento luz x fertilización fueron analizadas con un modelo marginal con enfoque de modelos mixtos para análisis de medidas repetidas evaluando los factores individuales luz, nitrógeno, mes y sus interacciones, utilizando el programa estadístico SAS 9.2 versión 6.1.7600 (SAS institute Inc, Cary, NC, USA, 2002-2008).

Volumen de tallos

Dado que los tallos de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* son cilíndricos, se utilizó la fórmula para calcular el volumen de esta figura geométrica, $v = (\pi \cdot r^2 \cdot longitud)$, a partir de los datos del diámetro (d) de los tallos, aquí $r = d/2$ y "longitud" indica la longitud de los tallos, y $\pi = 3.1416$.

Las diferencias entre el volumen para cada tratamiento luz x fertilización se compararon mediante la prueba de Tukey a $P < 0.01$, después de un ANOVA de dos vías (2 niveles de luz x 3 niveles de nitrógeno), siempre que alguno de los efectos haya sido significativo. El programa estadístico empleado fue STATGRAPHICS Centurion XV Versión 15.2.06 (StatPoint, Inc. 2006).

Superficie de tallos

Para calcular la superficie de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* se utilizó la fórmula para calcular la superficie de un cilindro, $S = \pi d (r + longitud)$, aquí, d = diámetro de los tallos, $\pi = 3.1416$, r = radio y l = longitud del tallo.

Las diferencias entre la superficie para cada tratamiento luz x fertilización se comparó mediante una prueba de Tukey a $P < 0.01$, después de un ANOVA de dos vías (2 niveles de luz x 3 niveles de nitrógeno), siempre que alguno de los efectos haya sido significativo. El programa estadístico empleado fue STATGRAPHICS Centurion XV Versión 15.2.06 (StatPoint, Inc. 2006).

Relación volumen/superficie

Para calcular la relación volumen/superficie de individuos de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* bajo diferentes tratamientos de luz y nitrógeno únicamente se dividió el valor del volumen entre el valor de la superficie previamente calculados.

Las diferencias entre la relación volumen/superficie para cada tratamiento luz x fertilización se comparó mediante una prueba de Tukey a $P < 0.01$, después de un ANOVA de dos vías (2 niveles de luz x 3 niveles de nitrógeno), siempre que alguno de los efectos haya sido significativo. El programa estadístico empleado fue STATGRAPHICS Centurion XV Versión 15.2.06 (StatPoint, Inc. 2006).

Trabajo en condiciones controladas en laboratorio

Para evaluar el efecto de la luz y el nitrógeno sobre la tasa de asimilación neta de CO_2 de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* y poder explicar el

crecimiento exhibido por esta especie en condiciones de campo se estableció un experimento bajo condiciones controladas donde se colocaron cuatro esquejes de esta especie por tratamiento en bolsas de polietileno de 6 l y con 12 kg de suelo tipo Leptosol. Las plantas fueron sometidas a un periodo de aclimatación de tres meses bajo condiciones controladas con un nivel de luz de $30 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, temperatura diurna/nocturna 30/20 °C y riego a capacidad de campo ($3.7 \text{ l planta}^{-1}$) cada tercer día.

Asimilación de CO₂

La asimilación neta de CO₂ total diaria se midió en cuatro tallos de *Selenicereus donkelaarii* por tratamiento de luz y nitrógeno, colocando una cámara de acrílico cilíndrica de 90 cm^3 y sellando los extremos con masilla plástica. La cámara se conectó a un analizador de gases en el infrarrojo (LI-6400, LI-COR, Lincoln, NE, USA). Las mediciones se realizaron automáticamente cada 5 minutos durante un periodo de 24 horas (Cervera *et al.* 2007).

Para proporcionar los diferentes niveles de densidad de flujo de fotones (DFFF, tratamiento, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45 y $50 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) que se pueden obtener a lo largo de un año, se colocaron lámparas tipo LED de 4 watts sobre los esquejes con un fotoperiodo de 12 horas. Para determinar la cantidad de luz tratamiento, así como la temperatura y humedad relativa, se colocó un sensor de cuantos (LI190s, LI-COR, Lincoln, NE, EE.UU.), sobre la planta y un sensor de temperatura y humedad relativa (HMP60, Campbell Scientific, USA) a un lado de ella. Ambos sensores estuvieron conectados a un registrador de datos CR21X, (Campbell Scientific Inc, etLogan, UT, USA). Los promedios de cada 10 min y durante un periodo de 24 horas fueron almacenados en módulo de memoria (SM 192, Campbell Scientific), para posteriormente ser analizados en una computadora portátil (Andrade *et al.* 2006). Las lámparas únicamente estuvieron encendidas durante el periodo diurno, para lograr esto se utilizó un temporizador (Stereon TEMP-24H) que encendía las lámparas a las 6:00 am y las apagaba a las 6:00 pm.

Para controlar la temperatura y evitar fluctuaciones se utilizó un aire acondicionado tipo mini split (Nano Plasma 12000 btus LG, México).

Índice de luz y nitrógeno

Para construir el índice de respuesta de asimilación de CO₂ total diaria a la densidad de flujo de fotones para fotosíntesis, se establecieron plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* a tres tratamientos de nitrógeno (0, 18 y 36 g) con cuatro repeticiones, posteriormente las plantas se sometieron a ocho diferentes tratamientos de luz (10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45 y 50 mol m⁻² d⁻¹). La temperatura diurna/nocturna se mantuvo a 30/20 °C y el potencial hídrico del suelo estuvo a capacidad de campo mediante riego cada tercer día.

RESULTADOS

Condiciones de crecimiento en el sitio experimental

El promedio de la densidad de flujo de fotones para fotosíntesis (DFFF) total diaria que recibieron los individuos de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* en el sitio totalmente expuesto fue $36.32 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y para el sitio sombreado fue $16.34 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, lo que representa el 100 y 45% de la DFFF respectivamente. Los máximos valores registrados en el tratamiento de 100 y 45% DFFF ocurrieron durante los meses de marzo y abril (42.73 , 42.56 y 22.13 , 21 , $20 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente). Los valores máximos de temperatura se registraron durante la estación seca. El mes de abril se reportó como el más caluroso con una temperatura máxima de $41.3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ y una temperatura media diurna/nocturna de $32.6/23.7 \text{ }^{\circ}\text{C}$. En contraste, la temperatura mínima más baja ($14.1 \text{ }^{\circ}\text{C}$) se registró en el mes de enero y la media de la temperatura mínima diurna/nocturna fue $22.5/14.3 \text{ }^{\circ}\text{C}$. Los valores más bajos de humedad relativa se reportaron durante la temporada seca que va de marzo a mayo, siendo abril el mes con menor humedad relativa (65%). El mes de septiembre reportó el mayor porcentaje de humedad (82%). Hubo una diferencia muy marcada en el régimen de precipitación pluvial entre las tres temporadas: nortes, secas y lluvias. Los meses más lluviosos fueron agosto, septiembre y octubre, siendo septiembre el más lluvioso (175.6 mm). En contraste, el mes más seco fue marzo (6.2 mm), ver figura 2.

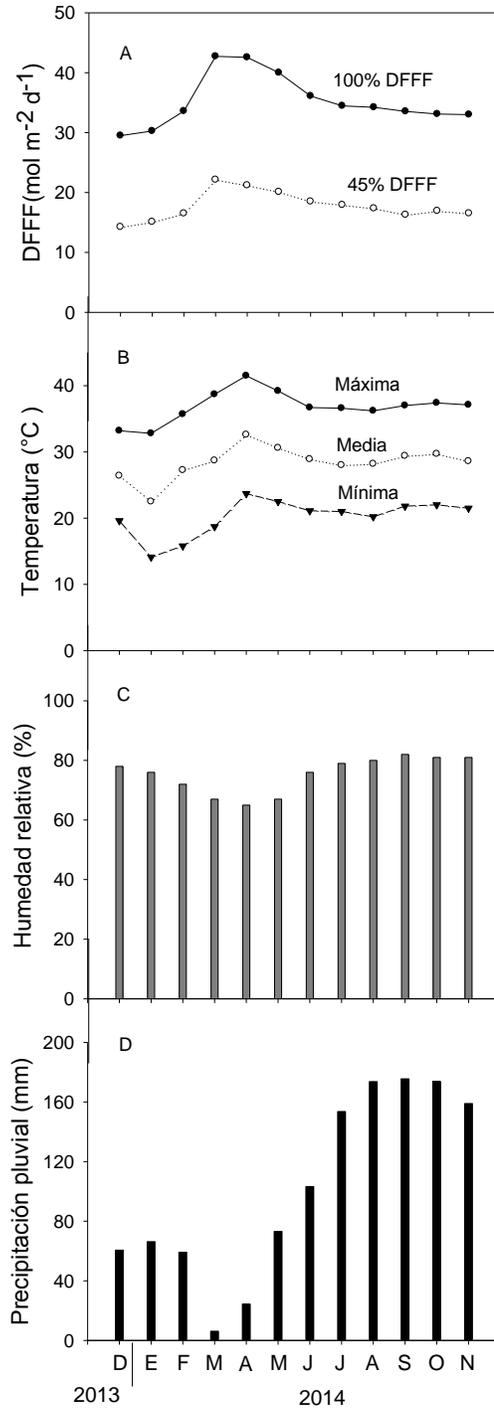


Figura 2. Densidad de flujo de fotones para fotosíntesis (A), temperatura del aire máxima, media y mínima (B), humedad relativa (C) y precipitación pluvial mensual (D), que recibieron las plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* durante el experimento.

Regresión lineal del volumen y el peso seco de tallos bajo 45% de la DFFF

Para plantas que crecieron con $16.34 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de la radiación total y con tres niveles de nitrógeno 0, 18 ó 36 g, el volumen explica más del 90% de su peso seco (plantas sin nitrógeno, $R^2 = 0.985$, $F = 18494.16$, $P = 0.0001$, plantas con 18 g de nitrógeno, $R^2 = 0.953$, $F = 9960.88$, $P = 0.0001$ y plantas con 36 g de nitrógeno, $R^2 = 0.928$, $F = 5737.98$, $P = 0.0001$), ver figura 3.

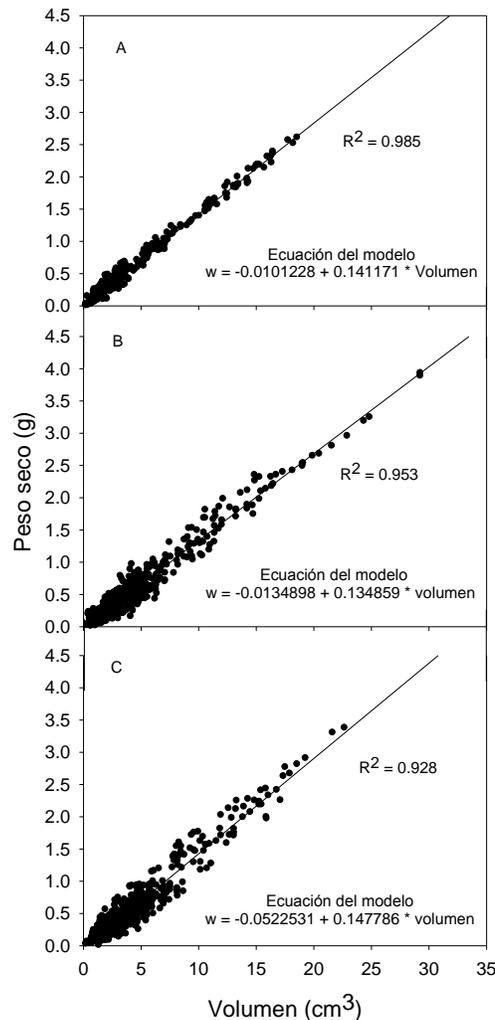


Figura 3. Regresión lineal del volumen entre el peso seco construido con 282 segmentos de tallo de plantas sin nitrógeno (A), construido con 491 segmentos de tallo de plantas con 18 g de nitrógeno (B) y (C) construido con 443 segmentos de tallo de plantas con 36 g de nitrógeno.

Comparación de líneas de regresión de segmentos de tallo que crecieron bajo 45% de la DFFF

La comparación de líneas de regresión bajo la suposición de interceptos iguales indica que dado que el valor de P es menor a 0.01, existen diferencias significativas entre las rectas comparadas con un nivel de confianza del 99%. Las pendientes no son iguales y no se pueden simplificar en un solo modelo de regresión lineal simple para obtener una sola ecuación que sirva para predecir el peso seco de tallos de plantas con $16.34 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de la radiación solar total y con los niveles de nitrógeno de 0, 18 ó 36. No obstante, dado que las regresiones lineales de cada tratamiento obtuvieron un buen nivel de ajuste y el cumplimiento de los supuestos, pueden ser considerados modelos para predecir el peso seco de *Selenicereus grandiflorus subsp. donkelaarii*. Las ecuaciones de regresión resultantes para plantas bajo este nivel de luz y con 0, 18 ó 36 g de nitrógeno son ($P_s = -0.0101228 + 0.141171 \cdot \text{volumen}$, $P_s = -0.0134898 + 0.134859 \cdot \text{volumen}$ y $P_s = -0.052253 + 0.147786 \cdot \text{volumen}$, respectivamente), ver figura 4.

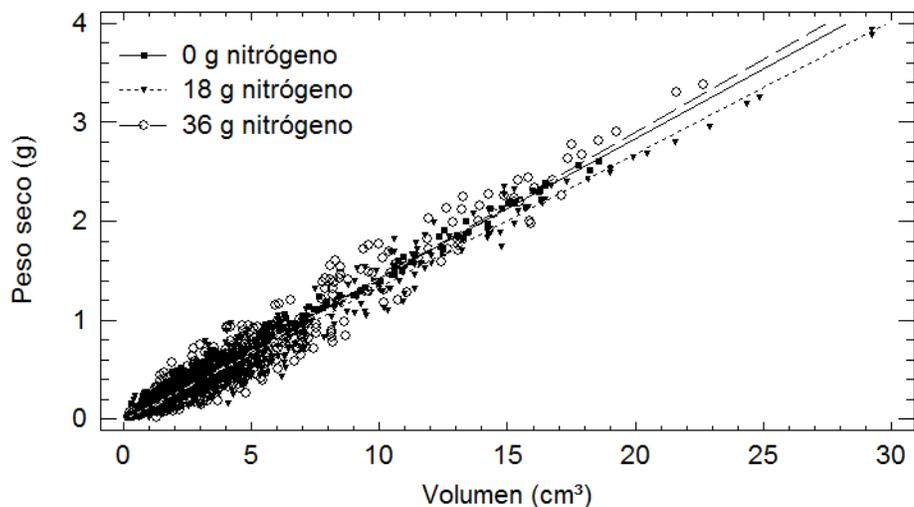


Figura 4. Comparación de líneas de regresión lineal del volumen entre el peso seco de segmentos de tallo de plantas de *Selenicereus grandiflorus subsp. donkelaarii* que recibieron $16.34 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de la radiación solar y la adición de 0, 18 y 36 g de nitrógeno.

Validación de modelos de regresión lineal de plantas que recibieron el 45% de la radiación solar

La validación de la regresión entre el peso seco medido y el estimado de segmentos de tallo que recibieron $16.34 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de la radiación solar y no se les adiciono nitrógeno, mediante el método de desviación eficiencia de modelado (MEF) fue de 0.980.

La validación de la regresión entre el peso seco medido y el estimado de segmentos de tallo de plantas con la misma intensidad lumínica y 18 gramos de nitrógeno, fue $\text{MEF} = 0.999$.

La validación de la regresión entre el peso seco medido y el estimado de segmentos de tallo de plantas con el mismo nivel de luz y con 36 gramos de nitrógeno obtuvo ($\text{MEF} = 0.999$), ver figura 5.

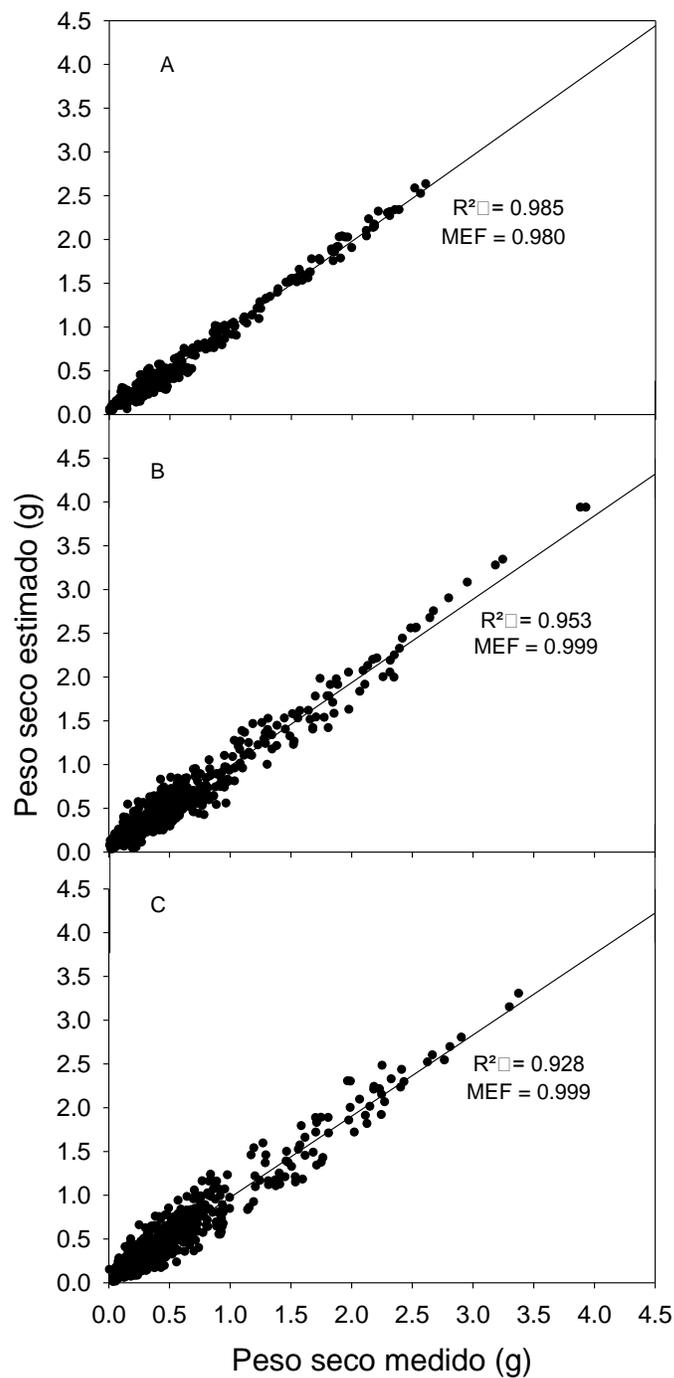


Figura 5. Validación de modelos de regresión de segmentos de tallo de plantas que crecieron con 45% de la radiación solar y sin nitrógeno (A), con 18 gramos de nitrógeno (B) y con 36 gramos de nitrógeno (C).

Regresión lineal del volumen y el peso seco de tallos bajo el 100% de la DFFF

El volumen de los segmentos de tallo de plantas que recibieron $36.32 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de la DFFF explica más del 90% de su peso seco (plantas sin nitrógeno, $R^2 = 0.973$, $F = 14438.20$, $P = 0.0001$, plantas con 18 g de nitrógeno, $R^2 = 0.911$, $F = 10286.31$, $P = 0.0001$ y plantas con 36 g de nitrógeno, $R^2 = 0.930$, $F = 12389.63$, $P = 0.0001$), ver figura 6.

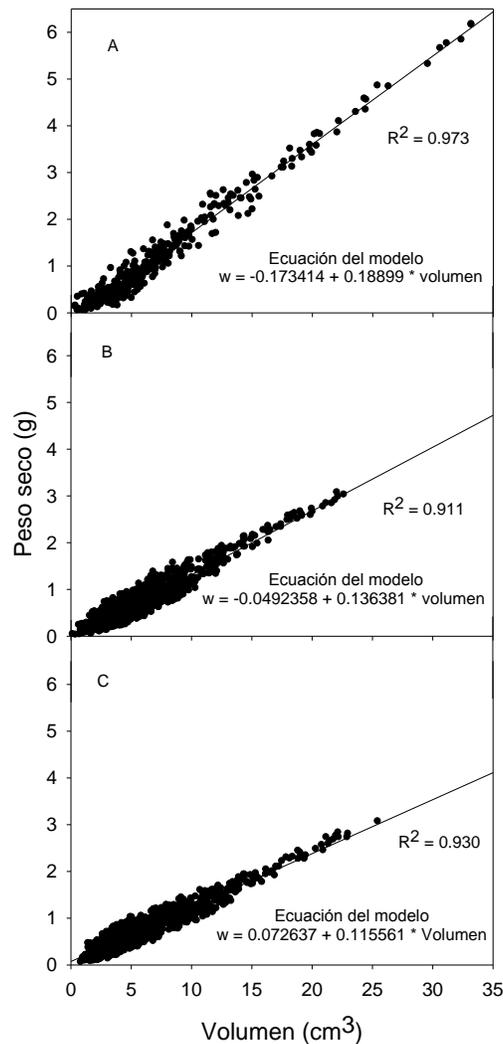


Figura 6. Regresión lineal del volumen entre el peso seco construido con 394 segmentos de tallo de plantas sin nitrógeno (A), construido con 1004 segmentos de tallo de plantas con 18 g de nitrógeno (B) y construido con 931 segmentos de tallo de plantas con 36 g de nitrógeno.

Comparación de líneas de regresión de segmentos de tallo que crecieron bajo 100% de la DFFF

La comparación de líneas de regresión del volumen contra el peso seco de segmentos de tallos de plantas que crecieron con la radiación solar total y con tres tratamientos de nitrógeno 0, 18 ó 36 g indica que las pendientes son diferentes ($F = 1085.31$, $P = 0.0001$), con un nivel de confianza del 99%, por lo que no es posible simplificar las regresiones en un solo modelo. No obstante, dado que las regresiones individuales de cada tratamiento obtuvieron más del 90% de bondad de ajuste y cumplieron con los supuestos de normalidad, independencia y colinealidad, estos pueden ser considerados como modelos y ser validados para conocer la su capacidad para predecir el peso seco de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*. Las ecuaciones de regresión resultantes para plantas bajo este nivel de luz y con 0, 18 ó 36 g de nitrógeno son ($P_s = -0.173414 + 0.18899 \cdot \text{volumen}$, $P_s = -0.0492358 + 0.136381 \cdot \text{volumen}$ y $P_s = 0.072637 + 0.115561 \cdot \text{volumen}$, respectivamente), ver figura 7.

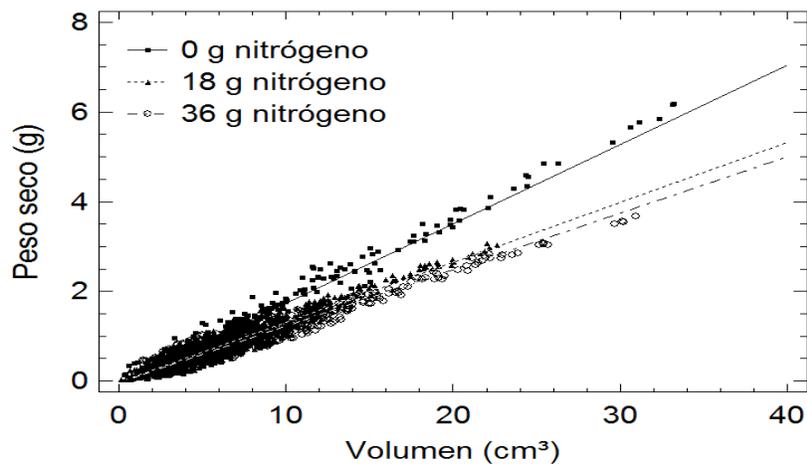


Figura 7. Comparación de líneas de regresión lineal del volumen entre el peso seco de segmentos de tallo de plantas que crecieron con $36.32 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de la DFFF y bajo tres niveles de nitrógeno 0, 18 y 36 g.

Validación de modelos de regresión lineal de plantas que recibieron el 100% de la radiación solar

La validación de la regresión entre el peso seco medido y el estimado de segmentos de tallo que recibieron $36.32 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de la radiación solar y sin nitrógeno obtuvo (MEF = 0.987).

La validación de la regresión entre el peso seco medido y el estimado de segmentos de tallo de plantas que recibieron la misma intensidad de luz más la adición de 18 gramos de nitrógeno obtuvo (MEF = 0.999).

La validación de la regresión entre el peso seco medido y el estimado de segmentos de tallo de plantas bajo la misma intensidad lumínica y con 36 gramos de nitrógeno obtuvo (MEF = 0.999), ver figura 8.

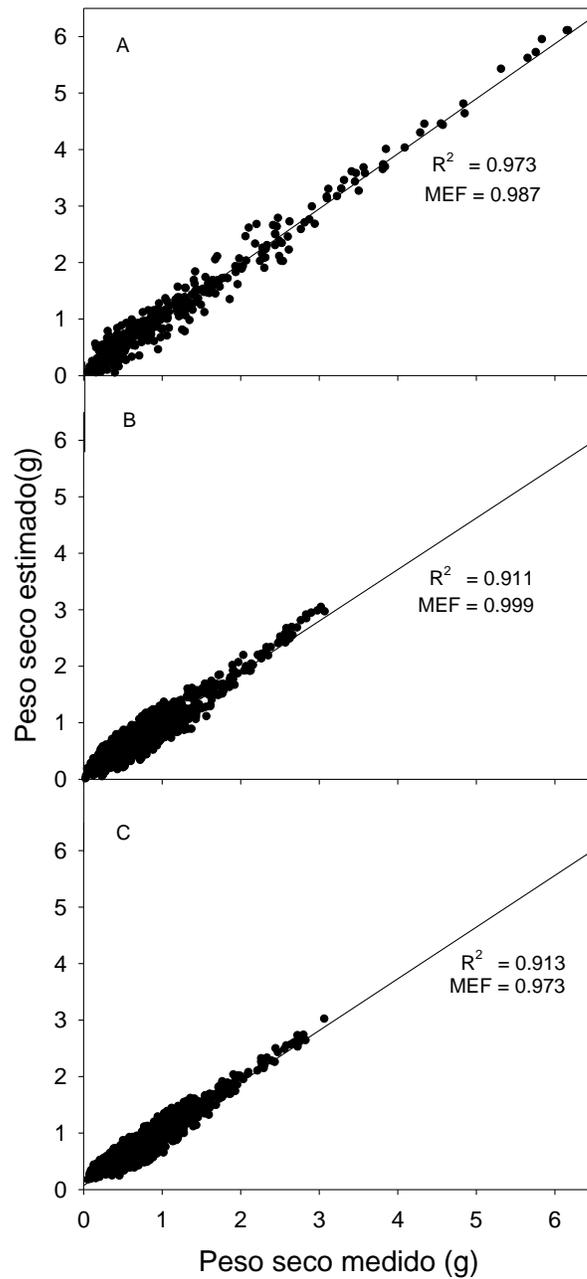


Figura 8. Validación de modelos de regresión lineal simple de segmentos de tallo de plantas que recibieron $36.32 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de la radiación solar y sin nitrógeno (A), con 18 gramos de nitrógeno (B) y con 36 gramos de nitrógeno (C).

Tasa de crecimiento relativo

El análisis de varianza indicó que no hay un efecto de interacción entre los factores luz y nitrógeno ($F = 0.69$, $P < 0.5047$), y que la mayor tasa de crecimiento relativo de individuos de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* la exhibieron plantas que recibieron $36.32 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de la densidad de flujo de fotones para fotosíntesis y la adición de 18 ó 36 gramos de nitrógeno (DFFF, para el factor luz, $F = 65.16$, $P < 0.0001$). Plantas de esta especie, bajo cualquier nivel de luz (36.32 y $16.34 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y sin nitrógeno presentan la menor tasa de crecimiento relativo (para el factor nitrógeno, $F = 9.95$, $P < 0.0001$), ver figura 9.

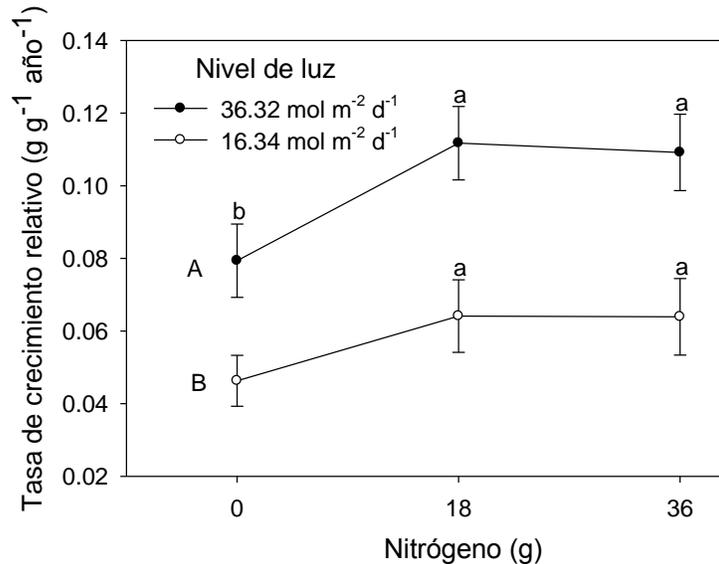


Figura 9. Efecto de la densidad de flujo de fotones para fotosíntesis (DFFF) y la adición de nitrógeno sobre la tasa de crecimiento relativo de plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*. Los valores son medias \pm E.E ($n=30$). Letras mayúsculas diferentes indican diferencia significativa entre el nivel de luz y letras minúsculas diferentes indican diferencia significativa entre las concentraciones de nitrógeno.

Tasa de crecimiento relativo mensual

El análisis de medidas repetidas para la tasa de crecimiento relativo mostró efectos significativos entre todas las interacciones (luz x nitrógeno, luz x mes, nitrógeno x mes), esto se muestra gráficamente en la figura 10. El proceso de crecimiento es sostenido, indicando una tasa de crecimiento relativo mensual mayor durante los meses de junio a noviembre de 2014. Además, se observa que no suplementar nitrógeno a las plantas origina un crecimiento más lento en comparación con los otros dos niveles de nitrógeno, ver tabla 1 y figura 10.

Tabla 1. Valores de F y P , para probar la significancia estadística de los factores luz, nitrógeno, Mes y sus interacciones de segundo orden en el análisis de medidas repetidas de la tasa de crecimiento relativo.

Factores	F	P
Luz	32.61	0.0003
Nitrógeno	23.42	0.0015
Mes	28.51	0.0021
Luz x Nitrógeno	28.33	0.0032
Luz x Mes	47.62	0.0005
Nitrógeno x Mes	35.82	0.0064
La estructura de covarianza del modelo seleccionado fue: simetría compuesta (AIC = -292.1)		

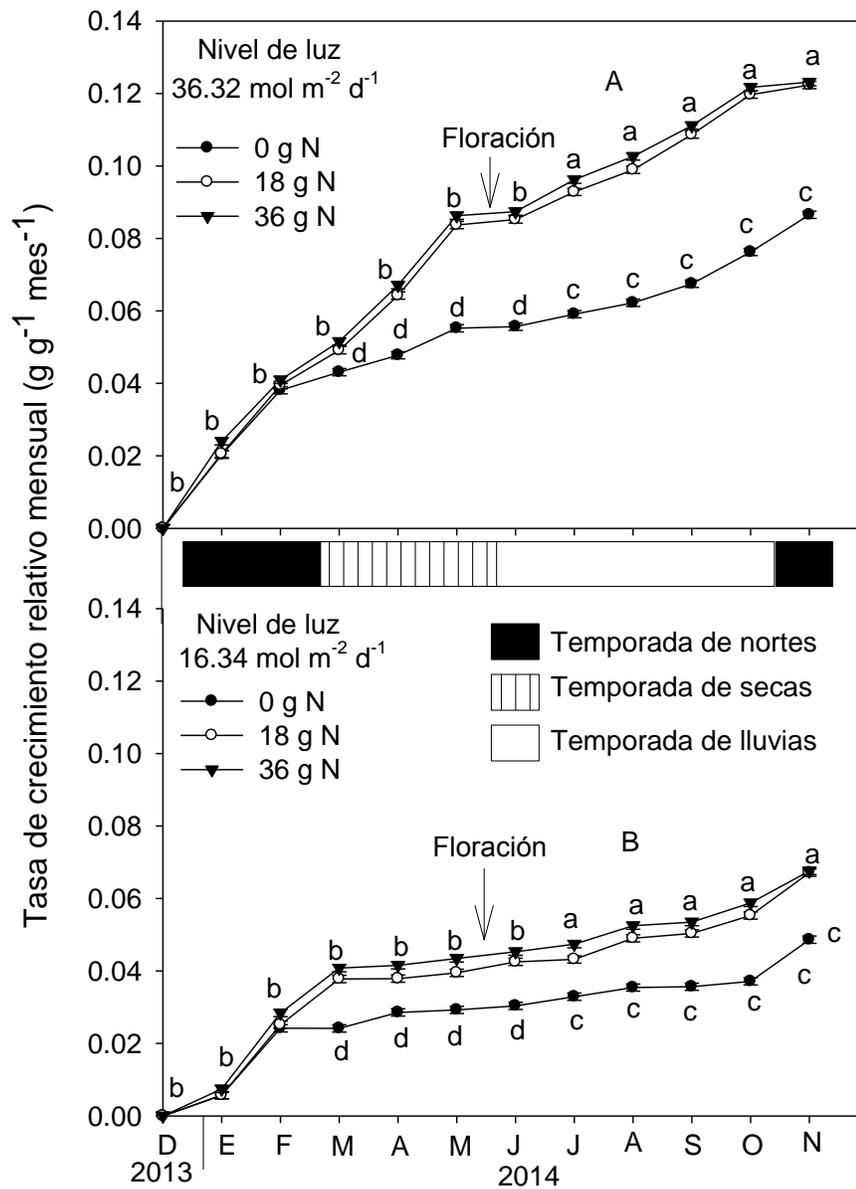


Figura 10. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la densidad de flujo de fotones para fotosíntesis sobre la tasa de crecimiento relativo mensual de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*. Los valores son medias \pm E.E (n= 30). Letras mayúsculas diferentes indican diferencia significativa entre el nivel de luz y letras minúsculas diferentes indican diferencia significativa entre las concentraciones de nitrógeno por mes.

Ganancia de peso seco

El análisis de varianza indicó que no existe una interacción entre los factores luz y nitrógeno ($F = 2.46$, $P < 0.0887$). Plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* que reciben 36.32 y 16.34 $\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$, obtuvieron mayor ganancia de peso seco cuando se les incorpora 18 ó 36 gramos de nitrógeno (para el factor luz, $F = 58.08$, $P < 0.0001$, para el factor nitrógeno, $F = 8.36$, $P < 0.0003$), ver figura 11.

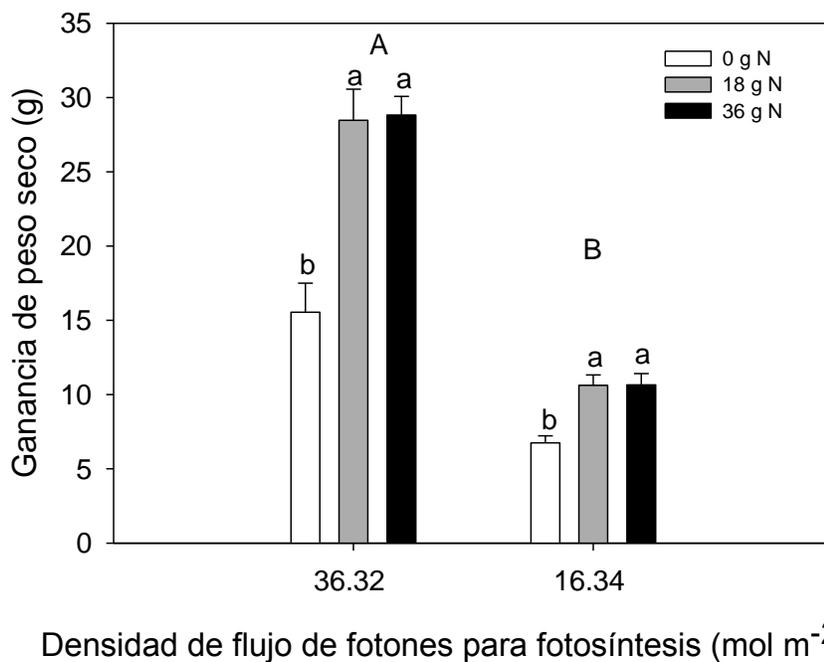


Figura 11. Efecto de la densidad de flujo de fotones para fotosíntesis (DFFF) y la adición de nitrógeno sobre la ganancia de peso seco de plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*. Los valores son medias \pm E.E ($n = 30$). Letras mayúsculas diferentes indican diferencia significativa entre el nivel de luz y letras minúsculas diferentes indican diferencia significativa entre las concentraciones de nitrógeno.

Peso seco acumulado

El análisis de medidas repetidas para el peso seco acumulado mostró efectos significativos entre todas las interacciones (luz x nitrógeno, luz x mes, nitrógeno x mes), esto se muestra gráficamente en la figura 12. El proceso en la ganancia de peso seco se da de manera sostenida, indicando una mayor ganancia de peso seco mensual durante los meses de junio a noviembre de 2014. Además, se observa que no suplementar nitrógeno a las plantas origina un crecimiento más lento en comparación con los otros dos niveles de nitrógeno, ver tabla 1 y figura 12.

Tabla 2. Valores de F y P , para probar la significancia estadística de los factores luz, nitrógeno, Mes y sus interacciones de segundo orden en el análisis de medidas repetidas de la tasa de crecimiento relativo.

Factores	F	P
Luz	29.32	0.0014
Nitrógeno	21.16	0.0031
Mes	24.74	0.0043
Luz x Nitrógeno	23.46	0.0065
Luz x Mes	39.53	0.0013
Nitrógeno x Mes	32.92	0.0062

La estructura de covarianza del modelo seleccionado fue: simetría compuesta (AIC = -241.7)

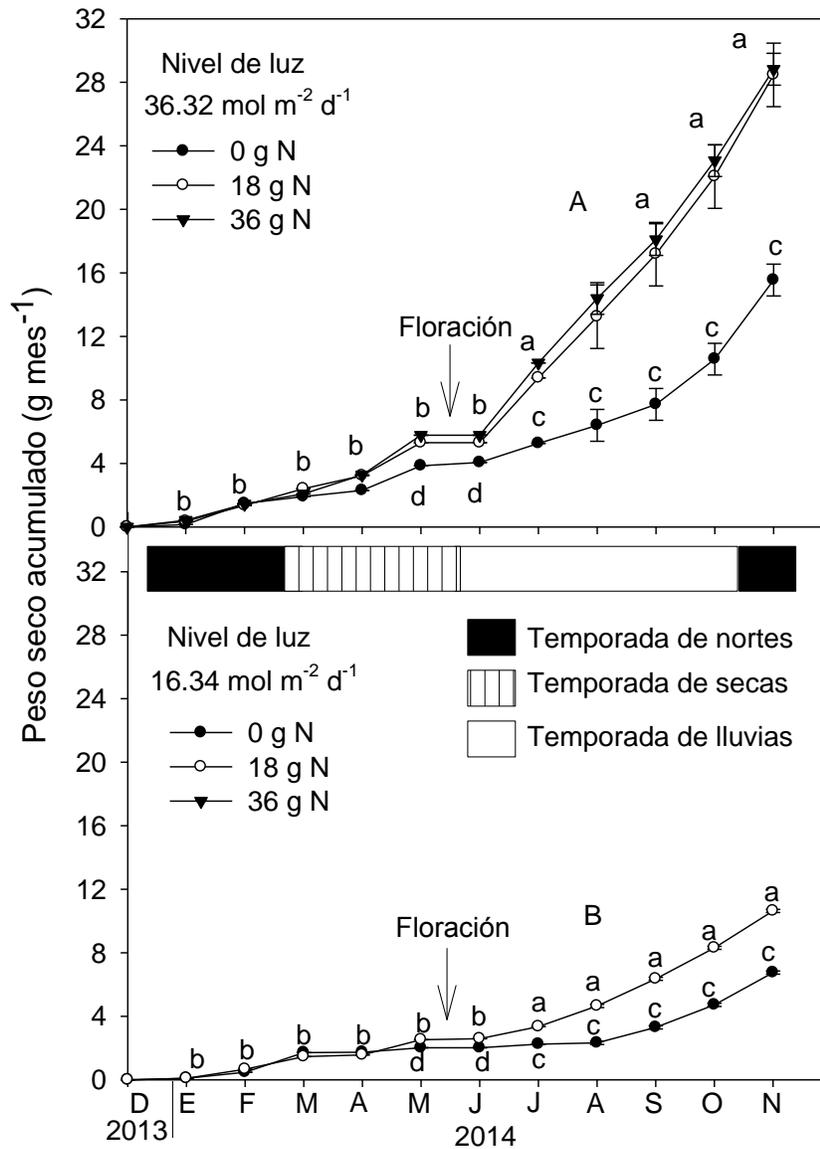


Figura 12. Efecto de la aplicación de nitrógeno y la densidad de flujo de fotones para fotosíntesis sobre el peso seco acumulado de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*. Los valores son medias \pm E.E (n= 30). Letras mayúsculas diferentes indican diferencia significativa entre el nivel de luz y letras minúsculas diferentes indican diferencia significativa entre las concentraciones de nitrógeno por mes.

Producción de raíces

El ANOVA indicó que no existe interacción entre los factores luz y nitrógeno ($F = 35.53$, $P < 0.5041$). Plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* que reciben 36.32 y $16.34 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ produjeron mayor cantidad de raíz subterránea (para el factor luz, $F = 149.38$, $P < 0.0001$, para el factor nitrógeno, $F = 137.26$, $P < 0.0001$) y aérea (para el factor luz, $F = 102.57$, $P < 0.0001$, para el factor nitrógeno, $F = 97.93$, $P < 0.0001$), cuando se les incorporo 18 ó 36 gramos de nitrógeno, ver figura 13.

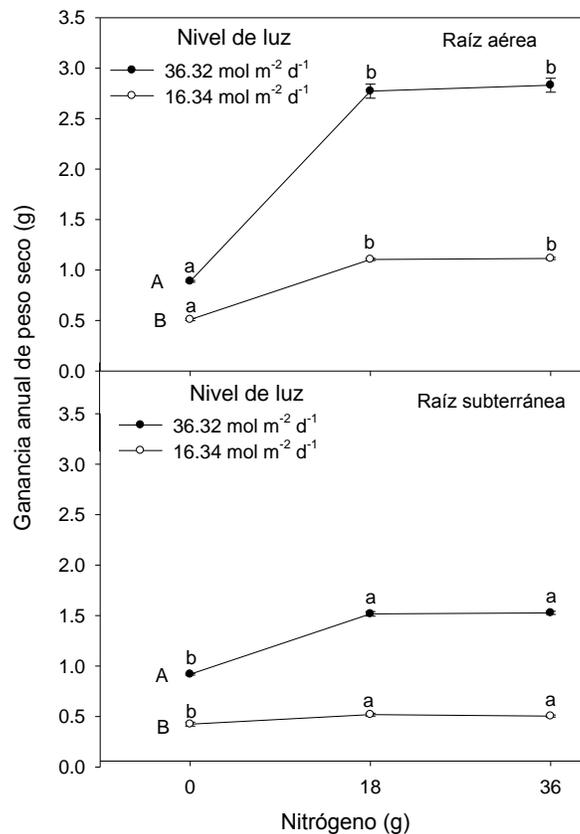


Figura 13. Efecto de la densidad de flujo de fotones para fotosíntesis y la adición de nitrógeno sobre la producción de raíz subterránea y aérea de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*. Los valores son medias \pm E.E ($n = 30$). Letras mayúsculas diferentes indican diferencia significativa entre el nivel de luz y letras minúsculas diferentes indican diferencia significativa entre las concentraciones de nitrógeno.

Asignación de carbono

El análisis de varianza indicó que no hay interacción entre los factores luz y nitrógeno ($F = 7.18$, $P < 0.0857$). Sin importar el nivel de luz y la cantidad de nitrógeno que recibieron individuos de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*, asignaron la mayor parte de sus recursos al crecimiento de tallos. Sin importar la cantidad de nitrógeno plantas que crecieron con un nivel de luz de $36.32 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, asignaron más recursos a la construcción de raíces subterráneas. En contraste, sin importar el nivel de nitrógeno plantas que crecieron con un nivel de luz de $16.34 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, asignaron más recursos a la construcción de raíces aéreas (para el factor luz, $F = 36.7$, $P < 0.0002$, para el factor nitrógeno, $F = 7.18$, $P < 0.0003$), ver figura 14.

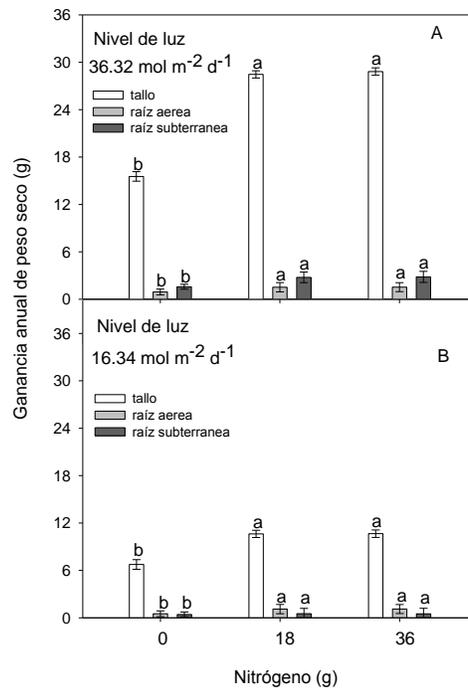


Figura 14. Ganancia de peso seco por estructura de plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*. Los valores para cada estructura son medias \pm E.E (n= 30). Letras mayúsculas diferentes indican diferencia significativa entre el nivel de luz y letras minúsculas diferentes indican diferencia significativa entre las concentraciones de nitrógeno.

Relación volumen/superficie

El análisis de varianza indicó que no hay interacción entre los factores luz y nitrógeno ($F = 3.46$, $P < 0.0596$). La relación volumen/superficie es mayor para plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* que reciben $36.32 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y la adición de 18 ó 36 gramos de nitrógeno (para el factor luz, $F = 39.08$, $P < 0.0001$). Sin importar el nivel de luz (36.32 y $16.34 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de la DFFF), plantas que no recibieron la adición de nitrógeno obtuvieron la menor relación volumen/superficie (para el factor nitrógeno, $F = 10.69$, $P < 0.0001$), ver figura 15.

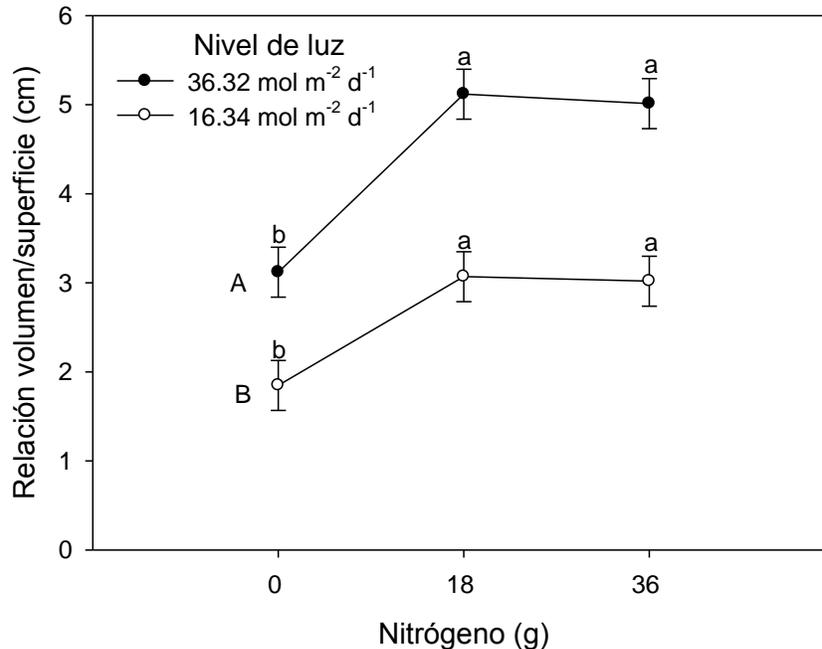


Figura 15. Efecto de la densidad de flujo de fotones para fotosíntesis (DFFF) y la adición de nitrógeno sobre la razón volumen/superficie de tallos de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*. Los valores son medias \pm E.E ($n = 30$). Letras mayúsculas diferentes indican diferencia significativa entre el nivel de luz y letras minúsculas diferentes indican diferencia significativa entre las concentraciones de nitrógeno.

Efecto de la luz y el nitrógeno sobre la asimilación neta de CO₂

La asimilación de CO₂ para plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* ocurrió únicamente durante la noche confirmando que el metabolismo ácido de crasuláceas es la vía fotosintética de esta especie. La asimilación neta de CO₂ total diaria más alta la exhibieron tallos expuestos a densidad de flujo de fotones para fotosíntesis de 30 y 35 mol m⁻² d⁻¹, temperatura diurna/nocturna 30/20 °C, riego a capacidad de campo y niveles de fertilización de 18 ó 36 g de nitrógeno (ver figura 16).

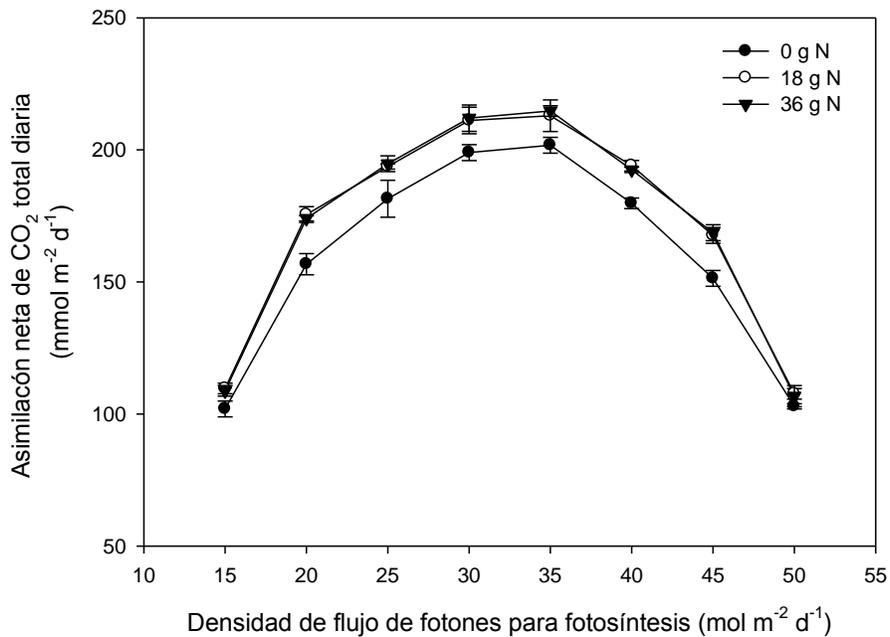


Figura 16. Asimilación neta de CO₂ total diaria de tallos de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* bajo cuatro niveles de nitrógeno 0, 18, 36 y 54 g, aclimatadas a niveles de luz de 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45 y 50 mol m⁻² d⁻¹, temperatura diurna/nocturna 30/20°C y riego a capacidad de campo. Los valores son medias ± E.E (n = 4).

DISCUSIÓN

Validación de modelos de regresión lineal

Existen diversos estudios que involucran modelos de regresión en cactáceas como los de Weiss *et al.*, 1994; Fleming *et al.*, 1998; Buide y Guitián, 2000; McLaughlin *et al.*, 2000 y Cervera *et al.*, 2007, sin embargo, estos trabajos no consideran su validación.

Uno de los pocos modelos de regresión que ha sido validado está relacionado con el empleo del volumen para estimar el peso seco de callos de *Strombocactus disiformis* una especie en peligro de extinción (Ramos-Parra *et al.*, 2010). El modelo de regresión cumplió con los supuestos de regresión lineal, sin embargo, para los seis modelos creados el volumen no explicaba más del 85% del peso seco de los callos de esta especie ($R^2 = 0.850$), intercepto (0.173), pendiente (0.865) y ($P < 0.001$).

Para tener una alta precisión el coeficiente de determinación R^2 debe tener un valor alto, lo más cercano a uno, mientras que la mayor exactitud está relacionada directamente con el valor del intercepto igual a cero y el valor de la pendiente igual a uno (Tedeschi, 2006). Debido a esto, se debe tener precaución al utilizar el modelo antes propuesto, ya que el rango de variación en su estimación puede ser alto, lo que nos llevaría a tener sub o sobre estimaciones mayores al error establecido por el modelo.

Para validar el modelo de *S. disiformis*, se utilizó el criterio de AIC (Akaike Information Criterion), que selecciona el modelo con mayor información (Agresti, 1996), bajo el supuesto de que el valor más pequeño de AIC indica mejor bondad de ajuste del modelo (Lindsey, 1995). No obstante, existen métodos de validación de modelos más robustos como las medidas de desviación que se basan en la comparación de los valores observados contra los simulados o predichos, donde *MEF* ha sido reportado como la mejor medida para la validación de modelos predictivos y que en un ajuste perfecto tendría un valor igual a uno (Mayer y Butler, 1993; Tedeschi, 2006).

En comparación con el estudio anterior, los seis modelos creados en este estudio para predecir el peso seco a partir del volumen de segmentos de tallo de plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* de acuerdo al nivel de luz y la adición de nitrógeno que recibieron (modelo 1. Plantas con 45% de luz y sin nitrógeno, modelo 2. 45% de luz y con 18 gramos de nitrógeno, modelo 3. 45% de luz y con 36 gramos de nitrógeno, modelo 4. 100% de luz y sin nitrógeno, modelo 5. 100% de luz y con 18 gramos de nitrógeno y modelo 6. 100% de luz y con 36 gramos de nitrógeno), obtuvieron una bondad de ajuste donde el volumen explica más del 90% del peso seco de los segmentos de los tallos lo que les confiere una alta tasa de precisión, no obstante, dado que el intercepto (-0.17) y la pendiente (0.18), de nuestros modelos están lejos de cero y uno respectivamente, su exactitud puede ser limitada en casos de interpolación y extrapolación.

Para la validación de los modelos se utilizó la medida de desviación eficiencia de modelado (*MEF*), que se ha reportado como la mejor medida para la validación de modelos predictivos y que en un ajuste perfecto tendría un valor igual a uno (Mayer y Butler 1993), para medir la bondad de ajuste se realizó un análisis gráfico exploratorio de los valores de peso seco predicho (*z*) contra los valores de peso seco medido (*y*) y de los predichos (*z*) contra la desviación (*y-z*) por la ecuación del modelo a validar. El índice *MEF* más bajo fue de 0.973 y el más alto fue 0.999 esto indica que los modelos son buenos para predecir el peso seco de plantas de *Selenicereus donkelaarii* ya que valores de 1.0 indican la predicción perfecta. Mientras que el análisis gráfico de (*y*) contra (*z*) tuvieron una R^2 mayor al 90% en todos los casos y la gráfica de (*z*) contra (*y-z*), mediante la distribución de los datos indicó para todos los casos que pertenecen a modelos sin sesgo.

Tasa de crecimiento relativo

La tasa de crecimiento relativo (*RGR*) depende de la edad y el tamaño de la planta y su interacción con los factores ambientales (Nobel, 1988). Para *M. gaumeri* la *RGR* es mayor (0.10 a 0.12 g g⁻¹ año⁻¹) en plantas con un diámetro menor a 4 cm y que reciben una radiación solar entre 40 a 80% del total ambiental. En contraste, plantas con un diámetro de 8 cm la *RGR* es de 0.05 a 0.8 g g⁻¹ año⁻¹ (Cervera et

al., 2007). Para *Opuntia ficus-indica*, la *RGR* es de $0.43 \text{ g g}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y esta es proporcional al tamaño de los cladodios. Por ejemplo, durante la temporada lluviosa para cladodios de 3, 6 y 10 cm de ancho la *RGR* es 0.27, 0.30 y $0.41 \text{ g g}^{-1} \text{ año}^{-1}$, respectivamente (Noggle y Fritz, 1986). Las plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* que recibieron un nivel de luz de $36.32 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y 18 ó 36 gramos de nitrógeno presentaron la mayor tasa de crecimiento ($0.12 \text{ g g}^{-1} \text{ año}^{-1}$), este valor representa el 100 y 72 % de la *RGR* que obtienen plantas de *M. gaumeri* y *O. ficus-indica*, respectivamente.

Para plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* que crecieron con la interacción de 45% de la radiación solar ($17.61 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y 18 ó 36 gramos de nitrógeno la *RGR* fue de $0.06 \text{ g g}^{-1} \text{ año}^{-1}$, lo que representa el 85% de lo reportado para plantas adultas de *M. gaumeri*. La baja *RGR* para plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* bajo este tratamiento indica que el factor más limitante fue la incidencia de la radiación solar, provocando fotoinhibición como se reporta para *Selenicereus megalanthus* y *Hylocereus polyrhizus* cuando recibieron únicamente el 10% de la radiación total incidente lo que resultó en una baja tasa fotosintética y por ende menor crecimiento, ganancia de peso seco y *RGR* (Raveh et al., 1998)

El aumento del crecimiento de las plantas cuando se les adiciona nitrógeno puede deberse al aumento de la producción de citoquininas y arginina precursores de varias poliaminas que tienen la función de regular el crecimiento como el caso de la putrescina y espermidina (Hageman et al., 1990). Cuando la concentración del recurso escasea se presenta disminución en el crecimiento de la planta, reducción en la síntesis de enzimas, proteínas y constituyentes de la membrana, también repercute negativamente en el transporte de agua a través de la raíz (De Willigen, 1986).

Además, el nitrógeno influye fuertemente sobre la asimilación neta de CO_2 de las plantas (Nobel, 1988). En cactáceas, la absorción de CO_2 aumenta a medida que aumenta el nivel de nitrógeno en el tejido de la planta, esto se debe a que con este

elemento se puede producir con poco gasto energético la enzima Rubisco, que se encarga de fijar el CO₂ durante el periodo diurno (resultado de la descarboxilación del ácido málico que contiene la vacuola), en el ciclo C₃, de esta manera se puede utilizar todo el contenido de la vacuola para que al llegar la noche pueda llenarse de nuevo y de esta manera obtener más ganancia de recursos que pueden ser asignados para el crecimiento de la planta (Nobel, 1988).

Los resultados obtenidos en este estudio reflejan que *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* aumenta su crecimiento y ganancia de peso seco cuando recibe 18 gramos de nitrógeno y este es igual para plantas adicionadas con 36 gramos de este elemento. El no aumento en el crecimiento de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* cuando se le adiciono 36 gramos de nitrógeno, puede deberse a que la suplementación excesiva de nitrógeno para las plantas puede reducir el crecimiento, disminuir la producción de raíces, aumentar la susceptibilidad de las plantas a la sequía y la deficiencia de nutrientes minerales como fosforo y potasio, además la suplementación elevada de nitrógeno incrementa la demanda de fotosintatos para poder asimilarlo, rompiendo la eficiencia del uso de nutrientes (Bhel *et al.*, 1988).

La explicación del menor crecimiento exhibido por *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* al no recibir nitrógeno, es que la falta de nitrógeno en la planta limita la asimilación de carbono afectando el crecimiento de su parte aérea, además aumenta el crecimiento radicular con el fin de incrementar la búsqueda de este elemento, también puede inducir al incremento de la concentración de ácido abscisico interno y provocar cierre estomático (Lee y Rudge, 1986).

Además de la explicación fisiológica en el comportamiento de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* se puede añadir la parte ecológica y evolutiva de la especie en el resultado obtenido ya que el comportamiento de una planta al suplemento de nutrientes es el reflejo de las características de su hábitat natural y

a la adaptación de la especie como resultado de su evolución histórica bajo sus condiciones de crecimiento (Marschner, 1986).

Tasa de crecimiento relativo mensual

Los cambios en la incidencia de luz durante el año afectan el crecimiento de las plantas debido a que la fijación de CO₂ y la ganancia de carbono disminuyen bajo condiciones de sequía y radiación elevada (Raveh *et al.*, 1995; Ortiz-Hernández *et al.*, 1999). Además, la ganancia de peso seco es proporcional y esta correlacionada a la tasa de crecimiento relativo *RGR* de las plantas y ambas se ven afectadas por el cambio en los patrones ambientales a lo largo del año (Robinson y Rorison, 1988; Mooney *et al.*, 1988; Hirose, 1987).

Para *Opuntia ficus – indica* durante el mes lluvioso y con un nivel de luz y temperatura moderada la *RGR* es de 0.43 g planta⁻¹ mes⁻¹ y durante la primavera la *RGR* aumenta a 0.44 g planta⁻¹ mes⁻¹, debido a que durante esta temporada la intensidad lumínica aumenta pero la temperatura se mantiene, esto permite que la apertura estomática se prolongue, aumente el intercambio gaseoso, se produzca más recursos y aumente el crecimiento (Noggle y Fritz, 1986).

Para *Mammillaria gaumeri* durante la temporada de lluvias y con un nivel de luz de 34.2 mol m⁻² d⁻¹ y temperatura diurna/nocturna de 35/22 °C, la *RGR* mensual es de 0.8 g planta⁻¹ mes⁻¹. En contraste, durante la temporada de nortes cuando el nivel de luz disminuye a 28.4 mol m⁻² d⁻¹ y la temperatura diurna/nocturna es de 27/18 °C, la *RGR* mensual es de 0.02 g planta⁻¹ mes⁻¹ y durante la temporada de sequía con un nivel de luz de 43 mol m⁻² d⁻¹, temperatura diurna/nocturna de 34/26 °C, la *RGR* mensual puede disminuir hasta en un 80% en comparación con la *RGR* obtenida durante la temporada de nortes (Cervera *et al.*, 2006).

Esto fue similar para *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* que exhibió la mayor *RGR* mensual (0.04 gramos planta⁻¹), durante la temporada lluviosa (julio,

agosto, septiembre), temporada en la que el nivel de luz promedio fue de 33 mol m⁻² d⁻¹ y la temperatura diurna/nocturna de 33/21 °C.

Además de la radiación solar otro factor que influyó durante este periodo fue la temperatura de los tallos la cual fue menor a la del aire, favoreciendo la fotosíntesis y la ganancia de carbono (Nobel, 1988). Otro factor que pudo influir sobre el crecimiento durante esta época fue el déficit de presión de vapor (DPV), el cual es una medida de la demanda evaporativa que ejerce la atmosfera sobre la planta (Nobel, 1991). Cuando la demanda evaporativa es baja (DPV bajo) disminuye la pérdida de agua por transpiración del tallo, provocando que los estomas se abran por más tiempo y la asimilación de CO₂ durante el día sea mayor, aumentando la producción de recursos y su asignación al crecimiento (Nobel, 1991).

Para plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* que crecieron con el 100% de la radiación solar y con la adición de 18 ó 36 gramos de nitrógeno, durante la temporada de secas (marzo y abril), cuando el promedio de la radiación solar fue la más alta (42.73, 42.56 mol m⁻² d⁻¹) y la temperatura diurna/nocturna 41/26 °C, la *RGR* fue de 0.03 g planta⁻¹ mes⁻¹, esto pudo deberse a la aplicación de agua mediante riego a capacidad de campo, lo que evito el cierre estomático durante la mayor parte del día y mantuvo el periodo de asimilación de CO₂ (Raveh *et al.*, 1995; Ortiz-Hernández *et al.*, 1999). De no haber suplementado riego durante esta época, el déficit hídrico hubiera afectado de manera negativa la turgencia de las células y por ende su expansión provocando la disminución en la tasa de crecimiento de las plantas (Taiz y Zeiger, 2002). Además, en un suelo bien irrigado, los nutrientes como el nitrógeno son más fáciles de asimilar por las raíces de las plantas (Novoa, 1979).

La nula tasa de crecimiento relativo que se presentó durante los meses de mayo y junio para plantas que recibieron el 100% de la radiación solar se debió a que durante esta época se presentó la producción de estructuras reproductivas,

representando un gasto energético elevado y haciendo que los recursos almacenados se utilizaran para este fin y no para el crecimiento (Steven *et al.*, 2000). En contraste, la baja tasa de crecimiento relativo ($0.01 \text{ g planta}^{-1} \text{ mes}^{-1}$), exhibido durante todo el año por plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* que recibieron el 45% de la luz ($17.61 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y sin nitrógeno y 18 ó 36 gramos de este elemento, fue el efecto de baja radiación solar que recibieron, la cual provoco fotoinhibición disminuyendo la tasa fotosintética y la producción de recursos para el crecimiento de la planta como sucedió para *Selenicereus megalanthus* y *Hylocereus polyrhizus* que disminuyeron su peso seco un 26 y 52%, respectivamente, al recibir niveles bajos de luz $7.1 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (10% de la DFFF, Raveh *et al.*, 1998).

Ganancia anual de peso seco

La cantidad de luz óptima para maximizar la tasa fotosintética y la ganancia de peso seco varía con la especie (Nobel, 1988). Además el tamaño de la planta es proporcional a su peso seco, como quedó demostrado para *Mammillaria gaumeri*, una cactácea endémica, que exhibe mayor ganancia de peso seco ($10 \text{ gramos planta}^{-1} \text{ año}^{-1}$), cuando tiene un tamaño de 12 cm y recibe entre 40 a 80% de la luz (Cervera *et al.* 2006). En contraste, el aumento o la reducción en el nivel de luz, reduce la ganancia de peso seco como resultado de la fotoinhibición (Cervera *et al.*, 2007). Para *Opuntia ficus-indica* un cactus cultivable la exposición a una intensidad de luz de $30 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ induce a una ganancia de peso seco de $27.5 \text{ gramos planta}^{-1} \text{ año}^{-1}$, y este valor puede aumentar a $38.3 \text{ gramos planta}^{-1} \text{ año}^{-1}$, si además de someter la planta al mismo nivel de luz, también se le adiciona $7.5 \text{ gramos de nitrógeno planta}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Noggle y Fritz, 1986).

Para cactáceas hemiepifitas como *H. polyrhizus* y *S. megalanthus* su mayor ganancia anual de peso seco la exhiben plantas que crecen con niveles intermedios de luz 40 y 70% de la radiación total incidente. La ganancia anual de peso seco de plantas de *H. polyrhizus* y *S. megalanthus* que reciben el 40% de la radiación total incidente es de 381 y 187 gramos respectivamente y para plantas

que reciben el 70% la ganancia de peso seco es de 523 y 268 gramos respectivamente. La mayor ganancia anual de peso seco para plantas que crecen con niveles más altos de radiación (70% de la luz) es atribuida a la tolerancia a radiación elevada y está relacionada al contenido de carotenoides y al recubrimiento de cera de la cutícula de los tallos (Raveh *et al.*, 1998).

Aunque en individuos de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* la interacción de 100% de la luz ($36.32 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y con 18 y 36 gramos de nitrógeno produjo mayor ganancia de peso seco (28.5 y 28.9 gramos planta⁻¹ año⁻¹, respectivamente), esta cantidad fue 94.5% menor que lo producido por *H. polyrizus* y 89.3% menor por lo producido por *S. megalanthus* cuando reciben el 70% de radiación solar ($33.5 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). No obstante, al igual que *H. polyrizus* y *S. megalanthus*, la especie *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* tolera radiación elevada, una hipótesis que pudiera explicar esta tolerancia es que el principal mecanismo de fotoregulación de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* puede deberse al contenido de carotenoides tal y como sucede para *S. megalanthus* especie perteneciente al mismo género que la especie en estudio (Raveh *et al.*, 1998).

Dado que plantas CAM que se desarrollan en ambientes con radiación elevada pueden acumular depósitos de cera en comparación con plantas que crecen en ambientes sombreados (Robinson *et al.*, 1993). Hay la posibilidad de que debido a la distribución de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* que es de ambientes más expuestos a la radiación solar, se haya provisto mediante un proceso adaptativo de un recubrimiento de cera que le ayude a reflejar el exceso de luz y disminuir su transmitancia como lo hace *H. polyrhizus* (Raveh *et al.*, 1998). Sin embargo, es necesario realizar estudios del contenido de carotenoides y de la características de tejido de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* para determinar el verdadero mecanismo de fotoregulación.

Raíz subterránea o principal

Un patrón común en las plantas es la de reducir su capacidad de asimilación de nutrientes mediante la reducción de la masa radicular o de la planta completa, cuando incrementa la concentración de nutrientes en el suelo (Clements *et al.*, 1979; Godwin y Blair, 1991; Youssefi *et al.*, 1999). En plantas silvestres el crecimiento radicular puede variar dependiendo de las necesidades y la adaptación la especie (Marschner, 1986), además, la suplementación de nutrientes puede incrementar la producción de raíces, disminuyendo la asignación de recursos a la parte aérea de la planta (Novoa, 1979).

Otro argumento es que la absorción de CO₂ aumenta a medida que aumenta el nivel de nitrógeno en el tejido de la planta, esto se debe a que con este elemento se puede producir la enzima Rubisco, que se encarga de fijar el CO₂ durante el periodo diurno (resultado de la descarboxilación del ácido málico que contiene la vacuola), en el ciclo C₃, de esta manera se puede utilizar todo el contenido de la vacuola para que al llegar la noche pueda llenarse de nuevo y de esta manera obtener más ganancia de recursos que pueden ser asignados para el crecimiento de la planta (Nobel, 1988).

Debido a esto para que *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* pueda solventar la demanda de nitrógeno y poder así sintetizar más Rubisco, la planta asignó más recursos al crecimiento de las raíces para poder aumentar la exploración y absorber más cantidad de este elemento. En contraste, la baja producción de raíz primaria en plantas que recibieron el 45 y 100% de la DFFF y sin adición de nitrógeno, indica que la planta al no tener disponible este elemento prefirió asignar sus recursos para el crecimiento de la parte aérea (tallo) o mantenerse y no para producción de raíz.

Raíz adventicia o aérea

La mayor producción de raíces aéreas para plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* que recibieron 100% de la luz y la adición de 18 ó 36 gramos de nitrógeno fue específicamente para soportar el crecimiento puesto que en estos

tratamientos la longitud y el diámetro de los tallos fue mayor en comparación con plantas con el mismo nivel de luz pero sin la adición de nitrógeno. En contraste, la mayor producción de raíz aérea para el tratamiento 45% de la DFFF y con adición de 18 ó 36 gramos de nitrógeno indica que la planta asignó sus recursos principalmente para la búsqueda de radiación solar ya que las plantas de estos tratamientos presentaron etiolación (tallos largos y delgados), en comparación con plantas con el mismo nivel de luz pero sin nitrógeno sugiriendo que la ganancia de carbono fue muy baja que los recursos obtenidos fueron utilizados para mantenerse y no para crecer.

Asignación de carbono

Sin importar el nivel de luz (36.34 y $16.32 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y la cantidad de nitrógeno (0, 18 ó 36 gramos), que recibieron las plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* la mayor parte de los recursos fueron asignados al crecimiento de la parte aérea (tallos). No obstante, para plantas que recibieron el 100% de la radiación solar y con 0, 18 ó 36 gramos de nitrógeno, la asignación de carbono fue 58.0, 62.7 y 63.2 % mayor que la asignada por plantas que recibieron los mismos niveles de nitrógeno pero con $16.32 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de la radiación solar incidente.

Esto coincide con lo reportado para plantas en las primeras etapas de crecimiento y bajo condiciones ideales de luz, agua y nutrientes, las cuales asignan la mayor parte de sus recursos al crecimiento de la parte aérea para aumentar el área de captación de luz y así elevar su tasa fotosintética, permitiéndoles crecer de forma exponencial y sostenida, hasta que alcanzan la etapa de madurez y asignan la mayor parte de sus recursos a la reproducción (Lerdau, 1992).

La mayor asignación de recursos para la producción de raíces en plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* expuestas al 45 y 100% de la DFFF y con la adición de 18 y 36 gramos de nitrógeno, está relacionada a la obtención de nutrientes (Clements *et al.*, 1979), ya que para plantas silvestres el crecimiento radicular se da como una respuesta adaptativa que le sirve a la planta para acaparar la mayor parte de recursos (Marschner, 1986), además, la

suplementación de nutrientes puede incrementar la producción de la raíz, con recursos que pueden ser utilizados para la parte aérea de la planta (Novoa, 1979).

No obstante, La baja producción de raíz primaria en plantas que recibieron el 45 y 100% de la DFFF y sin adición de nitrógeno, indica que la planta al no tener disponible este elemento prefirió invertir sus recursos para el crecimiento de la parte aérea (tallo).

La mayor asignación de recursos para la producción de raíces aéreas por plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* expuestas al 100% de la radiación solar y con la adición de 18 ó 36 gramos de nitrógeno, se dio específicamente para soportar el crecimiento ya que para estos tratamientos la longitud y el diámetro de los tallos fue mayor en comparación con plantas con el mismo nivel de luz pero sin la adición de nitrógeno.

La mayor producción de raíz aérea para el tratamiento 45% de la DFFF y con adición de 18 ó 36 gramos de nitrógeno indica que la planta asigno sus recursos principalmente para la búsqueda de un nivel más elevado de radiación solar, lo cual fue indicado por el fenómeno de etiolación (tallos largos y delgados), por tal motivo la producción de raíz aérea fue para soportar el crecimiento de los tallos bajo estos tratamientos. En contraste, la menor producción de raíz aérea para plantas con el mismo nivel de luz pero sin nitrógeno, se debió a la poca elongación de los tallos, provocando que la planta no invirtiera recursos en la construcción de estructuras que no requería.

Relación volumen/superficie

El almacenamiento de agua para plántulas es baja porque la razón volumen/superficie (v/s, la relación entre el volumen de tejido que puede almacenar agua, en cm^3 , y el área por la que se pierde por transpiración, en cm^2) es baja en comparación con individuos adultos (Nobel, 1994).

En plantas adultas de *M. gaumeri* la relación v/s es de 2.7 cm, esto les permite perder 84% del agua almacenada y sobrevivir a sequías prolongadas (454 días).

Debido a la reducida capacidad de almacenamiento de agua de las plántulas (relación volumen/superficie = 0.05 cm), es en esta etapa cuando son más susceptibles a morir durante la estación seca (Cervera *et al.* 2006).

La relación v/s (5 cm), exhibida por plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* que crecieron con el 100% de la radiación total ($36.34 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y con la adición de 18 ó 36 gramos de nitrógeno, fue 46% mayor que la reportada para *M. gaumeri*, esto se relaciona directamente con la morfología y tamaño de las especies, puesto que *M. gaumeri*, es una especie globular que no excede los 15 cm de diámetro, mientras que *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*, presenta tallos cilíndricos y cada uno puede alcanzar hasta 8 m de longitud y 3 cm de diámetro. En contraste, para plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* que recibieron la misma intensidad de luz pero sin la adición de nitrógeno, la relación v/s fue 48% menor que para plantas fertilizadas, indicando que la falta de nitrógeno limitó la elongación y crecimiento de los tallos.

La aplicación de riego a capacidad de campo durante todo el experimento, también influyó en la relación v/s exhibida por plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*, expuestas al 100% de la radiación solar, ya que con la disponibilidad de agua en el suelo la planta puede almacenar mayor cantidad de agua en los tallos y abrir los estomas por más tiempo, permitiéndole aumentar el intercambio gaseoso y por ende su crecimiento (Nobel y de la Barrera., 2002). En contraste, la menor relación v/s (3.1 cm) para plantas que recibieron 45% de la radiación solar ($16.32 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y sin nitrógeno (1.8 cm) y cualquier nivel de nitrógeno, es el reflejo de una respuesta en cadena ya que la baja intensidad lumínica, limitó la ganancia de carbono provocando una menor ganancia de recursos que fueron utilizados para mantenerse y no para el crecimiento (longitud y diámetro de los tallos) y por ende, su relación volumen/superficie (Nobel, 1994).

Efecto de la luz y el nitrógeno sobre la asimilación neta de CO₂

Para cactáceas de ambientes expuestos a radiación elevada, la tasa fotosintética se incrementan al aumentar la densidad de flujo de fotones para fotosíntesis que

reciben y se satura cuando la DFFF alcanza $30 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Nobel, 1988). Por ejemplo: varias especies del genero *Opuntia* como *O. ficus-indica*, *O. basilaris*, *O. erinacea*, *O. humifusa*, *O. polycantha* y *O. strcta*, maximizan su tasa fotosintética (668, 241, 146, 283, 107, 506 $\text{mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente), cuando reciben un nivel de luz de $30 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y temperatura diurna/nocturna de 25/15 °C (Nobel y Bobich, 2002).

Para cactáceas que crecen en ambientes sombreados niveles de luz que superan $20 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, reducen la tasa fotosintética (Nobel y De la barrera, 2004; Andrade *et al.*, 2006). Por ejemplo: *H. undatus* maximiza su tasa fotosintética ($225 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), cuando recibe $20 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y una temperatura diurna/nocturna de 30/20 °C (Nobel y De la Barrera, 2004). No obstante, niveles bajos de luz también reducen la tasa fotosintética como sucede para *S. megalanthus* y *H. polyrhizus* ($77.2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y $64.7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente), cuando recibe únicamente el 10% de la radiación solar (Raveh *et al.*, 1998).

Debido a que *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*, maximiza su tasa de asimilación de CO_2 en 24 horas ($198 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), cuando recibe niveles de luz de 30 y 35 $\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, agua capacidad de campo y temperatura diurna 30/20°C, se puede afirmar que estas son las condiciones óptimas para la especie y que además es tolerante a radiación elevada en comparación con *H. undatus*, que se satura y reduce su tasa fotosintética con un nivel de luz por encima de los $20 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

Para plantas bajo condiciones óptimas de luz, agua y temperatura, la adición de 18 ó 36 gramos de nitrógeno, inducen a una mayor tasa fotosintética (210 y $212 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente), en comparación con la expuesta por plantas sin nitrógeno; esto pudiera explicarse porque el nitrógeno determina la síntesis de proteínas como Rubisco (Evans, 1983), cuya función es capturar la energía de la radiación solar de manera eficiente y obtener una elevada tasa de asimilación de CO_2 . No obstante, este patrón no es lineal ya que el incremento en la concentración no necesariamente incrementa la producción de Rubisco y la asimilación de CO_2 (Millard, 1988).

La tasa fotosintética de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* es 12 y 68% menor que lo reportado para *H. undatus* y *O. ficus-indica* bajo condiciones similares, lo que puede atribuirse principalmente a una cuestión de mejoramiento agronómico mediante proceso selectivo, ya que ambas especies son cultivables y su productividad está relacionada directamente con su capacidad fotosintética. En contraste, la menor tasa fotosintética exhibida por *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* y otras cactáceas silvestres como *Mammillaria gaumeri*, *M. dioica*, *Pereskia porteri*, *Cryptocereus anthonyanus* y *Schlumbergera truncata*, se debe a una cuestión adaptativa ya que estas especies únicamente buscan sobrevivir y no ser productivas (Nobel, 1983).

CONCLUSIONES

Para plantas bien hidratadas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii* la radiación solar es el factor que más limita la ganancia de peso seco y la tasa de crecimiento relativo.

El 100% de la radiación solar ($36.34 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y la adición de 18 gramos de nitrógeno inducen a la mayor ganancia de peso seco y tasa de crecimiento relativo.

Sin importar el nivel de luz que reciba, la falta de suplementación de nitrógeno induce a la reducción en la ganancia de peso seco y tasa de crecimiento relativo.

Las condiciones óptimas que maximizan la tasa de asimilación neta de CO_2 es un nivel de luz de $30 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, temperatura diurna/nocturna de 30/ 20 °C, 18 gramos de nitrógeno y agua a capacidad de campo.

Adicionalmente se crearon y validaron modelos de regresión lineal simple capaces de predecir el peso seco a partir del volumen de plantas de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*.

LITERATURA CITADA

Adams, W. W. III, y B. a Demming-Adams. 1996. Energy dissipation and xanthophyll Cycle in CAM plants. In: Crassulacean Acid Metabolism: Biochemistry, Ecophysiology and evolution. Winter, K. and J. A. C. Smith (eds). Springer, Berlin, Alemania. pp: 97-114.

Agresti, A. 1996. An introduction to categorical data analysis. Wiley, New York. 290 pp.

Analla, M. 1998. Model validation through the linear regression fit to actual versus predicted values. Agricultural Systems. 57: 115-119.

Andrade, J.L, Rengifo, E., Ricalde, M. F., Simá, J.L., Cervera, J. C., Vargas, G. 2006. Light microenvironments, growth and photosynthesis for pitahaya (*Hylocereus undatus*) in an agrosystem of Yucatan, Mexico. 697 p.

Andrade, J.L. Cervera, J.C. y E.A. Graham. 2009. Microenvironments, Water relations, and productivity of CAM plants. En De la Barrera E. and W.K. Smith. Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology: A Tribute to park S. Nobel, Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 95-120.

Andrade, J.L. y P.S. Nobel. 1997. Habitat, CO₂ uptake and growth for the CAM epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* in a Panamanian tropical forest. Journal of Tropical Ecology. 12: 291-306.

Arellano, J.A. Flores, J.S. Tun, J. Cruz, M. 2003. Nomenclatura, forma de vida, uso, manejo y distribución de las especies vegetales de la península de Yucatán. Etnoflora Yucatanense, UADY - FMVZ, CONACYT. Fasc. 20 pp. 97-98.

Azcón-Bieto, J. y Talón, M., 2000. Fundamentos de Fisiología Vegetal. McGraw-Hill Interamericana, Barcelona, España. pp. 153-190.

Barbera, G. Inglese, P., Pimienta-Barrios, E. (Eds.), 1995. Agro-ecology, Cultivation, and Uses of Cactus Pear. FAO, Rome.

Barthlott, W., Hunt, D.R., 1993. Cactaceae. In: Kubitski, K., Rohwer, J.G., Bittrich, V. (Eds.), The Families and Genera of Vascular Plants, Vol. 2. Springer, Berlin, pp. 161–197.

Bautista, F. y Palacio. 2005. Caracterización y Manejo de los Suelos de la Península de Yucatán: Implicaciones Agropecuarias, Forestales y Ambientales. Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma de Yucatán, instituto nacional de ecología. 282 p.

Behl, R., Tischner R., Raschke K. 1988. Induction of a High-Capacity Nitrate-Uptake Mechanism in Barley Roots Prompted by Nitrate Uptake Through a Constitutive Low-Capacity Mechanism. *Planta*. 176: 235-240.

Bravo-Hollis, H. y Arias S. 2011. Flora mesoamericana. Vol 2 (1): 1-78.

Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1978. Las Cactáceas de México. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 1-166.

Cannon, W. A. 1911. The roots habits of desert plants. Vol Publ no 131. Carnegie institute of Washington, Washington DC.

Cannon, W. A. 1949. A tentative classification of roots systems. *Ecology*. 30: 542-548.

Carnevali, G. J.L. Tapia, R. Duno e I. Ramírez. 2010. Flora ilustrada de la península de Yucatán, listado florístico. CICY. 326pp.

Causton, D. R. and Venus J.C. 1981. The biometry of plant growth. London: Edward Arnold.

Cervantes, S.E. Graham E.A. y Andrade J.L. 2005. Light microhabitats, growth and photosynthesis of an epiphytic bromeliad in a tropical dry forest. *Plant ecology*. 179: 107-118.

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.

Chan, C. Rico-Gray, V. Flores, J.S. 2002. Guía ilustrada de la península de Yucatán. Etnoflora Yucatanense, UADY - FMVZ, CONACYT. Fasc. 19. pp. 19.

Chory, J. y J. Li. 1997. Gibberellins, brassinosteroids and light regulated development. *Plant, cell & Environment* 20: 801-806.

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

Clements, C. R., Jones L. H. P., Hopper M. J. 1979. Uptake of nitrogen from free-flowing nutrient solution: effect of termination and intermittent nitrate supplies. In: Hewitt E. J., Cutting C. V. (eds). *Nitrogen assimilation by plants*. Academic Press, London, pp. 123-133.

Collao-Saenz, E. A., Dijkstra J., Aguilar P. P. C., Bannink A., Acuri P. B., Teixeira J. C., Olalquiaga P.J. R., David F. M. 2005. Simulation model for particle dynamics in rumen of cattle fed sugarcane diet. *Science Agriculture*. 62 (2): 102-110.

Csáki, C. 1985. Constructing the mathematical model. En: *Simulation and systems analysis in agricultura*. Elsevier. Amsterdam. pp. 43-48.

Debeux, J. C. B., Ferreira M. V., Andrade M., Cordeiro D., Farias I., Lima L. E., Ferreira R. L. C. 2006. Productivity of *Opuntia ficus-indica* (L) Miller under different N and P fertilization and plant population in north-east Brazil. *Arid environments*. 67: 357-372.

De Willigen, P. 1986. Supply of soil nitrogen to the plant during the growing season. Fundamental, ecological and agricultural aspects of nitrogen metabolism in higher plants (H. Lambers, J. J. Neetenson, and I. Stulen, eds.). Martinus Nijhoff, Dordrecht-Boston-Lancaster. 417-432 pp.

Estrada, H., Tuttle W., Graham R. C., Allen M. F., Jiménez J. J. 2010. Identification of underground karst features using ground-penetrating radar in northern Yucatán, México. *Soil science society of America*. 653-661 pp.

Evans, G. C. 1972. The quantitative analysis of plant growth. Oxford: Blackwell Scientific.

Evans, J. R. 1983. Nitrogen and Photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum*. L). Plant Physiol. 72: 297-302.

Flores, J.S y Espejel, I.1994. Tipos de vegetación de la península de Yucatán. Etnoflora Yucatanense, Fascículo 3. Universidad autónoma de Yucatán. 135 pp.

Forde, B. G. 2000. Nitrate transporters in plants: structure, function and regulation. Biochim Biophys Acta. 1465: 219-235.

France, J. y Thornley J. H. M. 1984. Role of mathematical models in agriculture and agricultural research. En: mathematical models in agriculture. Butterworth and co (Publishers) Ltd. London. pp. 1-14.

Gates, D. M., Keegan H. J., Schleter J. C., Weidner V. R. 1965. Spectral properties of plants. Applied Optics. 4: 11-20.

Giordano, F. R., Weir M. D., Fox W. P. 1997. The modeling process. En: A first course in mathematical modeling. Brook/cole Publishing company, Pacific Grove. USA. pp. 31-50.

Gibson, A. y P. Nobel. 1986. The cactus primer. Harvard Univ. Press. Cambridge, Massachusetts. 286 pp.

Godwin, D. C., Blair G. J. 1991. Phosphorus efficiency in pasture species. V. A. comparison of white clover accessions. Aust J Agric Res. 42: 531-540.

Guzmán, U., Arias, S., Dávila, P., 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 315 pp.

Hans-Walter H., 1999. Plant Biochemistry y Molecular Biology. Oxford University Press, Inglaterra. pp. 69-104.

Hageman, R. H. and Below F. E. 1990. Role of nitrogen metabolism in crop productivity. Nitrogen in higher plants (Y. P. Abrol, ed.). Jhon Wiley, New York. 313-334 pp.

Hernández, H., Godínez, H., 1994. Contribución al conocimiento de las Cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botanica Mexicana* 26, 33–52.

Hoffman, W.A. y Poorter, H. 2002. Avoiding Bias in Calculations of Relative Growth Rate. *Annals of Botany*. 80: 37-42.

Hunt, R. 1979. Plant Growth Analysis: The rationale behind the use of the fitted mathematical function. *Annals of Botany*. 43: 245-249.

Hunt, R. 1982. *Plant Growth Curves*. London: Edward Arnold

Hunt, R. 1990. *Basic Growth analysis: plant growth analysis for beginners*. London: Unwin Hyman.

Hunt, D. R. y Taylor N. P. (eds). 1990. The genera of Cactaceae: procongress towards consensus. *Bardleya* 8: 85-107.

Inglese, P. Basile, F. Schirra, M. 2002. Cactus pear fruit production. In: Nobel, P.S. (Ed.), *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press, Berkeley, California, pp. 163–183.

Jones, H. G. 1994. *Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 8-216.

Jordan, P. W. y Nobel P. S. 1984. Thermal and water relations of roots of desert succulents. *Annals of Botany*. 54: 705-717.

King, S. M. y Morehart A. L. 1988. Correlation of callus weight to volume of two woody species. *HortScience*. 23 (1): 219-227.

Kobayashi, K. y Salam M. U. 2000. Comparing simulated and measured values using mean squared deviation and its components. *Agronomy Journal*. 92: 345-352.

Lambers, H. F.S. Chapin y Pons, T.L. 2008. *Plant Physiological Ecology*. New York, USA: Springer.

Larcher, W. 2003. *Physiological plant ecology ecophysiology and stress physiology of functional groups*. 4^a ed. Springer. Berlín. pp. 230-320.

Lawlor, D. W. 2002. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *J. Exp. Bot.* 53: 773-787.

Lawlor, D. W., Lemaire G., Gastal F. 2001. Nitrogen, plant growth and crop yield. In: Lea PJ, Morot-Gaudry J-F, eds. *Plant nitrogen*. Berlin: Springer-Verlag, 343-367.

Lee, R. B. y Rudge K. A. 1986. Effects of nitrogen deficiency on the absorption of nitrate and ammonium by barley plants. *Annals of Botany*. 57: 471- 486.

Lindsey, J. K. 1995. *Modeling frequency and count data*. Oxford University Press. USA. 304 pp.

Lima, M. C. A., Correia E. B., Fernandes A. P.M., Farias I., Dias F. M., Wanderley M. B. 1974. Efeito de NPK sobre a producao da palma (gigante) no municipio de caruaru, PE. In: proceedings of the XI annual meeting of the brazilian animal science society. SBZ, Fortaleza, CE, pp. 285-286.

Loague, K. y Green R. E. 1991. Statistical and graphical methods for evaluating solute transport model: Overview and applications. *Journal of contaminant*. 92: 345-352.

Logan, B. A., Barker D. H., Demming-Adams B., Adams W. W. III. 1996. Acclimation of leaf carotenoid composition and ascorbate levels to gradient in the

light environment within an Australian reinfrest. *Plant cell and environment*. 19: 1083-1090.

López, O. y Guido, A. 1998. Evaluación de dosis de nitrógeno y fósforo en el cultivo de pitahaya (*Hylocereus undatus*). *Agronomía mesoamericana*. 9 (1): 66-71.

Lüttge, U. 1989. *Vascular Plants as Epiphytes*. Springer, Berlin, Alemania. 270 p.

Lüttge, U. 2004. *Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM)*. *Annals of botany*. 39:629-652.

Marschner, H. 1995. *Mineral nutrition of higher plants*, 2nd Edn. London, UK: Academic Press. 889 pp.

Mauseth, J. D. 1993. Water-storing and cavitation preventing adaptations in wood of cacti. *Annals of Botany*. 72: 81-89.

Mayer, D. G. y Butler D. G. 1993. Statistical validation. *Ecological modelling*. 68: 21-32.

Millar, P. 1988. The accumulation and storage of nitrogen by herbaceous plants. *Plant cell environment*. 11: 18.

Mizrahi, Y., Nerd, A., Nobel, P.S., 1997. Cacti as crops. *Hort. Rev.* 18, 291–319.

Mohr H. y Schopfer P. 1995. *Plant Physiology*. - Berlin, Germany, Springer Verlag.

Montgomery, D.C. 2004. Ajuste de modelos de regresión. En : *Diseño y análisis de experimentos*. 2da Ed, Limusa Wiley, México, D.F. pp. 392-426.

Mooney, H. A., Ehleringer J., Björkman O. 1977. The energy balance of leaves of the evergreen shrub *Atriplex hymenelytra*. *Oecologia*. 29: 301-310.

Nerd, A. Tel-Zur, N. Mizrahi, Y. 2002. Fruits of vine and columnar cacti. In: Nobel, P.S. (Ed.), *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press, Berkeley, California, pp. 185–197.

Nobel, P. S. 1983. Nutrient levels in cacti – relation to nocturnal acid accumulation and growth. *American journal of botany*. 70: 1244-1253.

Nobel, P. S. 1984. Productivity of *Agave deserti*: measurement by dry weight and monthly prediction using physiological responses to environmental parameters. *Oecologia*. 64: 1-7.

Nobel, P. S. 1985. PAR, water and temperature limitations on the productivity of cultivated *agave fourcroydes*. *Journal applied ecology*. 22: 157-173.

Nobel, P. S. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press, New York, USA. 270 p.

Nobel, P. S. 1994. *Remarkable Agaves and Cacti*. Oxford University Press, New York.

Nobel, P. S. 1996. Responses of some North American CAM plants to freezing temperatures and doubled CO₂ concentrations: Implications of global climate change for extending cultivation. *Journal of Arid Environments* 34: 187–196.

Nobel, P. S. 2000. Crop ecosystem responses to climate change: Crassulacean Acid Metabolism Crops. Tomado de K. Raja Reddy, H. F. Hodges. *Climate change and global crop productivity*. CABI Publishing. New York, USA. pp. 315-334.

Nobel, P. S. 2003. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press. New York, USA. pp. 1-284.

Nobel, P. S. y Berry W. L. 1985. Elements responses of agaves. *American Journal of Botany*. 72: 686-694.

Nobel, P. S. y Bobich E. G. 2002. *Environmental Biology En: Cacti: Biology and Uses*, P.S. Nobel Ed. Univ. California Press, Los angeles, CA. pp. 1-21

Nobel P.S. y Quero E. 1986. Environmental Productivities indices for a Chihuahua Desert CAM plant, *Agave lechuguilla*. *Ecology*, 67 (1): 1-11

Nobel, P. S. y Hartsock, T.L. 1983. Relationships between Photosynthetically active radiatio, nocturnal acid accumulation, and CO₂ uptake for a crassulacean acid metabolism plant *Opuntia ficus-indica*. *Plant physiology* 71: 71-75.

Nobel, P. S. y De la Barrera, E. 2002. High temperatures and net CO₂ uptake, growth, and stem damage for the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus*. *Biotropica* 34: 225-231.

Nobel, P. S. y De la Barrera, E. 2004. CO₂ uptake by the cultivated hemiepiphytic cactus, *Hylocereus undatus*. *Annals of Applied Biology*. 144: 1-8.

Nobel, P. S., y Hartsock, T. L. 1990. Diel patterns of CO₂ uptake for epiphytic cacti differing in succulence. *Physiologia plantarum* 78:628:634.

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. *Environ. Exp. Bot.* 35, 17–24.

Nobel, P. S., Castañeda M., North, G., Pimienta – Barrios, E. y Ruiz, A. 1998. Temperature influences on leaf CO₂ exchange, cell viability and accumulation range for *Agave tequilana*. *journal of Arid Environmental* 39: 1-9

Novoa, R. 1979. A preliminary dynamic model of nitrogen metabolism in higher plants. Ph. D. Diss. University of California, Davis. 202 pp.

Nyffeler, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences *Am. J. Bot.* 89:312-326.

Orellana, R. 1999. Evaluación climática. In A. García, and J. Córdova (Eds.), pp. 163–182. *Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán*. Facultad de Arquitectura, Universidad Autónoma de Yucatán, Yucatán, México.

Ortega-Baes, P. y Godínez-Alvarez, H. 2006. Global diversity and conservation priorities in the Cactaceae. *Biodiv. Conserv.* 15: 817-827.

Ortíz-Hernandez, Y. D., Livera-Muñoz, M., Carrillo-Salazar, A. 1999. Asimilación de CO₂ por la pitahaya *Hylocereus undatus* en condiciones de campo. *Agrociencia* 33: 165-169.

Palta, J. P. Whitaker, B. D. y Weiss, L.S. 1993. Plasma Membrane Lipids Associated with Genetic Variability in Freezing Tolerance and Cold Acclimation of *Solanum* Species *Plant Physiol.* 103: 793-803.

Pastenes, C. y Horton, P. 1996. Effect of High Temperature on Photosynthesis in Beans II.CO₂ Assimilation and Metabolite Contents *Plant Physiol.* 11(2): 1253-1260.

Peart, M. R. y Bruce C. R. 1998. *Agricultural System of Modeling and Simulation.* Ed. Marcel Dekker Inc. N. Y. 692 p.

Ramos-Parra, M., Ulín-Montejo F., Aguilar-Nieto J. A., Soís-Trápala I. L., Fierro-Carbajal J. B. 2010. Modelación y estimación del volumen de tejido vegetal *in vitro* de *Strombocactus disiformis* basada en mediciones no intrusivas. *Universidad y Ciencia del Trópico Húmedo.* 26 (2): 195-203

Raveh, E., Gersani. M., Nobel, P. S. 1995. CO₂ uptake and fluorescence responses for a shade-tolerant cactus *Hylocereus undatus* under current and doubled CO₂ concentrations. *Physiol. Plant.* 93: 505-511.

Raveh, E. A. Nerd. y Mizrahi Y. 1998. Responses of two hemiepiphytic fruit crop cacti to different degrees of shade. *Scientia Horticulturae.* 73: 151-164.

Robinson, S., Lovelock C. E., Osmond C. B. 1993. Wax as a mechanism for protection against photoinhibition – a study of *Cotyledon orbiculata*. *Botanica Acta.* 106: 307-312.

Russell, E.C. Felker, P. 1987. The prickly-pears (*Opuntia spp.* Cactaceae): a source of human and animal Food in semiarid regions. *Economic Botany.* 41, 433–445.

Sage, R. F., Pearcy R. W., Seemann J. R. 1987. The nitrogen use efficiency of C₃ and C₄ plants. I. Leaf nitrogen, growth, and biomass partitioning in *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). *Plant Physiology*. 84: 954–958.

Salisbury, F. B. y C. W. Ross. 1991. *Plant physiology*. 4th Ed New York, USA University of California Press. Pp. 1–530.

Standley, P.C. y Williams, L. O. 1962. Cactaceae. In Standley, P. C. & L. O. Williams (eds.), *Flora of Guatemala-Part VII*. *Fieldiana, Bot.* 24(7/2): 187-234.

Taiz, L. y Zeiger E. 1991. *Plant Physiology*. Benjamin/ communings Publishing Company. Estados Unidos. pp. 18-287.

Taiz, L. y Zeiger E. 2002. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, Massachusetts.

Tedeschi, L. O. 2006. Assessment of the adequacy of mathematical models. *Agricultural Systems*. 89: 225-247.

Ting, I. P. 1985. “Crassulacean Acid Metabolism”. *Annual Review of Plant physiology* 36: 595-602.

Vargas-Solís, I. R. 2013. Crecimiento, floración y tolerancia a extremos de temperatura de *Selenicereus grandiflorus* subsp. *donkelaarii*, (Salm y Dick) Ralf Bauer (Cactaceae). Tesis licenciatura. 1-45 pp.

Wallace, R. S. y Gibson A. C. 2002. Evolution and Systematics. In: *Cacti: Biology and Uses*, P. S. Nobel (ed). Univ. California Press, Los Angeles, CA. pp. 1-21.

Went, F. W. 1982. The physiology of Cacti. In *The Cacti of the United States and Canada* (L. Benson, ed.). Stanford University Press, Stanford, California. Pp. 56–62.

Yang, J. greenwood, D. J. Rollet, D. L. Wadsworth, G. A. Burns, I. G. 2000. Statistical methods for evaluating a crop nitrogen simulation model, N_ABLE. *Agricultural System*. 64: 37-53.

Youssefi, F., Brown P. H., Weinbaum S. A. 1999. Regulation of nitrogen uptake at the whole plant level: a study in almond trees. *Am Soc Hortic Sci.* 9: 589-600.

Zar, J. H. 1996. *Bioestatistical Analysis*. 3^a ed. Prencie Hall. New Jersey USA. pp. 321 – 359.