

LOS ESTOMAS DE *MYRTILLOCACTUS GEOMETRIZANS* (Mart. ex. Pfeiff.) Console (Cactaceae): VARIACIÓN EN SU ÁREA DE DISTRIBUCIÓN

MYRTILLOCACTUS GEOMETRIZANS (Mart. ex. Pfeiff.) Console (Cactaceae) STOMATA: VARIATION ALONG ITS DISTRIBUTION RANGE

Marianel Hernández¹, Teresa Terrazas^{1,2*}, Adriana Delgado Alvarado¹ y Mario Luna Cavazos¹

¹Programa de Botánica, Colegio de Postgraduados, Km 36.5 Carr. México-Texcoco, Montecillo Estado de México 56230 México Fax: (595)9520-200, ext. 1331. ²Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-233, México, D.F. 04510 México.

*Autor responsable (tterrazas@ibiologia.unam.mx)

RESUMEN

Se determinó el tamaño y la densidad de los estomas en 20 poblaciones de *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex. Pfeiff.) Console para saber si la posición del segmento de la rama y la distribución geográfica modifican el tipo, densidad y tamaño de los estomas. Se recolectaron 49 muestras en los Estados de San Luis Potosí, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Puebla y Oaxaca. De cada rama se removieron segmentos de epidermis de 1.8 cm de diámetro de las regiones apical y media; en ellos se cuantificó densidad de estomas/mm² y su longitud. Los resultados mostraron que los estomas son paralelocíticos en todas las poblaciones, sin diferencias para el tamaño del estoma entre la posición apical y media de la rama ($P > 0.41$), pero sí para la densidad ($P < 0.0001$); no se detectó una correlación significativa entre ambas ($P > 0.27$). Este comportamiento probablemente está relacionado con la maduración de las células epidérmicas. Se encontraron diferencias significativas para la densidad de estomas y su tamaño entre poblaciones ($P \leq 0.05$), con 18 estomas/mm² en San Pedro Jocotipac y 30 estomas/mm² en Santa María del Río, mientras que en Barranca de Tolimán los estomas fueron de 33.97 μm y en Paradero Villele de 45.57 μm . A pesar de la diferencia altitudinal de 1300 m no se detectó efecto altitudinal en ninguna de estas dos variables evaluadas ($P > 0.07$ y 0.90). Tanto densidad como tamaño de estomas se asociaron positivamente con la latitud ($P < 0.02$ y 0.0001).

Palabras clave: *Myrtillocactus geometrizans*, garambullo, densidad de estomas, tamaño de estoma, variación latitudinal.

SUMMARY

Stomatal size and density variation were evaluated in 20 populations of *Myrtillocactus geometrizans*, (Mart. ex. Pfeiff.) Console, in order to learn if the position of the segment in the branch and the geographic distribution modify type, density, and size of the stomata. Forty-nine samples were collected in the states of San Luis Potosí, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Puebla, and Oaxaca. Epidermal segments 1.8 cm in diameter were removed from the apical and middle portion of the branch, in which stomata/mm² and their length were quantified. The results showed that parallellocytic stomata occurred in all the populations, and without and differences for stomatal size between the apical and middle position of the branch ($P > 0.41$), but only for density ($P < 0.0001$). A non significant correlation was detected between both positions ($P > 0.27$). This behavior could be related to the development of the other epidermal cells. Significant differences were detected in stomatal density and stomatal size among populations ($P \leq$

0.05), having 18 stomata/mm² in San Pedro Jocotipac and 30 stomata/mm² in Santa María del Río, while Barranca de Tolimán had 33.97 μm and Paradero Villele 45.57 μm . Although there was an altitudinal difference of 1300 m, no effect for neither stomata character was detected ($P > 0.07$ and 0.90). The stomatal density and size were associated positively with latitude ($P < 0.0001$).

Index words: *Myrtillocactus geometrizans* bilberry cactus, stomata size, stomatal density, latitudinal variation.

INTRODUCCIÓN

El estudio de los estomas en la familia Cactaceae se ha centrado en dos enfoques: el descriptivo con la finalidad de encontrar diferencias en el tipo, tamaño y posición de los estomas que apoyen la circunscripción taxonómica de géneros y tribus (Conde, 1975; Gibson y Horak, 1978; Gasson, 1981; Eggli, 1984; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003); y el funcional con la finalidad de explicar las adaptaciones fisiológicas y ecológicas de las especies de esta familia a los diferentes ambientes donde habitan (Conde, 1975; Pimienta-Barrios *et al.*, 1993; Sudzuki, 1995; Edwards y Díaz, 2006). A la fecha, no se han encontrado reportes sobre la posible variación de los estomas de las especies en la familia Cactaceae con relación a su posición en las ramas o en los tallos, ni con la distribución geográfica de sus individuos. Varios autores señalan que hay una correlación inversa entre el tamaño y densidad de los estomas con el desarrollo de la hoja y la distribución de genotipos (Kundu y Tigerstedt, 1999; Martins y Zieri, 2003; Pearce *et al.*, 2005).

Para indagar si la posición del segmento muestreado de la rama y la distribución geográfica modifica el tipo, densidad y tamaño de los estomas, se seleccionó a la especie *Myrtillocactus geometrizans* que es una de las pocas especies de cactáceas columnares endémicas de México con amplia distribución en la República Mexicana. Estas características hacen a esta especie un sistema apropiado para apoyar o refutar las hipótesis sobre la variación en densidad

y tamaño de los estomas en un gradiente latitudinal y altitudinal (Velázquez-Rosas *et al.*, 2002; Pearce *et al.*, 2005).

Myrtillocactus geometrizans se reconoce por tener plantas arborescentes de 2 a 4 m de altura, con un tronco corto, bien definido; ramas verde azuladas cuando jóvenes, de 5 a 6 costillas con 2 a 3 cm de alto y margen redondeado, aréolas orbiculares a obovadas con 4 a 5 espinas radiales y, a veces, con una espina central aplanada lateralmente, rígida, porreta y gris; flores de 3 cm de largo y 3.5 cm de ancho, de color verde amarillento; frutos pequeños, de 1 a 2 cm de largo y menos de 2 cm de ancho, comúnmente globosos, de color purpúreo, desnudos; semillas pequeñas, de 1 a 1.2 mm de longitud, de color negro opaco y rugosas, la testa con células convexas y con pocas estrías gruesas (Bravo-Hollis, 1978; Arias-Montes *et al.*, 1997). Los frutos tienen una pulpa de sabor agri dulce y son utilizados para preparar refrescos, mermeladas o para consumirse en fresco y en forma de pasas (Bravo-Hollis, 1978; Coronada, 1990). *Myrtillocactus geometrizans* es una especie con potencial para ser incorporada al comercio nacional e internacional como otro frutal nacional.

Sin embargo, para generar recomendaciones de su manejo sostenible, primero se requiere conocer los aspectos básicos de su biología. Por ello, éste es el primero de una serie de trabajos donde se pretende dar a conocer los aspectos de la variación morfológica de las poblaciones de *M. geometrizans*. Aquí se evalúa la variación del tamaño y densidad de estomas en 20 poblaciones que representan el área de distribución de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

La recolecta de muestras de *Myrtillocactus geometrizans* se realizó en los Estados de San Luis Potosí, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Puebla y Oaxaca en 20 poblaciones (Cuadro 1), donde también se tomaron muestras de suelo a una profundidad de 0 a 20 cm con una pala y pico de geología, aproximadamente a 1 m de distancia de los individuos seleccionados. Se seleccionaron dos o tres individuos por población, y en cada uno de los 49 individuos estudiados se registró: altura total, altura de fuste, diámetro del fuste y cobertura. En los mismos individuos se escogió además, una rama libre de daños físicos y biológicos, y con ayuda de una brújula se orientó su cara norte y se marcó con plumón indeleble, se cortó con serrote, se envolvió para su transporte y se llevó al Campus Montecillo del Colegio de Postgraduados.

Se determinó la textura del suelo por el método de hidrómetro de Bouyoucos (%) y el porcentaje de materia orgánica (% Walkley-Black), por medio de los métodos analíticos rutinarios del Laboratorio de Fertilidad de Suelos del Colegio de Postgraduados (Etchevers, 1988). Con base en los datos de georeferenciación de cada localidad y las estaciones meteorológicas más cercanas, se generaron los valores de temperatura promedio anual y precipitación anual con el programa Bioclim versión 2.0 (Busby, 1986).

Cuadro 1. Ubicación geográfica de las poblaciones de *Myrtillocactus geometrizans* muestreadas. Las poblaciones se ordenaron latitudinalmente de sur a norte. Los ejemplares de herbario están depositados en CHAPA†; las iniciales corresponden a los colectores Marianel Hernández (MH) y Teresa Terrazas (TT).

Localidad	Número de colecta †	Latitud (N)	Longitud (O)	Altitud (m)	Temperatura (°C) ††	Precipitación anual (mm) ††	Materia orgánica (%)	Arcilla (%)	Arena (%)	Limo (%)
San Pedro Jocotipac, Oax	MH 49, 50	17°48'97"	97°00'37"	770	25.0	479	0.6	28	55	18
Coxcatlán, Pue	MH 47, 48	18°12'00"	97°09'00"	920	24.0	480	1.2	28	48	24
San Gabriel Chilac, Pue	TT 454, 455	18°17'27"	97°20'40"	1175	22.5	320	1.7	27	49	23
Ixmiquilpan-Tasquillo, Hgo	MH 01, 02, 03	20°30'29"	99°18'44"	1860	17.9	418	4.1	33	44	23
Tequisquiapan-Querétaro, Qro	MH 04, 05, 06	20°30'31"	99°54'31"	1890	17.6	527	1.0	25	55	20
Puente Tasquillo, Hgo	MH, 07, 08, 09	20°34'55"	99°20'23"	1750	18.7	401	3.5	35	53	12
Tinaja, Hgo	MH 10, 11, 12	20°40'16"	99°23'31"	1700	19.5	419	5.7	27	45	28
Colón, Qro	MH 16, 17, 18	20°46'10"	100°02'49"	1700	19.2	445	7.3	25	57	18
Barranca de Tolimán, Qro	MH 13, 14, 15	20°47'27"	99°53'56"	1900	18.7	463	7.3	45	43	12
Carvajal, Gto	MH 19, 20, 21	21°04'15"	100°15'36"	2120	16.5	541	2.9	27	51	22
Victoria, Gto	MH 22, 23, 24	21°14'36"	100°17'24"	1860	17.0	496	4.8	45	34	21
El Saúz, Gto	MH 25	21°18'12"	100°17'24"	2070	16.4	544	0.8	16	49	35
ParaderoVillale, SLP	MH 45, 46	21°40'25"	100°42'17"	1790	17.9	401	2.5	38	49	17
Santa María del Río, SLP	MH 43, 44; TT 600, 601	21°51'60"	100°45'26"	1802	17.7	400	2.8	38	37	25
Matehuala, SLP	MH 41, 42	22°00'30"	100°50'18"	1850	17.6	381	2.5	30	27	43
Palma de la Paz, SLP	MH 39, 40	22°25'34"	100°40'20"	1640	18.3	478	1.7	26	39	33
Villa Juárez, SLP	MH 37, 38	22°37'44"	100°31'36"	1400	19.3	491	1.2	26	47	27
La Negrita, SLP	MH 32, 33, 34	22°49'00"	100°29'15"	1390	19.8	420	5.5	32	31	31
San Juan sin Agua, SLP	MH 29, 30, 31	22°56'40"	100°27'59"	1380	20.0	384	5.5	28	25	43
Milagro de Guadalupe, SLP	TT 610, 613	23°10'33"	100°24'48"	1150	20.4	355	2.0	28	47	25

†† Datos generados en la Unidad de Biotecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores de Iztacala, UNAM, con el programa Bioclim.

Las ramas recolectadas en el campo se mantuvieron vivas en macetas, en invernadero; se les removieron muestras de la epidermis de las posiciones apical y media de cada rama. Las muestras cilíndricas removidas con un sacabocado de 1.8 cm de diámetro, se colocaron en frascos con 5 mL de acetona con la finalidad de eliminar la capa de cera epicuticular que cubre la epidermis (Eggli, 1984) e impide ver claramente los estomas al microscopio. El método para obtener las impresiones consistió en colocar una capa delgada y homogénea de barniz de uñas transparente en cada epidermis, la cual se dejó secar durante 15 min; posteriormente se desprendió la película con pinzas y agujas de disección y, finalmente, se colocó entre un portaobjeto y cubreobjeto (Alfaro y Kohashi, 1976).

Los caracteres evaluados fueron densidad (número de estomas/mm²) y tamaño del estoma (longitud de las células oclusivas, µm). Para cada carácter se hicieron 30 mediciones o cuantificaron también 30 campos de 1 mm² en los segmentos de las posiciones apical y media de cada rama muestreada, con un analizador de imágenes (Media Cybernetics, 1997) conectado a un microscopio Olympus BX50. Para ambas variables se obtuvieron los parámetros de la estadística descriptiva (media, error estándar, valores mínimos y máximos), por posición muestreada y por población. Los valores se transformaron con logaritmo base 10 y raíz cuadrada para efectuar los análisis estadísticos con el paquete SAS (SAS Institute, 1989).

Se hicieron dos análisis de varianza con el modelo general lineal; el primero con la finalidad de detectar posibles diferencias significativas entre posiciones de los segmentos de las ramas muestreadas, y el segundo para conocer si existían diferencias significativas entre localidades, este último seguido del análisis de comparación de medias de Tukey. También se hizo un análisis de correlación de Spearman entre las variables evaluadas para la posición media de cada rama y latitud, altitud, temperatura promedio anual, precipitación anual, porcentaje de materia orgánica del suelo y textura del suelo.

RESULTADOS

En *M. geometrizans* se observaron estomas paralelocíticos que se caracterizan por presentar un complejo de tres o más células subsidiarias paralelas al eje longitudinal de las células oclusivas; es decir, las células subsidiarias presentan un incremento gradual en tamaño del centro hacia el extremo para cubrir parcialmente los extremos de las células oclusivas (Figura 1). En todos los individuos se observó que los estomas se encuentran al mismo nivel que las células epidérmicas y se distribuyen al azar en la superficie de las ramas y tallos jóvenes. Las células epidérmicas presentaron las paredes anticlinales onduladas en la posición apical de las ramas (Figura 1a) y rectas en la posición media de las ramas.

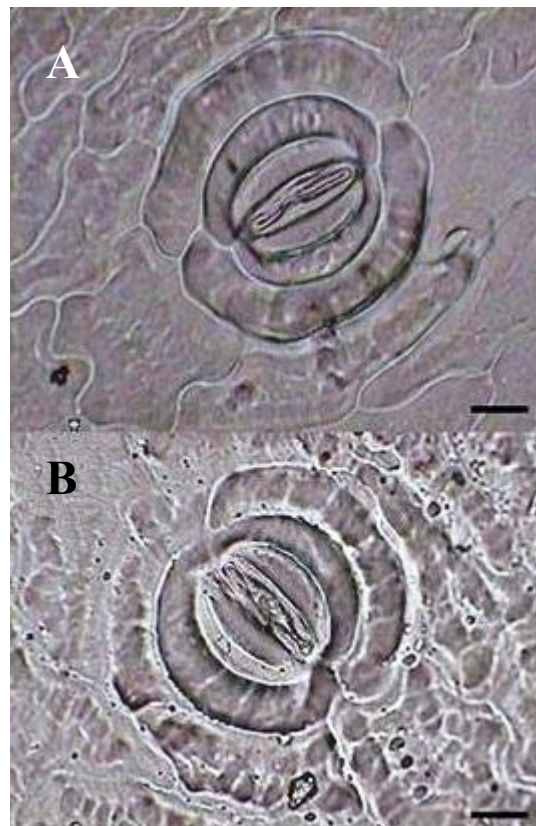


Figura 1. Estoma paralelocítico de *Myrtillocactus geometrizans*, obtenido de San Juan sin Agua, San Luis Potosí. A) Región apical, B) Región media. Escala 20 µm.

La densidad de los estomas en las ramas presentó una variación de 14 a 43, con un número superior al promedio en la posición apical respecto a la posición media de la rama (Cuadro 2). El análisis de varianza mostró que existen diferencias significativas para la densidad de estomas entre las posiciones de la rama ($F = 16.7$, g.l. = 1, $P < 0.0001$, $n = 97$), pero no para el tamaño de los estomas ($F = 0.7$, g.l. = 1, $P > 0.41$, $n = 97$). El tamaño del estoma en su eje más largo presentó una media superior a 37.85 µm en ambas posiciones (Cuadro 2).

Cuadro 2. Medias y errores estándar para densidad y tamaño de estomas en ramas de *M. geometrizans*.

Región de la rama	Densidad (mm ²)	Largo (µm)
Apical	26±0.1 a	37.85±0.1 a
Media	23±0.1 b	38.44±0.1 a

En cada columna las medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).

En el Cuadro 3 se sintetizan los valores de densidad y el tamaño de estomas en la posición media de la rama, para las 20 poblaciones de *M. geometrizans* muestreadas. La densidad promedio fue de 18 estomas/mm² en San Pedro Jocotipac y hasta 30 estomas/mm² en Santa María del Río, aunque predominan valores entre 24 y 26 estomas/mm². El análisis

de comparación de medias sólo detectó diferencias entre algunas de ellas; por ejemplo, Santa María del Río es diferente del resto de las poblaciones. El análisis de correlación mostró que la densidad de estomas se asocia significativamente con: latitud ($r = 0.24$, $P < 0.02$), porcentaje de material orgánica ($r = 0.30$, $P < 0.04$), porcentaje de arcilla ($r = 0.31$, $P < 0.03$); pero no correlacionó con: altitud ($r = 0.23$, $P > 0.11$), temperatura promedio anual ($r = -0.21$, $P > 0.15$), precipitación anual ($r = -0.22$, $p > 0.13$), porcentaje de limo ($r = 0.24$, $P > 0.10$) y porcentaje de arena ($r = 0.02$, $P > 0.90$).

En el tamaño del estoma, el análisis de comparación de medias reveló que existen diferencias entre algunas poblaciones (Cuadro 3). La población de Barranca de Tolimán presentó los estomas más pequeños ($33.97 \mu\text{m}$) y seis poblaciones se caracterizaron por presentar valores superiores a $40 \mu\text{m}$, (Cuadro 3). No se encontró una correlación significativa entre la densidad de estomas y su tamaño ($r = -0.11$, $P > 0.27$), con altitud ($r = -0.15$, $P > 0.30$), temperatura promedio anual ($r = -0.13$, $P > 0.37$), precipitación anual ($r = -0.21$, $p > 0.15$) y limo ($r = -0.07$, $P > 0.64$), pero sí con latitud ($r = 0.51$, $P < 0.0002$), porcentaje de materia orgánica ($r = -0.36$, $P < 0.01$), y con porcentaje de arcilla ($r = 0.42$, $P < 0.002$) y de arena ($r = 0.32$, $P < 0.02$).

Cuadro 3. Medias y errores estándar de densidad y tamaño de estomas en las poblaciones de *M. geometrizans*. Las poblaciones se ordenaron latitudinalmente de sur a norte.

Población	Densidad (mm^{-2})	Largo (μm)
San Pedro Jocotipac, Oax	17.73 \pm 0.6 a	36.79 \pm 0.2 d
Coxcatlán, Pue	20.20 \pm 0.4 a	38.48 \pm 0.2 d
San Gabriel Chilac, Pue	19.13 \pm 0.3 b	35.41 \pm 0.2 de
Ixmiquilpan, Hgo	22.64 \pm 0.3 ab	37.14 \pm 0.2 d
Tequisquiapan, Qro	24.11 \pm 0.3 b	36.41 \pm 0.4 d
Puente Tasquillo, Hgo	21.18 \pm 0.3 a	36.76 \pm 0.2 d
Tinaja, Hgo	24.87 \pm 0.2 b	36.07 \pm 0.2 d
Colón, Qro	25.24 \pm 0.3 b	36.95 \pm 0.2 d
Barranca de Tolimán, Qro	26.27 \pm 0.3 b	33.97 \pm 0.2 e
Carvajal, Gto	22.44 \pm 0.3 ab	36.89 \pm 0.2 d
Victoria, Gto	23.73 \pm 0.2 ab	37.90 \pm 0.3 d
El Saúz, Gto	20.60 \pm 0.6 a	38.37 \pm 0.3 d
Paradero Villele, SLP	23.70 \pm 0.3 ab	45.57 \pm 0.3 a
Santa María del Río, SLP	29.63 \pm 0.3 c	43.49 \pm 0.3 a
Matehuala, SLP	23.60 \pm 0.3 ab	45.07 \pm 0.3 a
Palma de la Paz, SLP	26.47 \pm 0.3 b	43.29 \pm 0.2 a
Villa Juárez, SLP	25.60 \pm 0.4 b	40.73 \pm 0.3 a
La Negrita, SLP	27.76 \pm 0.8 b	37.26 \pm 0.3 d
San Juan sin Agua, SLP	23.64 \pm 0.3 ab	38.63 \pm 0.4 d
Milagro de Guadalupe, SLP	25.91 \pm 0.3 b	40.10 \pm 0.2 c

Medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).

DISCUSIÓN

Los individuos de todas las poblaciones estudiadas de *M. geometrizans* tuvieron estomas paralelocíticos, similar el tipo descrito en otras especies de cactáceas columnares (Eggli, 1984; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003). Se considera entonces que es un carácter estable, porque no se modifica con la distribución de la especie. Las observaciones mostraron que únicamente las paredes anticlinales de las células epidérmicas son onduladas en la posición apical de las ramas, porque a medida que las células alcanzan la madurez éstas tienen las paredes anticlinales rectas, como se observó en la posición media de la rama. Un comportamiento similar en la ontogenia de las células epidérmicas se ha reportado para algunas especies del género *Eriosyce* (Nyffeler y Eggli, 1997).

A pesar de que se detectaron diferencias significativas para la densidad de estomas entre las posiciones apical y media de la rama, no se encontraron diferencias para el tamaño del estoma, ni tampoco correlación significativa entre ambas variables. Este comportamiento difiere de lo reportado para hojas (Meidner y Mansfield, 1968; Weyers y Meidner, 1990; Edwards y Díaz, 2006), donde hay una relación inversa y significativa entre la densidad y el tamaño de los estomas. Durante el desarrollo de la hoja esta relación es más evidente; es decir, la región del ápice de la hoja tendrá un menor tamaño de estoma con una mayor densidad, mientras que en la parte media o basal de la hoja el tamaño de estoma será mayor con una menor densidad. Para *M. geometrizans* se encontraron únicamente diferencias para la densidad pero no para el tamaño de estoma, lo que probablemente está relacionado con la morfología de la rama y la maduración del resto de las células epidérmicas. Esto es, las células epidérmicas alcanzan su tamaño máximo con paredes rectas y, además, reinician su división mitótica (Loza-Cornejo y Terrazas, 2003). En otras especies, como los eucaliptos, tampoco se encontró relación inversa entre el cociente densidad/tamaño de estomas y la disposición de las hojas en el tallo (Carr, 2000).

La densidad de los estomas en hojas de especies que habitan zonas áridas con metabolismo fotosintético C3 y C4 es considerada alta (100-300 estomas/ mm^2 ; Nobel, 1994). Si se comparan los valores mencionados para estas hojas con los reportados para tallos de Cactoidae (18-60 estomas/ mm^2 ; Terrazas y Mauseth, 2002), la densidad es baja. Según Pimienta-Barrios *et al.* (1993), las especies del género *Opuntia* tienen una densidad entre 9 y 38 estomas/ mm^2 y Nobel (1994) y Sajeva y Mauseth (1991) reportaron para especies de Pereskioideae una densidad < 20 / mm^2 en el tallo y superior a 51 estomas/ mm^2 en sus hojas. Los valores aquí reportados para *M. geometrizans* (18-30 estomas/ mm^2) permiten clasificar su densidad como media. Con relación al tamaño de los estomas, los individuos de *M. geometrizans* presentaron valores promedio entre 33.97 y 45.57 μm ,

dimensión inferior a lo reportado para especies del género *Opuntia* (Pimienta *et al.*, 1993).

Tanto la densidad como el tamaño de los estomas se pueden ver afectados por las condiciones ambientales de donde se distribuyen las especies. Por ejemplo, la densidad es usualmente más alta en plantas que crecen expuestas a la luz directa del sol que en plantas que crecen en la sombra (Yáñez-Espinosa *et al.*, 2003). Así mismo, las plantas que se desarrollan en suelos secos y con baja humedad generalmente tienen densidades de estomas más altas que las plantas que crecen en suelos húmedos con alta humedad ambiental (Kundu y Tigerstedt, 1999; Pearce *et al.*, 2005). En *M. geometrizans*, la temperatura promedio anual y la precipitación anual registrada en cada población no contribuyeron a explicar la variación encontrada en la densidad y el tamaño de los estomas. De acuerdo con Pimienta-Barrios *et al.* (1993), algunas especies que habitan las zonas áridas o semiáridas pueden presentar estrategias para generar un balance positivo en la economía hídrica, como son densidad baja de estomas asociada con un metabolismo fotosintético ácido de las crasuláceas, rasgos presentes en *M. geometrizans*. Además, se observó que en las poblaciones de *M. geometrizans* de Santa María del Río, Matehuala, Villa Juárez, San Juan sin Agua y Milagro de Guadalupe, hay aborto de estomas. Esta observación deberá confirmarse con estudios más detallados sobre las modificaciones ontogenéticas que se presentan como una estrategia para reducir la transpiración cuando el factor limitante es el agua. Aborto de estomas en hojas de *Phaseolus vulgaris* desarrolladas durante estrés hídrico fue reportado por Navea *et al.* (2002).

No se detectó variación altitudinal para el tamaño y la densidad de los estomas de *M. geometrizans*, a pesar de existir una diferencia mayor a 1300 msnm entre San Pedro Jocotipac y Carvajal, como se ha reportado para otras especies de dicotiledóneas donde a mayor altitud la densidad de estomas es más alta (Eggli, 1984; Beerling y Kelly, 1996). En otros estudios tampoco se encontraron diferencias significativas para estos atributos de los estomas en relación al gradiente altitudinal (Velásquez-Rosas *et al.*, 2002). La densidad y el tamaño de los estomas sí varió positivamente con el gradiente latitudinal; así el tamaño del estoma fue $> 38 \mu\text{m}$ en las poblaciones distribuidas hacia el norte del país, con latitudes mayores a $21^\circ 18' \text{ LN}$, excepto por la población La Negrita ($37.26 \pm 0.27 \mu\text{m}$); en cambio, el tamaño del estoma fue $< 38 \mu\text{m}$ en las poblaciones sureñas con latitudes menores a $21^\circ 14' \text{ LN}$, excepto en Coxcatlán ($38.48 \pm 0.21 \mu\text{m}$).

Un comportamiento similar se observó para la densidad de estomas, donde las densidades más bajas ocurrieron en las poblaciones sureñas, aunque el comportamiento fue más heterogéneo si se considera que Colón y Barranca de Tolimán también presentaron densidad de estomas mayor a 25, y las densidades mayores en las poblaciones norteñas como

Santa María del Río ($30/\text{mm}^2$) y La Negrita ($28/\text{mm}^2$). La proporción de limo (18-24 %) fue menor en las poblaciones sureñas al igual que el contenido de materia orgánica (0.6-1.7 %), en comparación con los valores de las poblaciones norteñas (limo = 27-43 %, materia orgánica = 1.2-5.5 %). Estos dos parámetros del suelo sí se relacionaron con el tamaño de los estomas en este gradiente latitudinal, posiblemente porque tienen que ver con la retención de humedad en el suelo.

CONCLUSIONES

Los estomas del tipo paralelocítico son un carácter estable que no se modificó con la distribución geográfica de *M. geometrizans*. El tamaño y la densidad de los estomas se ven afectados diferencialmente por la latitud, la textura y el porcentaje de materia orgánica en el suelo; no así por la altitud, la temperatura promedio anual y la precipitación anual. Estos resultados deberán considerarse en programas de restauración ecológica o en el establecimiento de plantaciones comerciales de *M. geometrizans*.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo financiero al proyecto 33064-N, así como la beca para realizar estudios de posgrado a la primera autora. Nuestra gratitud a Gabriel Arroyo Cosultchi por su compañía e imprescindible ayuda en el trabajo de recolecta, a Oswaldo Téllez Valdés por haber calculado los valores de temperatura promedio anual y precipitación anual con el programa Bioclim.

BIBLIOGRAFÍA

- Alfaro M C, J Kohashi S (1976) Distribución de estomas en la primera hoja de plántulas. *Agrociencia* 24:3-23.
- Arias-Montes S, S Gama-López, L U Guzmán C (1997) Cactaceae A. L. Juss. In: Flora del Valle de Tehuacán. P Dávila, J L Villaseñor, R Medina, O Téllez (eds). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp:1-146.
- Beerling D J, C K Kelly (1996) Evolutionary comparative analyses of the relationship between leaf structure and function. *New Phytol.* 134:35-51.
- Bravo-Hollis H (1978) Las Cactáceas de México. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 743 p.
- Busby J R (1986) Bioclimatic Prediction System (BIOCLIM) User's Manual Version 2.0 Australian Biological Resources Study Leaflet.
- Carr D J (2000) On the supposed changes in stomatal frequency and size with height of leaf insertion. *Ann. Bot.* 86:911-912.
- Conde L F (1975) Anatomical comparisons of five species of *Opuntia* (Cactaceae). *Ann. Miss. Bot. Garden* 62:425-473.
- Coronada H M (1990) Conservación y Consumo de Recursos Silvestres: Garambullo (*Myrtillocactus geometrizans*). Universidad Autónoma Metropolitana. México, D. F. 25 p.
- Edwards E J, M Díaz (2006) Ecological physiology of *Pereskia guamacho*, a cactus with leaves. *Plant Cell Environ.* 29:247-256.
- Eggli U (1984) Stomatal types of Cactaceae. *Plant Syst. Evol.* 146:197-214.
- Etchevers D J (1988) Diagnóstico de la Fertilidad del Suelo. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Estado de México. 48 p.

- Gasson P (1981)** Epidermal anatomy of some North American globular cacti. *Cactus Succ. J. Gt. Brit.* 43:101-110.
- Gibson A C, K E Horak (1978)** Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. *Ann. Miss. Bot. Garden* 65:99-1057.
- Kundu S K, P M Tigerstedt (1999)** Variation in net photosynthesis, stomatal characteristics, leaf area and whole-plant phytomass production among ten provenances of neem (*Azadirachta indica*). *Tree Physiol.* 19:47-52.
- Loza-Cornejo S, T Terrazas (2003)** Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). *J. Plant Res.* 116:27-35.
- Martins M B G, R Zieri (2003)** Leaf anatomy of rubber-tree clones. *Sci. Agric. (Piracicaba, Brazil)* 60:709-713.
- Media Cybernetics (1997)** Image-Pro Plus Reference Guide for Windows. Silver Spring, Maryland. 487 p.
- Meidner H, T A Mansfield (1968)** Physiology of Stomata. Mc Graw-Hill. London. 215 p.
- Navea C, T Terrazas, A Delgado-Salinas, P Ramírez-Vallejo (2002)** Foliar response of wild and cultivated *Phaseolus vulgaris* L. to water stress. *Gen. Res. Crop Evol.* 49:125-132.
- Nobel P S (1994)** Remarkable Agaves and Cacti. Oxford University Press, New York. 166 p.
- Nyffeler R, U Eggli (1997)** Comparative stem anatomy and systematics of *Eriosyce sensu lato* (Cactaceae). *Ann. Bot.* 80:767-786.
- Pearce DW, S Millard, D F Bray, S B Rood (2005)** Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiol.* 26:211-218.
- Pimienta-Barrios E, M Loera, L López-Amezcu (1993)** Estudio anatómico comparativo en colectas del subgénero *Opuntia*. *Agrociencia* 4:7-19.
- Sajeva M, J D Mauseth (1991)** Leaf-like structure in the photosynthetic, succulent stems of cacti. *Ann. Bot.* 68:405-411.
- SAS Institute (1989)** SAS use's guide: statistics. Cary, North Carolina. 1028 p.
- Sudzuki H F (1995)** Anatomy and morphology. *In: Agro-ecology cultivation and uses of cactus pear.* B Giuseppe, P Inglese, E Pimienta-Barrios (eds). FAO, Roma. pp:28-35.
- Terrazas T, J D Mauseth (2002)** Shoot anatomy and morphology. *In: Cacti: Biology and Uses.* P S Nobel (ed). University of California Press. Berkeley. pp:23-40.
- Velázquez-Rosas N, J Meave, S Vázquez-Santana (2002)** Elevational variation of leaf traits in montane rain forest tree species at La Chinantla, southern México. *Biotropica* 34:534-546.
- Weyers J D, H Meidner (1990)** Methods in Stomatal Research. Longman Scientific and Technical. New York. 233 p.
- Yáñez-Espinosa L, T Terrazas, L López-Mata, J I Valdez-Hernández (2003)** Leaf traits variation in three species through canopy strata in a semi-evergreen Neotropical forest. *Can. J. Bot.* 81:398-404