

Plantas con el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM, siglas en inglés) son parte de la vida diaria de todos los mexicanos, ya que muchas de ellas dibujan nuestros paisajes y otras tantas deleitan nuestros paladares. Por ejemplo, las cactáceas, una de las familias con más miembros con CAM, son emblemáticas de México. El escudo nacional muestra un águila posada sobre un nopal, y uno de nuestros principales estereotipos es aquél del mexicano usando una cactácea columnar como soporte y sombra. México es el centro de diversificación de las cactáceas y agaváceas, y tanto éstas como el resto de las plantas CAM de México requieren estudios que ayuden en la “búsqueda de alternativas sostenibles” (lema del congreso), desde el nivel bioquímico hasta el de ecosistemas. Este simposio se abocó a mostrar algunas direcciones de investigación en ese sentido.

Me he de comer esa tuna

Varias especies CAM, en condiciones óptimas, pueden igualar o superar la productividad de cultivos C₃ y C₄, y entre éstas se encuentran varias especies de cactáceas y agaváceas. Para diversas especies se han obtenido índices de productividad ambiental (IPA; Nobel, 1988) a partir de estudios en ambiente controlado, donde se mide la respuesta en fijación de carbono a variaciones en el flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF; 400-700 nm), la temperatura del aire y el potencial hídrico del suelo. Sin embargo, no se han obtenido IPAs para plantas CAM de lento crecimiento, tales como *Mammillaria gaumeri*, cactácea endémica y rara de Yucatán, para la cual se han venido realizando varios estudios (Cervera *et al.*, 2006,

DIVERSIDAD FISIOLÓGICA DE LAS PLANTAS MEXICANAS: EL CASO DE UN METABOLISMO FOTOSINTÉTICO ESPECIAL

RESEÑA DEL SIMPOSIUM ‘EL METABOLISMO ÁCIDO DE LAS CRASULÁCEAS: DIVERSIDAD, FISIOLOGÍA Y PRODUCTIVIDAD’, ACAECIDO EL 18 DE OCTUBRE DE 2007 EN EL MARCO DEL XVII CONGRESO MEXICANO DE BOTÁNICA, ZACATECAS, ZAC., MÉXICO.

2007; Giovanetti *et al.*, 2007; Ferrer-Cervantes *et al.*, en preparación). La obtención de un IPA para esta especie es una primicia en la conservación y ayudará a predecir su productividad bajo diferentes escenarios ambientales (José Luis Andrade, J. Carlos Cervera y Eric A. Graham, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C., Mérida, Yuc.).

La radiación y la temperatura son factores que difícilmente pueden ser separados en la evaluación del crecimiento y el desarrollo de las especies. Tanto el FFF como la temperatura de las hojas o los tallos de las plantas deben ser medidos simultáneamente y con los instrumentos correctos. Igualmente, los experimentos de laboratorio y jardín común pueden diferenciar los efectos que podrían ser solamente atribuidos a uno de los factores (Erick De la Barera, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México —UNAM—, Morelia, Mich.). Por ejemplo, la luz solar directa inhibe la germinación y la supervivencia de *Stenocereus thurberi* (Nolasco *et al.*, 1997). En este sentido, para su congénica

Stenocereus queretaroensis, la germinación requiere de luz y la respuesta se satura con un FFF equivalente a 1 min de luz solar directa. Sin embargo, aunque la germinación es máxima bajo temperaturas que oscilan entre 25 y 35°C, ésta se reduce en 60% bajo temperaturas de 45°C (De la Barera y Nobel, 2003).

Grabé en la penca de un maguey

El tequila y los otros mezcales son otros de los emblemas mexicanos y estos licores, junto con el pulque, son obtenidos de diversas especies del género *Agave*. Pocos saben que los principales carbohidratos de reserva en las agaváceas son los fructanos, oligosacáridos solubles en agua, y que éstos pueden actuar además para ayudar a soportar la sequía (Izaguirre-Mayoral *et al.*, 1995; Wang y Nobel, 1998). Éstos consisten en cadenas de fructosa con enlaces de tipo α y generalmente tienen una unidad de glucosa. Los fructanos de agaváceas han sido previamente reportados como inulinas (Sánchez-Marroquín y Hope, 1953), pero como muestran muchas ramificaciones pro-

ducto de enlaces de dos tipos, ahora se les denomina agavinas (López *et al.*, 2003), cuyas concentraciones cambian dependiendo de dónde crecen las plantas (Mancilla-Margali y López, 2006). Los fructanos no pueden ser digeridos por los humanos y pasan al colon intactos y listos para ser metabolizados por las bacterias que allí habitan. Por esto, los fructanos son clasificados como prebióticos o “alimento para el colon”: alimentos que entran al colon y son sustrato para las bacterias endógenas, por lo que indirectamente proporcionan energía y nutrimentos al huésped y ayudan en la prevención de enfermedades (Gibson y Roberfroid, 1995). Resulta que los fructanos de *Agave* son más efectivos como prebióticos que muchos de los fructanos comerciales y los del nopal, lo que abre nuevas perspectivas de investigación en la salud y en la elaboración de nuevos productos (Mercedes G. López, CINVESTAV, Unidad Irapuato).

Agave striata crece en Miquihuana, Tamaulipas, y presenta dos fenotipos, uno de hojas color verde y el otro con hojas color rojizo, debido a la presencia de altas concentraciones de antocianinas en las células. Las antocianinas son metabolitos secundarios que actúan como protectores solares de la clorofila, lo que reduce el riesgo del daño foto-oxidativo de las células de las hojas (Feild *et al.*, 2001), pero estas moléculas también pueden atraer polinizadores y dispersores de semillas, e incluso repeler herbívoros y patógenos de las plantas (Bassman, 2004). Experimentos de sombra *in situ* con los dos tipos de *A. striata* mostraron que la reducción de la exposición redujo por igual la fotosíntesis en ambos fenotipos. Sin embargo, las hojas verdes expuestas tuvieron valores más bajos en los parámetros de fluorescencia de la clorofila y más altos en la actividad del ciclo de las xantofilas y en la disipación no fotoquímica que las hojas rojizas. Además, las hojas verdes

presentaron valores de temperatura de 2 a 3°C mayores que las rojizas durante el día, lo que haría al fenotipo de hojas verdes menos susceptible a los días fríos y al fenotipo de hojas rojizas menos susceptible a los días calurosos del año (Alfredo J. Huerta, Nicolas Y. Fondom, Miami University, Oxford, Ohio, EUA y Sergio Castro-Nava, Universidad Autónoma de Tamaulipas). Todo esto tiene implicaciones en la ecología de las poblaciones y en la supervivencia de esta especie, ya que un fenotipo tendría ventajas adaptativas en años de calor extremo y el otro en años de frío extremo.

Al que a buen árbol se arrima

El número de especies epifitas CAM sobrepasa al de las CAM terrestres. También, para la mayoría de las especies de epifitas, el microhábitat en el árbol hospedero está relacionado con las adaptaciones a la sequía de cada especie; es decir, las más tolerantes a la sequía se encuentran en los sitios más expuestos (Winter *et al.*, 1983; Andrade y Nobel, 1997; Hietz y Briones, 1998; Zotz y Andrade, 1998). Parece que esto es cierto sólo en los bosques más húmedos, porque se ha visto en dos bosques secos de México que las bromeliáceas epifitas más susceptibles a la sequía se encuentran en los sitios más expuestos, donde pueden obtener más agua de lluvia, rocío y niebla (Andrade, 2003; Graham y Andrade, 2004; Reyes-García *et al.*, 2008). Las bromeliáceas epifitas poseen estructuras especializadas en las hojas para absorber el agua, llamadas tricomas, que pueden ser de estructura muy compleja. En el bosque seco de Chamela, Jalisco, ocho especies de bromeliáceas epifitas mostraron una separación de nicho en relación al uso del agua, estudio que se corroboró usando isótopos estables del oxígeno (Casandra Reyes-García, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C.,

Mérida, Yuc. y Howard Griffiths, University of Cambridge, Gran Bretaña).

Al que madruga, CAM lo ayuda

Aunque se pensaba que las cactáceas presentaban fotosíntesis C₃ después de germinar y posteriormente cambiaban a CAM, estudios recientes han revelado que cinco especies de cactáceas del Valle de Tehuacán presentan fluctuación diaria de ácidos en sus tejidos inmediatamente después de germinar (Hernández-González y Briones-Villareal, 2007). Las plantas adultas de estas especies, en condiciones naturales, mostraron parámetros fisiológicos que reflejaron un buen funcionamiento del aparato fotosintético durante todo el año. La fotosíntesis CAM en estas especies estuvo principalmente gobernada por el FFF que recibían; también, la arquitectura de los tallos y el contenido elevado de CO₂ en los tejidos mitigaron la fotoinhibición en estas especies (Olivia Hernández-González y Oscar Briones, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Ver.).

Las plantas CAM en ecosistemas tropicales pueden ser muy conspicuas, especialmente en la época seca, porque muestran los tallos y las hojas siempre verdes. En Yucatán, este fenómeno se puede observar en dos comunidades: la vegetación de dunas costeras y la selva baja caducifolia con cactáceas. Sorprendentemente, la fotosíntesis CAM se expresa mayormente en la época lluviosa en las plantas medianamente expuestas, en ambos ecosistemas. Más aún, las especies con mayor actividad CAM durante todo el año tuvieron también un mayor valor de importancia ecológica relativa, lo que hace relevante este tipo de fotosíntesis en estas dos comunidades (M. Fernanda Ricalde, José Luis Andrade, Rafael Durán, Luis Simá, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C., y Louis S. Santiago, Universidad de California, Riverside, EUA).

Conclusiones y perspectivas

A pesar de la gran riqueza en plantas y ecosistemas en México, los estudios fisiológicos y bioquímicos son incipientes o nulos en ciertos grupos de plantas. En las plantas CAM, el mayor esfuerzo de investigación ha sido canalizado hacia plantas del desierto y de cultivo (ver revisión sobre CAM en este volumen). No obstante, el mayor número de plantas CAM está en los ecosistemas tropicales, desde las dunas costeras hasta los bosques de niebla. Nos proponemos, entonces, procurar una mayor difusión a la investigación de este tipo de fotosíntesis en México, incluyendo reuniones extraordinarias, con estudiantes y expertos en este tema, en nuestros centros de investigación.

Literatura citada

- Andrade J.L. 2003. Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology* **19**:479-488.
- Andrade J.L. y Nobel P.S. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica* **29**:261-270.
- Bassman J.H. 2004. Ecosystem consequences of enhanced solar ultraviolet radiation: secondary plant metabolites as mediators of multiple trophic interactions in terrestrial plant communities. *Photochemistry and Photobiology* **79**:382-398.
- Cervera J.C., Andrade J.L., Simá J.L. y Graham E.A. 2006. Microhabitats, germination, and establishment for *Mammillaria gaumeri* (Cactaceae), a rare species from Yucatan. *International Journal of Plant Sciences* **167**:311-319.
- 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.
- De la Barrera E. y Nobel P.S. 2003. Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. *Journal of Arid Environments* **53**:297-306.
- Feild T.S., Lee D.W. y Holbrook N.M. 2001. Why leaves turn red in autumn. The role of anthocyanins in senescing leaves of red-osier dogwood. *Plant Physiology* **127**:566-574.
- Gibson G.R. y Roberfroid M.B. 1995. Dietary modulation of the human colonic microbiota: introducing the concept of prebiotics. *Journal of Nutrition* **125**:1401-1412.
- Giovanetti M., Cervera J.C. y Andrade J.L. 2007. Pollinators of an endemic and endangered species, *Mammillaria gaumeri* (Cactaceae), in its natural habitat (coastal dune) and in a botanical garden. *Madroño* **54**:en prensa.
- Graham E.A. y Andrade J.L. 2004. Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany* **91**:699-706.
- Hernández-González O. y Briones-Villareal O. 2007. Crassulacean acid metabolism photosynthesis in columnar cactus seedlings during ontogeny: the effect of light on nocturnal acidity accumulation and chlorophyll fluorescence. *American Journal of Botany* **94**:1344-1351.
- Hietz P. y Briones O. 1998. Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia (Berlin)* **114**:305-316.
- Izaguirre-Mayoral M.L., Marys E., Olivares E. y Oropeza T. 1995. Effect of seasonal drought and cactus virus infection on the crassulacean acid metabolism of *Agave sisalana* plants growing in a neotropical savanna. *Journal of Experimental Botany* **46**:639-646.
- López M.G., Mancilla-Margali, N.A. y Mendoza-Díaz G. 2003. Molecular structures of fructans from *Agave tequilana* Weber var. *azul*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **51**:7835-7840.
- Mancilla-Margali N.A. y López M.G. 2006. Water-soluble carbohydrates and fructan structure patterns from *Agave* and *Dasyliirion* species. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **54**:7832-7839.
- Nobel P.S. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Nolasco H., Vega-Villasante F. y Díaz-Rondero A. 1997. Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *Journal of Arid Environments* **36**:123-132.
- Reyes-García C., Griffiths H., Rincón E. y Huante P. 2008. Niche differentiation in tank and atmospheric bromeliads of a seasonally dry forest. *Biotropica* **40**: en prensa.
- Sánchez-Marroquín A. y Hope P.H. 1953. Agave juice: fermentation and chemical composition studies of some species. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **1**:246-249.
- Wang N. y Nobel P.S. 1998. Phloem transport of fructans in the crassulacean acid metabolism species *Agave deserti*. *Plant Physiology* **116**:709-714.
- Winter K., Wallace B.J., Stocker G.C. y Roksandic Z. 1983. Crassulacean acid metabolism in Australian vascular epiphytes and some related species. *Oecologia (Berlin)* **57**:129-141.
- Zotz G. y Andrade J.L. 1998. Water relations of two co-occurring epiphytic bromeliads. *Journal of Plant Physiology* **152**:545-554.
-
- Erick De la Barrera
Centro de Investigaciones en Ecosistemas
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado Postal 27-3, 58089 Morelia, Michoacán
erick@oikos.unam.mx
- José Luis Andrade
Unidad de Recursos Naturales
Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C.
Calle 43 No. 130. Colonia Chuburná de Hidalgo
C. P. 97200, Mérida, Yucatán
andrade@cicy.mx
-