


# UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

## T E S I S

Características fotosintéticas de *Epiphyllum  
oxypetalum* (DC.) Haw. (Cactaceae) en un  
ciclo anual

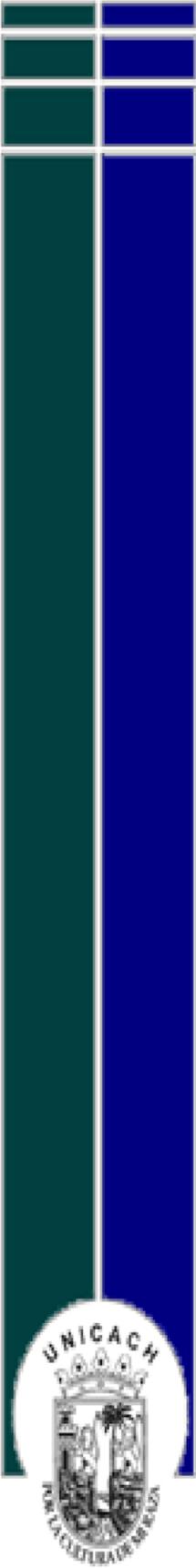
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADA EN BIOLOGÍA

PRESENTA

**Imelda Iveth Méndez Fernández**





**UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y**

**ARTES DE CHIAPAS**

**INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**T E S I S**

Características fotosintéticas de *Epiphyllum oxypetalum* (DC.) Haw. (Cactaceae) en un ciclo anual

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

**LICENCIADO EN BIOLOGÍA**

**PRESENTA**

**Imelda Iveth Méndez Fernández**

Directora

Dra. Marisol Castro Moreno

Laboratorio de Química y Fisiología Vegetal.

Asesores

Dra. Alma Rosa González Esquinca

Laboratorio de Química y Fisiología Vegetal.

Dr. Iván de la Cruz Chacón

Laboratorio de Química y Fisiología Vegetal.



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Septiembre de 2021



**Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas**  
**Dirección de Servicios Escolares**  
**Departamento de Certificación Escolar**  
Autorización de impresión



Lugar: Tuxtla Gutiérrez, Chiapas  
Fecha: 28 de septiembre de 2021

C. Imelda Iveth Méndez Fernández

Pasante del Programa Educativo de: Licenciado en Biología

Realizado el análisis y revisión correspondiente a su trabajo recepcional denominado:

Características fotosintéticas de *Epiphyllum oxypetalum*

(DC.) Haw. (Cactaceae) en un ciclo anual

En la modalidad de Tesis Profesional

Nos permitimos hacer de su conocimiento que esta Comisión Revisora considera que dicho documento reúne los requisitos y méritos necesarios para que proceda a la impresión correspondiente, y de esta manera se encuentre en condiciones de proceder con el trámite que le permita sustentar su Examen Profesional.

ATENTAMENTE

**Revisores**

Dra. Christian Anabí Riley Saldaña

Biól. Manuel Martínez Meléndez

Dra. Marisol Castro Moreno

**Firmas:**


Ccp. Expediente.

## **Agradecimientos**

A la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, y al Instituto de Ciencias Biológicas por mi formación académica.

A la Dra. Marisol Castro Moreno por el apoyo y dirección a lo largo de esta investigación, por compartirme su conocimiento, por su paciencia y sus palabras de aliento en los momentos precisos.

A mis asesores la Dra. Alma Rosa González Esquinca y el Dr. Iván de la Cruz Chacón por brindarme su apoyo y conocimiento para llevar a cabo la investigación.

A mis revisores la Dra. Christian Anabí Riley Saldaña y al Biól. Manuel Martínez Meléndez por las contribuciones realizadas para la mejora del documento.

A las laboratoristas Rosama, Patricia y Alejandra por proporcionarme el espacio y materiales para llevar a cabo parte del proceso experimental.

A las personas que me han acompañado en todo momento, que me han servido de ejemplo de vida y han compartido su amor incondicional, por todas las vivencias juntos, por alentarme a continuar mi camino y no dejarme vencer: mis hermanos Mauricio y Nash pero sobre todo a mi compañera de vida: mi madre, Martita.

Dedico este trabajo a...

A mi madre

*Martha Elena*

*“...Ella plantó la semilla en la que se basa mi vida; la creencia de que la habilidad para conseguir lo que quieres comienza en tu mente”. –Michael Jordan*

# Índice general

	Resumen	
I.	Introducción.....	1
II.	Marco Teórico.....	3
	2.1 Hábitat de <i>Epiphyllum oxypetalum</i> .....	3
	2.1.1 Bosque Tropical Subcaducifolio.....	3
	2.1.2 Bosque Tropical Caducifolio.....	4
	2.2 Los microambientes y su influencia en los procesos ecofisiológicos.....	6
	2.3 Adaptaciones ecofisiológicas de las cactáceas epífitas.....	8
	2.4 Particularidades fotosintéticas en cactáceas.....	10
	2.5 Descripción de <i>Epiphyllum oxypetalum</i> (DC.) Haw.....	18
	2.5.1 Taxonomía.....	18
	2.5.2 Descripción botánica.....	18
III.	Antecedentes.....	21
IV.	Objetivos.....	23
	4.1 Objetivo general.....	23
	4.2 Objetivos particulares.....	23
V.	Hipótesis.....	23
VI.	Zona de estudio.....	24
	6.1 Ubicación geográfica.....	24
	6.2 Caracterización ambiental abiótica.....	25
	6.3 Caracterización ambiental biótica.....	25
VII.	Método.....	26
	7.1 Obtención de plantas y diseño del experimento.....	27
	7.2 Caracterización del microclima.....	28
	7.3 Respuestas fotosintéticas.....	28
	7.4 Análisis estadístico.....	30
VIII.	Resultados.....	31
	8.1 Evaluación de las condiciones microclimáticas.....	31
	8.2 Características fotosintéticas.....	33
	8.2.1 Cuantificación de clorofilas.....	33
	8.2.2 Fluorescencia de clorofilas.....	34
	8.2.3 Contenido de ácidos orgánicos.....	36
	8.3 Relación de las respuestas fotosintéticas de <i>E. oxypetalum</i> y los cambios mensuales o estacionales de las condiciones microclimáticas.....	36
IX.	Discusión.....	40
X.	Conclusiones.....	44
XI.	Referencias documentales.....	45
XII.	Anexos.....	53

## Índice de Cuadros

Cuadro 1. Diversidad metabólica dentro de las especies CAM.....	13
Cuadro 2. Parámetros derivados de la medición de la fluorescencia de clorofilas. Datos tomados de Tambussi, E. A., & Graciano, C. (2010).....	17

## Índice de Figuras

Figura 1. Bosque tropical subcaducifolio.....	3
Figura 2. Bosque tropical caducifolio.....	5
Figura 3. Mapa del Bosque tropical caducifolio en el Pacífico mexicano e islas de Colima.....	6
Figura 4. Bromelias epifitas y <i>Epiphyllum oxypetalum</i> .....	9
Figura 5. Árbol filogenético de las plantas con metabolismo CAM.....	11
Figura 6. Esquema general del metabolismo CAM.....	12
Figura 7. <i>Epiphyllum oxypetalum</i> a) filocladios, b) flores en diferentes estados de madurez, c) flor en antesis.....	19
Figura 8. Zona de estudio.....	24
Figura 9. Diseño general del método.....	26
Figura 10. Imagen satelital de la zona de estudio y montaje de los ejemplares....	27
Figura 11. Climograma.....	31
Figura 12. Cambios visuales de la vegetación en el BTC al iniciar y finalizar el estudio. a) Cobertura vegetal en agosto (temporada de lluvia), b) cobertura vegetal en enero (temporada de estiaje).....	32
Figura 13. Cambios visuales de <i>E. oxypetalum</i> a) agosto, b) septiembre, c) octubre, d) noviembre, e) diciembre, f) enero.....	33
Figura 14. Concentración de las clorofilas.....	34
Figura 15. Fluorescencia de las clorofilas.....	35
Figura 16. Ganancia de ácidos orgánicos.....	36
Figura 17. Escalamiento multidimensional no métrico de las respuestas fotosintéticas.....	37
Figura 18. Correlación canónica mensual de las respuestas fotosintéticas y las variables climatológicas.....	38
Figura 19. Correlación entre los factores ambientales y las respuestas fotosintéticas.....	39

## Resumen

Las plantas epífitas han desarrollado diversas adaptaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas que les permiten resistir las adversidades de la vida sobre los árboles, algunas especies presentan fotosíntesis tipo CAM que permite optimizar el uso del agua, ya que la transpiración se reduce porque sus estomas abren casi exclusivamente durante la noche para capturar CO<sub>2</sub>, haciéndolas resistentes a la sequía o a la baja disposición de agua. Con el fin de conocer aspectos fisiológicos y sus cambios, se caracterizaron las respuestas fotosintéticas de *Epiphyllum oxypetalum* (DC.) Haw durante la temporada lluviosa y seca en condiciones naturales. Para ello se seleccionó un parche de Bosque Tropical Caducifolio de Berriozábal, Chiapas cuyas variables ambientales fueron monitoreadas durante el año de estudio. Se colocaron 90 ejemplares de *E. oxypetalum* en árboles y después de un periodo de adaptación se midieron el contenido de clorofilas, la ganancia mensual de carbono y la eficiencia fotosintética del fotosistema II mediante el método de pulso de luz saturante.

La caracterización ambiental, permitió distinguir tres meses de temporada de lluvia (agosto, septiembre y octubre), un mes de transición (noviembre) y dos meses de sequía (diciembre y enero), los cambios visuales en la cobertura vegetal fueron notorios de agosto a enero, presentándose en los últimos dos meses una caducidad de hojas de los árboles importante. En *E. oxypetalum* se observó la pérdida de turgencia, la rigidez y el cambio de color en sus filocladios. Los parámetros fotosintéticos variaron también en función de los cambios en las condiciones ambientales, las bajas temperaturas se relacionaron con la disminución del contenido de clorofilas, mientras que la ganancia de ácidos orgánicos no presentó diferencias significativas, pero en agosto y diciembre se registró un gasto de ácidos orgánicos de 0.015 y 0.010 meq/g, respectivamente. Los valores obtenidos de la eficiencia del fotosistema (Fv/Fm) revelaron que las plantas se mantuvieron sanas durante los primeros meses, sin embargo, en enero (el mes con más radiación solar y más seco) se observó una pérdida de funcionalidad significativa con un valor promedio de  $0.69 \pm 0.1$ . Estos resultados indican que, aunque estas plantas están adaptadas a los ambientes caducifolios, si presentan preferencias por microambientes más sombreados que les permitan conservar la humedad y su eficiencia fotosintética.

**Palabras clave:** Clorofila en cactáceas, fisiología de epifitas, fluorescencia, microambiente de cactáceas.

# I. Introducción

Las plantas epífitas crecen sobre otras plantas adheridas principalmente, a los troncos y ramas de árboles y arbustos sin quitarles agua y nutrientes, son productos evolutivos de la lucha por sobrevivir y competir por los recursos de diversos ambientes (Damo, 2003; Granados, *et al.*, 2003; Ceja, *et al.*, 2008), han desarrollado adaptaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas que les permiten captar, absorber y almacenar el agua, tales como la succulencia o engrosamiento de hojas y tallos, pseudobulbos, presencia de cutícula gruesa y el depósito de capas de cera sobre la superficie epidérmica y muchas asimilan el CO<sub>2</sub> por medio del metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM por sus siglas en inglés)(Ceja, *et al.*, 2008; de la Rosa-Manzano, *et al.*, 2014).

La fotosíntesis CAM permite incrementar la eficiencia del uso del agua debido a que la transpiración se reduce porque los estomas abren casi exclusivamente durante la noche para capturar CO<sub>2</sub> que se incorpora a una molécula de fosfoenolpiruvato (PEP) y se asimila en forma de malato, esto permite que por las mañanas las hojas o cladodios tengan una acidez considerable (Andrade *et al.*, 2007; Azcón y Talón, 2008; Nobel, 2009). La mayoría de las plantas con este metabolismo son resistentes a la sequía o a la baja disponibilidad de agua, aunque las epífitas habitan en climas húmedos su hábito aéreo no les permiten aprovechar el agua del suelo (Andrade *et al.*, 2007).

Existen alrededor de 2 000 especies de cactáceas en el mundo, de las cuales 164 (18 géneros) son epífitas, los géneros más representativos son *Rhipsalis* con 65 especies, *Hylocereus* con 20 y *Epiphyllum* con 21, las cactáceas de hábito epífita que viven en las selvas tropicales húmedas y en los encinares, tienen tallos colgantes, en forma de cladodios como en *Epiphyllum*, alados como en *Acanthocereus* o cilindricos y muy delgados como en *Rhipsalis baccifera* (Bravo, 1978; Benzing, 1990, Britannica, 2020).

La mayoría de las cactáceas crece en medios áridos o desérticos, la adaptación a la vida epífita o trepadora en las selvas tropicales fue posterior y ha hecho que las cactáceas presenten hábitos y estructuras anatómicas de adaptación altamente especializadas que incluyen también modificaciones fisiológicas (Bravo, 1978).

*Epiphyllum oxypetalum* (DC.) Haw. o dama de noche, es una especie poco estudiada que se localiza desde México (se puede encontrar en las selvas altas, medianas subperennifolias y caducifolias de los Estados de Veracruz, Oaxaca y Chiapas), hasta Guatemala, Venezuela y Brasil (Bravo, 1978; Lim, 2014; Cerén, *et al.*, 2015), por ello este trabajo tiene como objetivo conocer aspectos ecofisiológicos de esta especie durante las temporadas de lluvia y sequía del Bosque Tropical Caducifolio de la Depresión Central de Chiapas.

## II. Marco Teórico

### 2.1 Hábitat de *Epiphyllum oxypetalum*

#### 2.1.1 Bosque tropical subcaducifolio

En este tipo de vegetación se agrupa una serie de comunidades vegetales con características intermedias en su fisionomía y en sus requerimientos climáticos del bosque tropical perennifolio y el bosque tropical caducifolio, en el bosque tropical subcaducifolio cuando menos la mitad de los árboles dejan caer sus hojas por cortos periodos o durante la temporada de sequía (Rzedowski, 1978).

La distribución geográfica del bosque tropical subcaducifolio en la República Mexicana no está bien descrita, pero puede decirse que ocupa más superficie en la vertiente del Pacífico, desde Sinaloa hasta Chiapas, que la del Atlántico. La estructura de estos bosques es compleja debido a su alta diversidad, contienen elementos de los bosques húmedos y de los caducifolios y presentan una compleja estratificación. Se estima que cubre el 4% de territorio a nivel Nacional, la distribución no se conoce con certeza debido a que ocurre como manchones discontinuos y forman mosaicos complejos con el bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998).

Prospera en altitudes entre cero y 1 300 metros, la temperatura media anual oscila entre los 20 y 28° C, la precipitación en promedio anual por lo común es de 1 000 a 1 600 mm, típicamente se presenta una larga temporada de sequía de cinco a siete meses de duración, siguiendo la clasificación de Koeppen (1948) los tipos de clima correspondientes varían de Aw a Am, coincidiendo el primero con las fases más secas y el segundo con las más húmedas (Rzedowski, 1978).

El bosque tropical subcaducifolio está ligado a las rocas calizas en la Península de Yucatán, Jalisco y en Colima, así como sobre rocas metamórficas en la Sierra Madre del Sur y en Chiapas, y también sobre granitos y rocas volcánicas en el occidente en el sur de México. Los suelos propios pueden ser someros o

profundos, la materia orgánica por lo general es abundante al menos cerca de la superficie, el drenaje es rápido (Rzedowski, 1978).



Figura 1. Bosque Tropical Subcaducifolio en temporada lluviosa, por Frías-Castro, 2018.

Los árboles que la componen llegan a presentar una altura de 15 a 40 metros, frecuentemente de 20 y 30 metros, la mitad o más de la mitad de los árboles pierden las hojas en cortos periodos que comprenden de uno a cuatro meses durante la época de seca y se relaciona con la temporada de floración de la mayoría de los árboles (Rzedowski, 1978; Miranda, 2015).

### **2.1.2 Bosque tropical caducifolio**

Se incluye bajo esta denominación un conjunto de bosques propios de regiones de clima cálido, le corresponde el lugar entre el bosque tropical subcaducifolio y el bosque espinoso, y está dominado por especies arborescentes que pierden sus hojas en la época de seca, que por lo general oscila alrededor de seis meses. Se calcula que ocupa el 8% de la superficie de la República Mexicana, por la vertiente del pacífico se encuentra bien representado desde el sur de Sonora y el suroeste de Chihuahua hasta Chiapas y se continúa a Centroamérica, en Chiapas ocupa gran parte de la Depresión Central y del declive del Pacífico del noroeste de la Sierra Madre (Rzedowski, 1978).

En México el bosque tropical caducifolio se desarrolla entre los cero y 1 900 metros, en Chiapas se puede encontrar entre los 750 y 1 250 metros, se distingue por asentarse sobre laderas de cerros con pendientes que van de moderadas a fuertes, con características geológicas y edáficas muy variables, muestra una franca preferencia por suelos someros pedregosos, pueden ser pobres o ricos en materia orgánica y de colores claros u oscuros, en general estos suelos son bien drenados y pueden ser de rocas ígnea, metamórfica y sedimentaria marina (Rzedowski, 1978; Trejo, 1999; Miranda, 2015).

La temperatura media anual es del orden de 20 a 29° C, siendo más alta en algunas depresiones interiores y no necesariamente al nivel del mar, el monto de precipitación media anual varía entre 600 y 1 200 mm., la humedad es desigual a lo largo del año, dividiéndose en dos estaciones bien marcadas: la lluviosa y la seca que generalmente ocurre de diciembre a mayo. De acuerdo con la clasificación de Koeppen (1948), el tipo de clima más común correspondiente es el Aw (cálido subhúmedo con lluvias en verano), aunque también hay algunos sitios con clima Bs (secos con asociaciones de cactáceas, matorrales espinosos o inermes) y Cw (templados subhúmedo con lluvias en verano) (Rzedowski, 1978; García, 2004).



Figura 2. Bosque Tropical Caducifolio en temporada de lluvia (izquierda) y temporada de estiaje (derecha).

Se caracteriza porque los árboles altos que la conforman son siempre de menos de 20 metros, siendo por lo común la altura media de esta clase de vegetación de ocho a 15 metros; entre el 25% y el 50% de los árboles y arbustos que la constituyen, permanecen desnudos de follaje durante un largo tiempo en la época de seca. Ordinalmente van perdiendo poco a poco sus hojas por los meses de octubre a diciembre y ya en los meses de enero la mayor parte de la vegetación carece de hojas. En las zonas más secas es posible encontrar formas de vida suculentas como las cactáceas columnares y candelabroiformes, que son muy abundantes en algunos sitios (Rzedowski, 1978; Pennington y Sarukhán, 1998; Miranda, 2015).



Figura 3. Mapa del bosque tropical seco del Pacífico mexicano e islas de Colima (Bezaury, J., 2010).

## 2.2 Los microambientes y su influencia en los procesos ecofisiológicos

El Clima es el patrón promedio del tiempo atmosférico a largo plazo y puede ser local, regional o global. El tiempo atmosférico es la combinación de temperatura, humedad, precipitación, viento, nubosidad y otras condiciones atmosféricas que suceden en un momento y lugar determinados. Las condiciones reales de un

ambiente específico son diferentes según se trate del lugar, ya sea bajo la vegetación o sobre el suelo, expuesto o en laderas de una montaña. La luz, el calor, la humedad y el movimiento del aire varían de un lugar del paisaje a otro, e influyen en la transferencia de energía térmica creando una variedad de climas localizados. Estos microclimas definen las condiciones en las que viven los organismos (Smith y Smith, 2007).

Las plantas epífitas son las que germinan y crecen sobre otras plantas sin parasitarlas, pueden crecer adheridas a los troncos de los árboles y arbustos, desde el nivel del sotobosque hasta lo alto de las copas (Benzing, 1990). En conjunto, las hojas de sus hospederos bloquean tanto la radiación solar como el viento, lo que resulta en un patrón general de disminución de la luz, temperaturas y exposición al viento y aumento de la humedad en la parte baja del dosel (Niinemets y Valladares, 2004). Aunado a esto, también se ha observado que las plantas epífitas pueden modificar el microambiente del hospedero así como influir en cómo usan el agua (Stanton *et al.*, 2014), estas plantas incrementan significativamente la captación de niebla o de vapor de agua por lo que un árbol con epífitas llega a tener ambientes más húmedos y frescos que los que carecen de ellas (Villegas, Tobón y Breshears, 2008).

Las epífitas son elementos conspicuos de los bosques tropicales, pero su abundancia disminuye en los bosques caducifolios, esto debido a que la cantidad de luz durante el periodo seco suele ser hasta nueve veces mayor que en el lluvioso (Graham y Andrade, 2004; Andrade *et al.*, 2006).

Dependen de la precipitación para obtener su aprovisionamiento de agua, y a menos que las lluvias o un rocío intenso caiga a intervalos frecuentes deben ser capaces de poder resistir la sequía que se vuelve más severa porque están expuestas al sol, al viento y a períodos secos (Daubenmire, 2001).

Como consecuencia, muestran diversas adaptaciones desarrolladas también por las especies del desierto: follaje grueso y curtido o muy estrecho para prevenir la deshidratación y el secado y mecanismos muy eficaces para absorber y almacenar agua (Granados, *et al.*, 2003).

### **2.3 Adaptaciones ecofisiológicas de las cactáceas epífitas**

Las adaptaciones a la sequía que tiene cada especie de epífita, están relacionadas con las características del microhábitat que les ofrece el hospedero es decir, las más tolerantes a la sequía se encuentran en los sitios más expuestos al viento y la luz (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 epífitas 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).

Hay alrededor de 27 614 especies de epífitas vasculares, se encuentran en todo el mundo y en casi todos los ecosistemas, especialmente en los trópicos y subtropicos (Gentry y Dodson 1987; Benzing 1990, Zotz, 2013), las familias con mayor número de epífitas son, Bromeliaceae seguidas de Orchideaceae, Piperaceae con el género *Peperomia*, algunas de la familia Melastomataceae (7%), cerca de 50 especies del Cyclanthaceae, unos 30 géneros de Rubiaceae, siete géneros de Solanaceae, Moraceae y Cactaceae, otras familias tienen una menor cantidad de miembros epífitos (Zotz, 2016).

Las cactáceas epífitas descritas son alrededor de 164 entre las que se encuentra el género *Epiphyllum* (Cactaceae) con 21 especies, se cree que todas estas tienen el metabolismo CAM y aunque la mayoría de las cactáceas no presentan hojas verdaderas, las especies de este género tienen tallos comprimidos que semejan hojas, llamados filocladios, tienen la misma función fotosintética que las hojas (Andrade y Nobel 1996).



Figura 4. Árbol hospedero con bromelias epífitas (izquierda por Iván de la Cruz) y *Epiphyllum oxypetalum in situ* (Derecha, por Peregrine84 en naturalista).

Las cactáceas presentan tallos suculentos y fotosintéticos, espinas, raíces contráctiles y superficiales, flores que abren en las horas menos calientes y frutos atractivos para organismos polinizadores y dispersores de semillas (Gibson y Nobel, 1986). Las especies epífitas poseen además tallos colgantes, con formas variadas; de cladodio, alados, cilíndricos y delgados (Bravo, 1978).

Las cactáceas epífitas, específicamente xerófitas presentan sistemas aislantes para mejorar la eficiencia del uso de agua, lo mismo que rutas fotosintéticas con mayor eficiencia en el uso de la misma, se distinguen también por la textura de sus hojas y longevidad. Muchas de ellas son árido-activas todo el año en virtud de poseer tallos y otras estructuras con capacidad para guardar agua (suculentas) y hojas perennes, coriáceas, gruesas y resistentes a la desecación, además de raíces que retienen su capacidad de absorción por varios años, las modificaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas les permiten captar, absorber y almacenar agua así como evitar su pérdida y la de los solutos disueltos (Granados, *et al.*, 2003; Ceja, *et al.*, 2008).

## **2.4 Particularidades fotosintéticas en cactáceas**

La fotosíntesis es el proceso biológico más significativo para el mantenimiento de la vida en la tierra y se trata de la utilización y conversión de la energía solar y la materia inorgánica en la materia orgánica que compone a todos los seres vivos. Este proceso lo realizan bacterias, algas y plantas, sin embargo, a lo largo de la historia evolutiva ha habido modificaciones que hacen que cada grupo realice la fotosíntesis con distintas particularidades que integran la diversidad metabólica del proceso, dichos cambios se deben en parte a las presiones evolutivas del ambiente.

Entre las modificaciones más significativas se encuentra el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) que comparten diversas familias de plantas poco relacionadas, con la similitud de habitar ambientes poco favorecidos con las lluvias y la humedad o que en su caso, tienen poca disposición de este líquido, las plantas que han desarrollado este mecanismo presentan un uso más eficiente del agua (Kochhar y Gujral, 2021). En la familia Cactaceae se presenta una alta incidencia de plantas con metabolismo CAM (Figura 5).

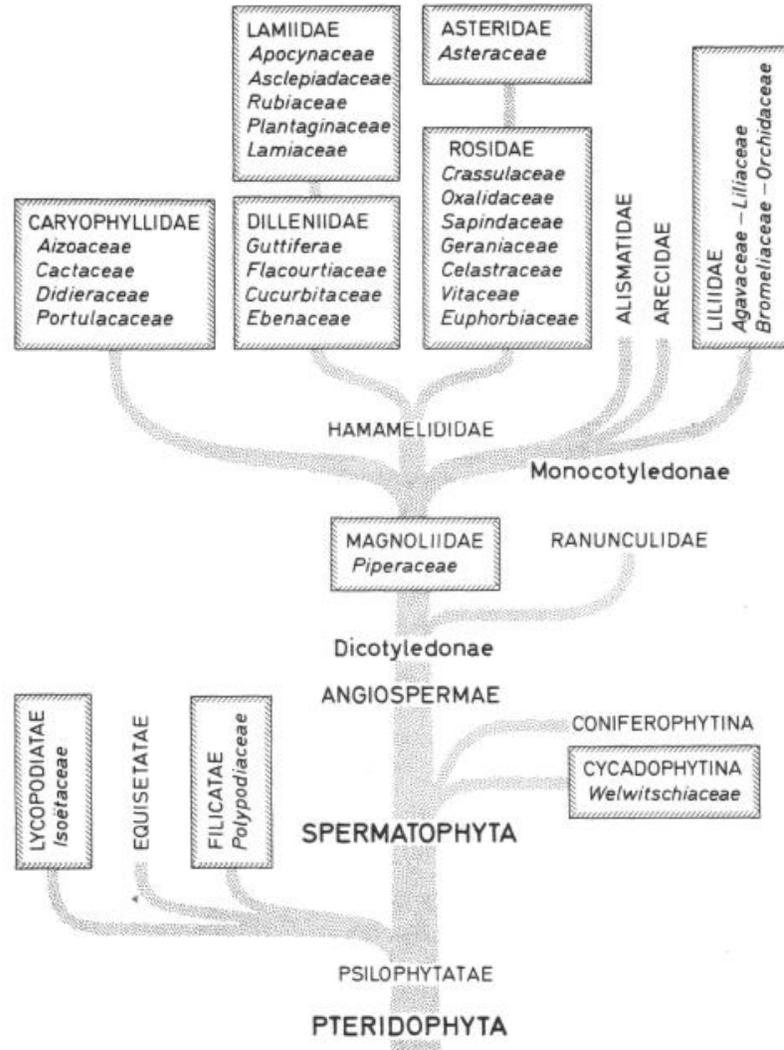


Figura 5. Árbol filogenético de las plantas con metabolismo CAM, Lüttge (1997).

La fotosíntesis CAM normalmente está asociada con órganos fotosintéticos (hojas, tallos) de anatomía suculenta, diseñados para almacenar agua, especialmente en las grandes vacuolas celulares que pueden ocupar más del 95% del volumen celular. La fotosíntesis CAM ha significado el mantenimiento de las tasas fotosintéticas aun en ambientes muy estresantes. Las plantas CAM tienen invertido el ciclo estomático, por el día permanecen cerrados y abren por la noche para la incorporación del CO<sub>2</sub> (Kochhar y Gujral, 2021).

El metabolismo de la fotosíntesis CAM comprende dos fases (Winter y Smith, 1996):

*Por la noche:* (1) formación del aceptor primario del CO<sub>2</sub> (fosfoenol-piruvato (PEP)) a partir de carbohidratos no estructurales en las células fotosintéticas; (2) fijación del CO<sub>2</sub> por la enzima fosfoenol-piruvato-carboxilasa en el citosol y síntesis del ácido málico; (3) almacenamiento del malato en la vacuola central de las células fotosintéticas.

*Durante el día:* (1) liberación del malato hacia el citosol; (2) descarboxilación del malato en el citosol, liberación de CO<sub>2</sub> y formación de compuestos de tres carbonos (piruvato o fosfoenolpiruvato); (3) asimilación del CO<sub>2</sub> liberado en los cloroplastos por la enzima rubisco, seguida por el ciclo de Calvin-Benson y la generación de carbohidratos de almacén o la gluconeogénesis.

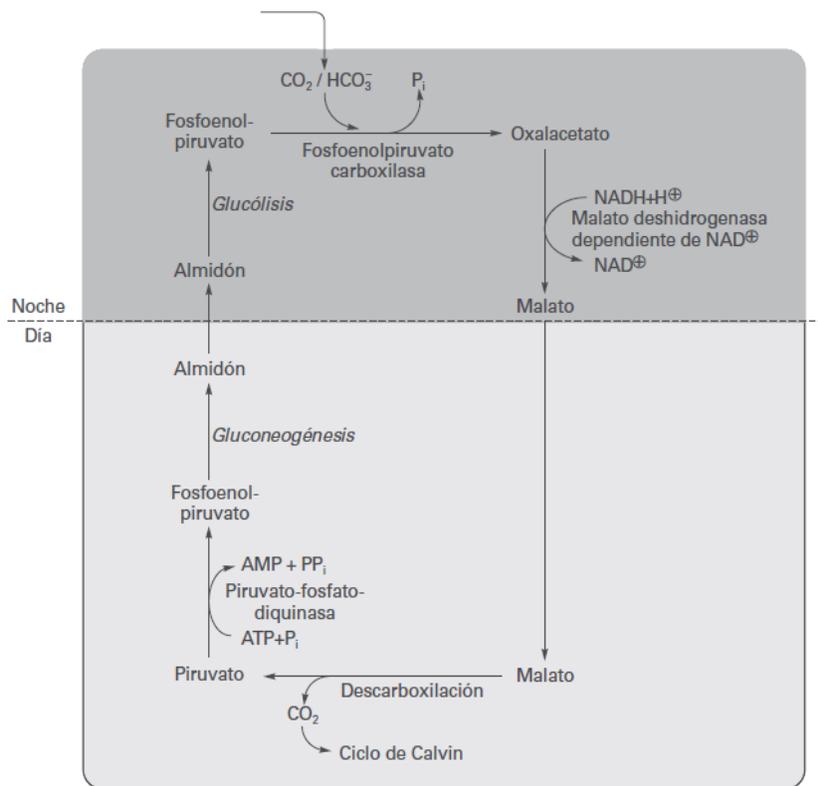


Figura 6. Esquema general del metabolismo CAM, Azcón y Talón (2008).

Dentro de las especies que realizan el metabolismo CAM hay también una amplia diversidad metabólica, debida en parte a su evolución polifilética (surgió independientemente en distintos grupos de plantas poco relacionadas) varias de las cuales se presentan en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Diversidad metabólica dentro de las especies CAM

Tipo de metabolismo CAM	Características generales	Ejemplo
CAM constitutivas	Se expresa en tejidos fotosintéticos maduros. Las condiciones ambientales influyen en las tasas de fijación de CO <sub>2</sub> , pero las condiciones ambientales particulares no son necesarias para provocar CAM.	Plántulas con tallos suculentos de Cactáceas <sup>[1]</sup>  <i>Kalanchoe pinnata</i> <sup>[2]</sup>
CAM obligadas	Especies que necesitan del CAM para el crecimiento y la reproducción.	
CAM facultativas	Este metabolismo se activa ambientalmente, se induce o aumenta de manera reversible en respuesta al estrés por déficit de agua en plantas que, en condiciones de buen riego, obtienen carbono exclusivo o predominantemente a través de la fotosíntesis C <sub>3</sub> o en algunos casos de la fotosíntesis C <sub>4</sub>	Algunas especies de la familia Aizoaceae, Clusiaceae, Crassulaceae, Montiaceae, Portulacaceae, entre otras <sup>[1]</sup>
CAM cíclicas	Una forma extrema de CAM débilmente expresada en especies que exhiben una absorción neta de CO <sub>2</sub>	Algunas portulacáceas <sup>[1]</sup>

	únicamente a la luz.	
Plantas CAM	Especies que a lo largo de su vida obtienen la mayor parte de su carbono mediante la fijación nocturna de CO <sub>2</sub> . CAM se expresa típicamente de manera constitutiva	Cactáceas y agaváceas <sup>[1]</sup>
Plantas C <sub>3</sub> -CAM	Especies en las que está presente CAM pero en la que la fotosíntesis C <sub>3</sub> contribuye a la ganancia de carbono a largo plazo más que la CAM. Puede expresarse constitutivamente o facultativamente	<i>Mesembryanthemum crystallinum</i> , <i>Kalanchoe pinnata</i> , <i>Welwitschia mirabilis</i> <sup>[1][3]</sup>
Plantas intermedias CAM	Significado similar a las especies C <sub>3</sub> -CAM pero la ganancia de carbono a largo plazo derivada de la fotosíntesis C <sub>3</sub> -CAM no parece favorecerse ecológicamente.	<i>Portulaca cryptopetala</i> <sup>[1]</sup>

[1] Winter, 2019. [2] Winter, *et al.*, 2011. [3] Adams, *et al.*, 1998.

### **Fluorescencia de las clorofilas.**

La energía solar, es captada por las plantas para generar energía de enlace, sin embargo, las plantas solo aprovechan una pequeña parte para la fotosíntesis y otras fracciones energéticas se tienen que disipar como energía térmica o emitir como fluorescencia como parte del sistema de excitación de los pigmentos fotosintéticos (Misra *et al.*, 2012; Mishra, 2018). La fluorescencia de clorofilas, aunque corresponde a una porción muy pequeña de la disipación de la energía, es uno de los parámetros diagnósticos más informativos para la detección y cuantificación del daño del aparato fotosintético a causa del estrés ambiental, esto se debe a que las mediciones de la fluorescencia de clorofilas son muy sensibles y reflejan cambios en el estado general de la bioenergética de las plantas (Strasser *et al.*, 2004; Kalaji *et al.*, 2017).

El aparato fotosintético está continuamente regulado en organización y desarrollo para minimizar el fotodaño que provocan los cambios ambientales (Forooq *et al.*, 2018). La medición infrarroja de la fluorescencia de las clorofilas es una técnica no destructiva, de fácil manejo y rápida respuesta, además permite analizar cualitativa y cuantitativamente la absorción y la utilización de energía a través del Fotosistema II (PSII) y la posible relación con la capacidad fotosintética (Mouget y Tremblin, 2002; Neto *et al.*, 2005), puede emplearse como una herramienta para obtener información acerca del estado fisiológico del aparato fotosintético, y la respuesta será indicadora del daño o alteración en el mismo (Smillie y Hetherigton, 1990).

Cuando una molécula de clorofila es excitada por la luz, la energía absorbida puede ser disipada a través de tres procesos: fotoquímica, disipación térmica y fluorescencia, la fluorescencia es la emisión de luz cuando el electrón de una molécula vuelve a su estado energético basal, en las plantas este proceso procede de las moléculas de clorofila *a* asociadas al fotosistema II y refleja de modo complejo, las actividades fotosintéticas (Krause y Weis, 1991; Govindjee, 1995; Tambussi y Graciano, 2010).

Los pigmentos involucrados en la fotosíntesis, pueden absorber luz y fluorescer, cuando un tejido clorofílico es sometido a una radiación fotosintéticamente activa (400 a 700 nm), una pequeña proporción de la excitación es re-emitida en forma de radiaciones con longitudes de onda más largas que la luz absorbida (alrededor de 680 a 760 nm). La medida cinética de la fluorescencia de la clorofila permite observar el funcionamiento del aparato fotosintético *in vivo*, diagnostica el estado de funcionamiento de los centros del PSII, y del sistema de oxidación del agua, del transporte de electrones asociado, el efecto del estrés y permite calcular las tasas de fotosíntesis (Ledent, 2002., Lira, 2007., Solomon, 2008).

Uno de los métodos más conocidos en fluorescencia es el “pulso de amplitud modulada” descrito por Schrieber *et al.* (1986), esta técnica se basa en medir la fluorescencia de las clorofilas en distintas situaciones, en oscuridad o condición basal ( $F_0$ ), después de los pulsos de luz hipersaturante que provoca el aumento de la fluorescencia a un nivel máximo ( $F_m$ ) y entre estos la fluorescencia variable que es la sustracción de  $F_m - F_0$ , y las mismas variables ( $F_0'$ ,  $F_m'$  y  $FV'$ ), pero con plantas adaptadas a la luz, con estos parámetros se pueden calcular varios índices que aportan la información del estado del aparato fotosintético (Cuadro 2).

Cuadro 2. Parámetros derivados de la medición de la fluorescencia de clorofilas. Datos tomados de Tambussi, E. A., & Graciano, C. (2010).

Parámetro	Significado	Valor más frecuente
F <sub>0</sub>	Fluorescencia inicial cuando los aceptores primarios (QA) están oxidados o abiertos	
F <sub>m</sub>	Fluorescencia máxima después de un pulso de luz hipersaturante	
F <sub>v</sub> (F <sub>m</sub> -F <sub>0</sub> )	Fluorescencia variable	
F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	Máxima eficiencia cuántica del fotosistema II	Entre 0 y 0.85 *Valores cercanos a 0.8 sugiere hojas sin estrés
$\Phi_{PSII} = \frac{\Delta F}{F_m}$	Rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II	Entre 0 y 0.8 *Dependen de la densidad del flujo de fotones y del estado de la hoja
NPQ	Atenuación no fotoquímica	Entre 0 y 4 *Valores en 0 representa los mecanismos de quenching no fotoquímicos relajados
qN	Disipación térmica	Entre 0 y 1 *Valores cercanos a 0 sugiere que los centros del PSII están sometidos a altas irradiancias
F <sub>v</sub> '/F <sub>m</sub> '	Rendimiento intrínseco del fotosistema II	*La disminución en los valores representa un mayor nivel de disipación por mecanismos térmicos a nivel del LHCII
ETR	Tasa de transporte de electrones	

## **2.5 Descripción de *Epiphyllum oxypetalum* (DC.) Haw.**

### **2.5.1. Taxonomía**

Clasificación taxonómica de *Epiphyllum oxypetalum* de acuerdo con el sistema de clasificación Angiosperm Phylogeny Group (APG IV, 2016; Trópicos, 2021).

Reino Plantae

Clase Equisetopsida C. Agardh

Subclase Magnoliidae Novák ex Takht.

Superorden Caryophyllanae Takht.

Orden Caryophyllales Juss. ex Bercht. & J. Presl

Familia Cactaceae Juss

Género *Epiphyllum* Haw

Especie *Epiphyllum oxypetalum* (L.) Haw.

Nombres comunes: Dama de noche (González-Ortega, 1929; Martínez, 1979) Junco oloroso (Bravo-Hollis, 1937) Pitahaya (Matuda, 1950, Miranda, 1998) Reina de la noche (Bravo-Hollis, 1937; Medina-Cota y Barrios- Rodríguez, 1999).

### **2.5.2. Descripción botánica**

Arbustos epífitos o trepadores, hasta 3 m de longitud; tallos subrectos a péndulos; tallo principal con la región basal cilindroide o aplanada y la región apical siempre aplanada; tallos secundarios (filocladios) 18-45 x 5.5-8 (-12) cm, largamente lanceolados, la base 2-8 x 0.4-0.8 cm, cilindroide, el margen del filocladio crenado, undulado, con podarios que sobresalen 3-10 mm, rectos o ligeramente inclinados hacia el ápice acuminado, la nervadura central evidente; aréolas distantes entre sí 2.6-4.4 cm, insertas en los senos de los podarios; cerdas o espinas ausentes. Flor de 2.5-3.2 cm, largamente infundibuliformes, de color blanco, nocturna; periarpeolo 2-2.7 x 0.4-1.2 cm, verde, las bractéolas 1-3 mm, deltoides, ápice acuminado, adpresas, verde, tubo receptacular (13-) 1.7-2.0 cm, cerca de 6 mm de ancho en la base, 2.2-3 cm de ancho en la garganta, verde con tono rosado, las bractéolas

inferiores 3-6 mm, deltoides, ascendentes, las superiores 0.6-3 cm, lanceoladas, patentes, ápice acuminado, verdes a verdoso-rosadas; tépalos externos 8-10 x 1-1.5 cm, linear-lanceolados, amarillentos a rosados; tépalos internos 8-9 x 1.9-2.5 cm, lanceolados, apiculados, blancos. Fruto aproximadamente 12 x 8 cm, ovoide, rojizo-purpureo, las bractéolas aproximadamente 1mm. Semillas negras (Cerén, *et al.*, 2015).



Figura 7. *Epiphyllum oxypetalum* a) filocladios, b) flores en diferentes estados de madurez, c) flor en antesis

**Usos.** En homeopatía se recomienda *E. oxypetalum* para infecciones del tracto urinario, afecciones cardíacas, para los períodos menstruales abundantes, las infecciones de la vejiga, retención de agua y el reumatismo, también se supone que es un afrodisíaco (Yén, 2008). En la mayoría de los países donde se

encuentra, es utilizada como ornamental debido a sus grandes y atractivas flores (Miranda, 2015; Cerén, *et al.*, 2015).

De acuerdo con la NOM-059-SEMARNAT-2010 *Epiphyllum oxypetalum* se encuentra bajo el criterio de información insuficiente y en el CITES en el apéndice II: especies que no están necesariamente amenazadas de extinción pero que podrían llegar a estarlo a menos que se controle estrictamente su comercio.

### III. Antecedentes

#### **Género *Epiphyllum***

Tinoco y Vázquez-Yanes (1983) caracterizaron el tipo de metabolismo fotosintético de dos especies de cactáceas entre ellas *Epiphyllum crenatum*, obtuvieron que la producción de ácido málico es baja, lo cual podría indicar que es una especie de lento crecimiento. El potencial hídrico se mantuvo alto todo el día indicando poca pérdida de agua por transpiración, estas características representan un comportamiento típico de la fotosíntesis tipo CAM.

En la investigación, hábitat, absorción de CO<sub>2</sub> y crecimiento del cactus epífito *Epiphyllum phyllanthus* en un bosque tropical panameño por Andrade y Nobel (1996) refieren que la especie crece en cavidades de los árboles, se avistó en 22 especies distintas siendo más abundantes en: *Patypodium elegans* J. Vogel y *Tabebuia guayacan* (Seem.) Hemsl., no obstante la tasa máxima de captación de CO<sub>2</sub> resultó ser baja en condiciones naturales (1.4  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), así mismo se observó que las plantas tuvieron mayor crecimiento en condiciones de sombra parcial, aumentando la acidez nocturna y la absorción neta de CO<sub>2</sub>.

Stuntz y Zotz (2001) en el estudio de fotosíntesis en epífitas vasculares: una encuesta de 27 especies de diverso origen taxonómico, reveló que la orquídea *Caularthron bilamnellatum* obtuvo una alta capacidad fotosintética neta (40  $\mu\text{mol O}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) mientras que para *Epiphyllum phyllanthus* fue de 16.5  $\mu\text{mol O}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

#### **Tribu Hylocereeae**

Andrade y colaboradores (2006) en su investigación Microambientes de luz, crecimiento y fotosíntesis de la pitahaya (*Hylocereus undatus*) en un agrosistema de Yucatán, México, registraron que las plantas expuestas sufrían fotoinhibición durante el periodo estacional de nortes, mientras que durante el periodo de lluvias presenta condiciones ambientales óptimas para la fotosíntesis, por las bajas temperaturas del aire y del déficit de presión de vapor por la noche.

Nobel y De la Barrera (2004) investigaron el consumo de CO<sub>2</sub> del cactus hemiepifítico cultivado, *Hylocereus undatus*, resultando que en condiciones húmedas el metabolismo ácido de las crasuláceas hace posible la captación del 85% del CO<sub>2</sub> neto diario y en condiciones de sequía se reduce a un 57%, los tallos comienzan a presentar daños al exponerse a temperaturas mayores 45°C.

## IV. Objetivos

### Objetivo general.

Caracterizar las respuestas fotosintéticas de *Epiphyllum oxypetalum* en función a la radiación solar, temperatura y precipitación durante la estación lluviosa y seca en condiciones del bosque tropical seco.

### Objetivos particulares.

- Contrastar el contenido de clorofilas de *E. oxypetalum* entre las estaciones
- Calcular la ganancia mensual de carbono de *E. oxypetalum* en el ciclo estacional
- Medir los cambios estacionales en la eficiencia fotosintética del fotosistema II de los filocladios de *E. oxypetalum*
- Evaluar la relación de las respuestas fotosintéticas de *E. oxypetalum* y los cambios mensuales o estacionales de radiación, temperatura y precipitación

## V. Hipótesis

Las plantas epífitas presentan metabolismo fotosintético CAM que permite tener tasas fotosintéticas en ambientes muy estresantes. *Epiphyllum oxypetalum* es una cactácea epífita que habita en Bosques Tropicales Caducifolios, por lo tanto se esperaría que las plantas activen mecanismos de protección fotosintéticos para sobrevivir durante la temporada de sequía bajo factores ambientales estresantes.

## VI. Zona de estudio

### 6.1 Ubicación geográfica.

El Municipio de Berriozábal se asienta en la región de la Depresión Central del estado de Chiapas, México, la extensión territorial del municipio es de 353.4 km<sup>2</sup>. El área de estudio se localiza en las coordenadas geográficas 16° 46' 49.9" N y 93° 12' 42.1" O, a 686 msnm., ocupando un área aproximada de 889.949 m<sup>2</sup> y un perímetro de 125 metros (INAFED, 2010; INEGI, 2018).

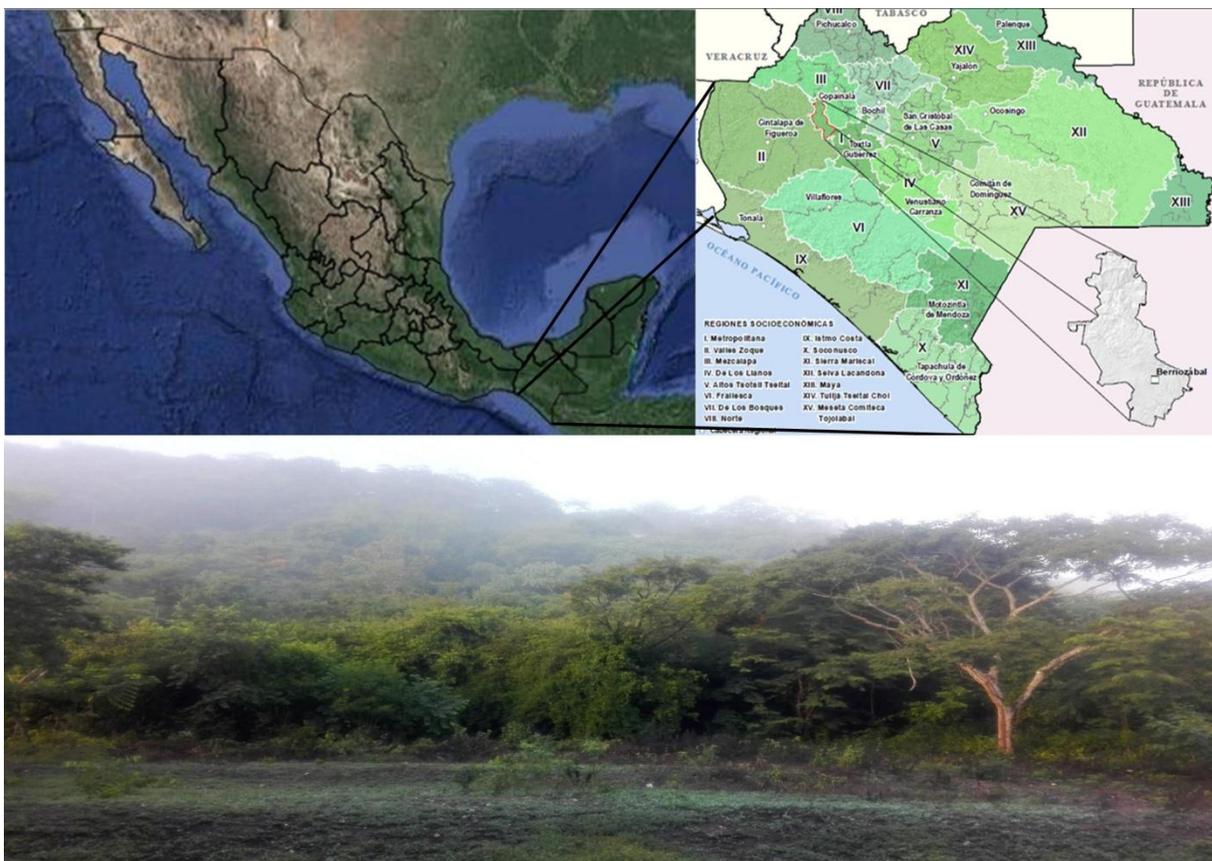


Figura 8. Zona de estudio ubicada en el municipio de Berriozábal, Chiapas (Mapa de la República mexicana en INEGI y Mapa de Berriozábal en Chiapas en CEIEG, 2018).

## **6.2 Caracterización ambiental abiótica**

Fisiográficamente se localiza en la llanura central y el suelo que presenta es de tipo vertisol; son suelos de climas semiáridos a subhúmedos y de tipo mediterráneo, con marcada estacionalidad de sequía y lluvias. Se pueden encontrar en depresiones de áreas llanas o suavemente onduladas (SEMARNAT, 2012; INEGI, 2018).

De acuerdo con datos del INEGI (2018) el área cuenta con una precipitación media anual de 1 000 mm y la temperatura media anual es de 24° C.

## **6.3 Caracterización ambiental biótica**

Remanente de Bosque Tropical Caducifolio o Seco, la altura promedio de los árboles es de ocho a 15 metros, entre el 25% y el 50% de los árboles y arbustos que lo constituyen, permanecen desnudos de follaje durante un largo tiempo en la época de seca. (Miranda, 2015; Rzedowski, 1978).

## VII. Método

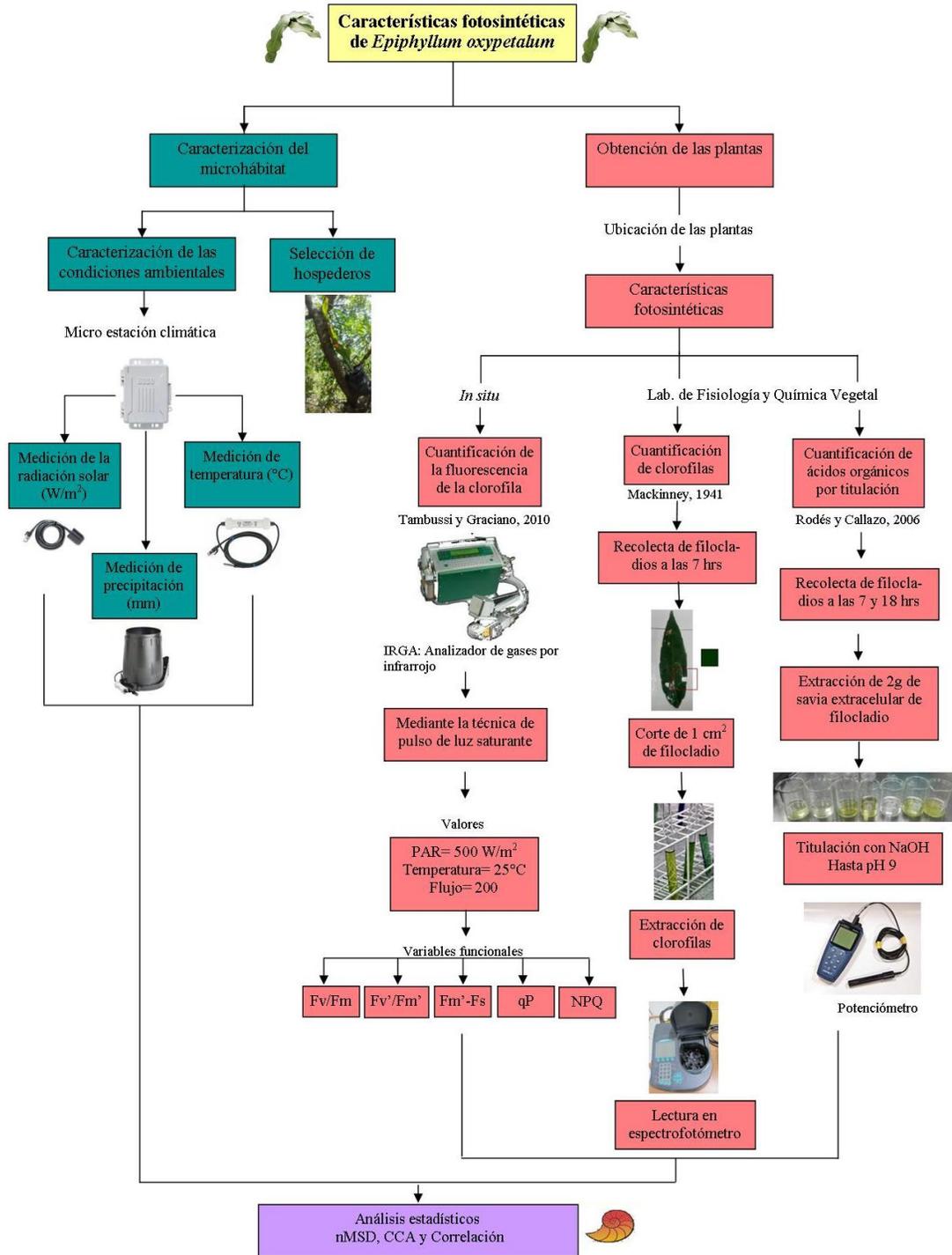


Figura 9. Diseño general del estudio (elaboración propia).

### 7.1. Obtención de plantas y diseño del experimento.

En vida silvestre se encontraron ejemplares de *Epiphyllum oxypetalum* sobre horquetas a más de tres metros de alto, lo que dificultó realizar el estudio *in situ*, no obstante se obtuvieron 90 plantas de *E. oxypetalum* de un vivero ubicado en el municipio de Berriozábal, Chiapas. Los ejemplares de *E. oxypetalum* se trasladaron a un parche de BTC en la localidad “El Sabino” (16° 46’ 49.9” N, 93° 12’ 42.1”), el municipio de Berriozábal, Chiapas. Se seleccionaron árboles cuyos tallos tuvieran divisiones secundarias y formaran “horquetas” a no más de dos metros y medio de alto. Los ejemplares se colocaron sobre las horquetas de los árboles sin retirar la bolsa y el sustrato para asegurar la aclimatación, posteriormente se sujetaron con alambre (Figura 10).

De agosto del 2018 a enero del 2019, se realizaron mediciones mensuales de la ganancia de carbono, la eficiencia fotosintética y cuantificación de las clorofilas. Cada planta representó una unidad experimental, y se muestrearon mensualmente ocho unidades experimentales seleccionadas al azar.

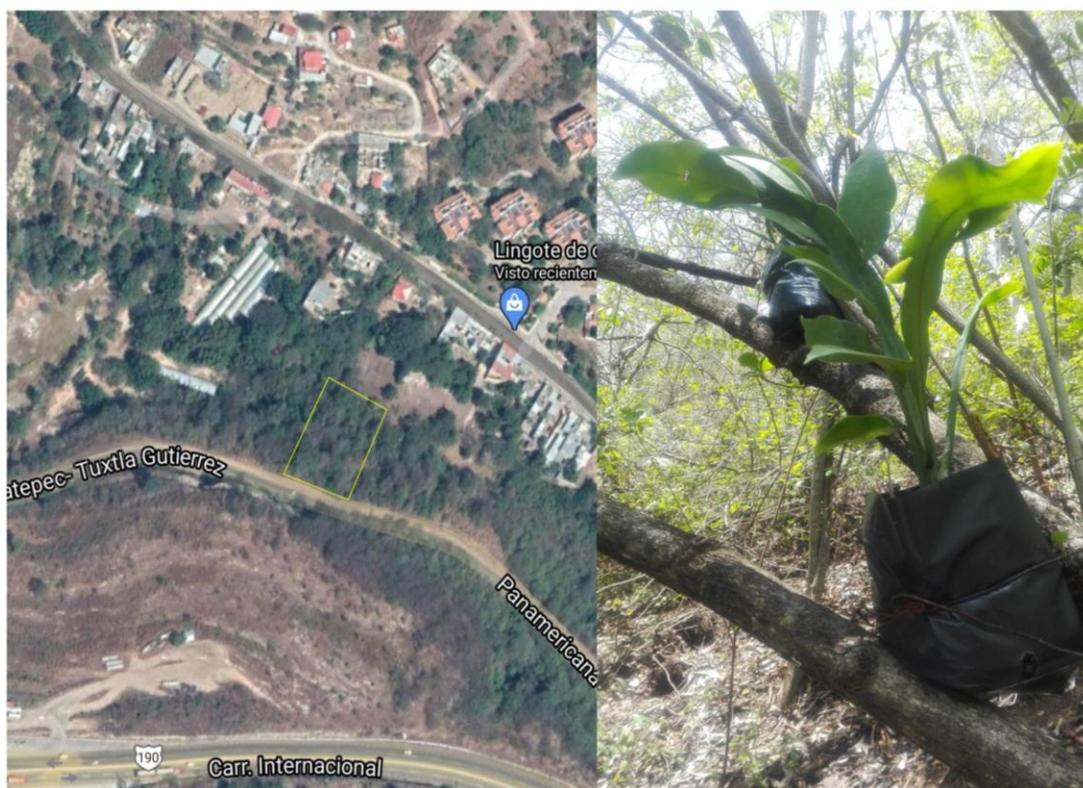


Figura 10. Imagen satelital del área de estudio delimitada de amarillo (izquierda) y ejemplares de *Epiphyllum oxypetalum* montados en las horquetas de los árboles hospederos (derecha).

## 7.2. Caracterización climática y microclimática

Se monitorearon de forma continua los parámetros ambientales de luz, temperatura y precipitación, durante los seis meses. Los datos de temperatura, radiación y precipitaciones se registraron cada 60 minutos con una micro estación climática marca HOBO H21-USB.

Los parámetros ambientales se midieron con diferentes sensores; a) medición de radiación solar. La luz del medio se midió con un sensor lumínico marca HOBO Photosynthetically Active Radiation (PAR) Smart Sensor (S-LIA-M003); B) medición de la temperatura. La temperatura del aire se midió en grados Celcius con un Data logger marca HOBO (S-TMB-M0xx); c) medición de la precipitación. Los datos de la precipitación diaria se tomaron con un pluviómetro marca HOBO Davis® (0.01" or 0.2 mm) Rain Gauge Smart Sensor (S-RGC-M002, S-RGD-M002).

## 7.3. Respuestas fotosintéticas

Durante la última semana de cada mes se recolectó un filocladio por unidad experimental a las siete y 18 horas, las muestras se colocaron en un recipiente térmico con hielo y sal para su transporte al Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal del Instituto de Ciencias Biológicas de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, donde se pesaron en una balanza analítica para la cuantificación de clorofilas y determinación de ácidos orgánicos, la fluorescencia de clorofilas de las plantas se midió *In situ* a las 12 horas del día.

**Cuantificación de clorofilas.** La extracción de clorofila se realizó en el Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal. Se seleccionó alrededor de un centímetro cuadrado de cada filocladio, se pesó en una balanza analítica y se sumergió en agua en ebullición durante diez segundos, se secó y pesó nuevamente, luego se trituró en un mortero con diez mililitros de acetona al 95 % y 0.5 gramos de carbonato de calcio.

La mezcla se vertió en un tubo de ensayo con tapa cubierto con papel aluminio. Para la cuantificación se utilizó 0.7 mL del extracto filtrado diluido en 2.1

mL acetona, cuya absorbancia se registró en el espectrofotómetro Genesys 10 de Thermo-Fisher a 663, 645 y 440 nanómetros. La concentración de clorofilas se obtuvo con las siguientes fórmulas (Mackinney 1941 en Gabrilenko *et al.*, 1975):

**Ca (Clorofila a)** = 12.7 (A663) - 2.69 (A645)

**Cb (Clorofila b)** = 22.9 (A663) - 4.68 (A645)

**Determinación de ácidos orgánicos.** Con un extractor marca Moulinex se obtuvo la savia y la matriz extracelular de dos gramos de filocladio y se colocó en un vaso de precipitado con 10 mL de metanol y 10 mL de agua destilada, se homogenizó la muestra, se filtró y se añadió 10 mL más de agua destilada, la solución se tituló con Hidróxido de sodio (NaOH) al 0.01N, hasta alcanzar un pH de nueve, para los cálculos se utilizaron las siguientes fórmulas de acuerdo a Rodés y Collazo (2006):

$$\text{Núm. de miliequivalentes del ácido g}^{-1}\text{tejido} = \frac{(Vm)(N)(1000)}{(1000)(PM)}$$

$$\text{Miliequivalentes ácido g}^{-1}\text{tejido} = \frac{(Vc)(N)}{PM}$$

Dónde:

**Vm** (mL): volumen de NaOH consumido por el control y cada una de las muestras.

**N:** número de equivalentes  $L^{-1}$ , Normalidad de la solución de NaOH

**PM:** peso de la muestra (g)

**Eficiencia fotosintética.** Para evaluar la eficiencia fotosintética de los ejemplares se empleó un fluorómetro marca Li-Cor Bioscience modelo LI-6400XT aplicando la técnica del pulso de luz saturante, a una temperatura de 25°C, flujo de 200 y PAR de 500  $W/m^2$ . Registrándose el rendimiento cuántico máximo del PSII ( $F_v/F_m$ , donde  $F_v$  es la fluorescencia variable = ( $F_m - F_0$ )), rendimiento cuántico efectivo del PSII ( $\phi_{PSII} = \Delta F'/F_m'$ , donde  $\Delta F' (*) = (F_m' - F_s)$ ), la atenuación fotoquímica ( $NPQ = (F_m - F_m') / F_m'$ ), rendimiento intrínseco ( $F_v'/F_m'$ , donde  $F_v' = (F_m' - F_0')$ ) y la atenuación fotoquímica ( $qP$  (Tambussi y Graciano, 2010)).

#### **7.4. Análisis estadístico**

Los análisis estadísticos se realizaron aplicando pruebas univariadas y multivariadas utilizando Kruskal Wallis, U de Mann Whitney, análisis exploratorios (CCA) y de correlación que permiten analizar qué factores ambientales están influyendo en las respuestas y para validar las diferencias entre las respuestas se realizaron PERMANOVAs mediante el programa Past 3.

## VIII. Resultados

### 8.1 Evaluación de las condiciones microclimáticas

Los meses de agosto, septiembre y octubre fueron considerados como la temporada de lluvia, en agosto se obtuvo la precipitación más abundante (80.47 mm) mientras que octubre fue el último periodo con precipitaciones importantes (50 mm), noviembre fue un lapso de transición a la temporada seca con una mínima cantidad de precipitaciones (3.02 mm), diciembre y enero fueron clasificados como la temporada de sequía. La temperatura descendió de 23.73 °C en agosto a 20.03 °C en diciembre y enero (20.06 °C).

La radiación solar declinó de agosto (28.14 W/m<sup>2</sup>) a octubre (13.97 W/m<sup>2</sup>) y aumentó en los tres meses siguientes, el incremento más notorio fue en diciembre (15.62 W/m<sup>2</sup>) a enero (23.33 W/m<sup>2</sup>) (Figura 11).

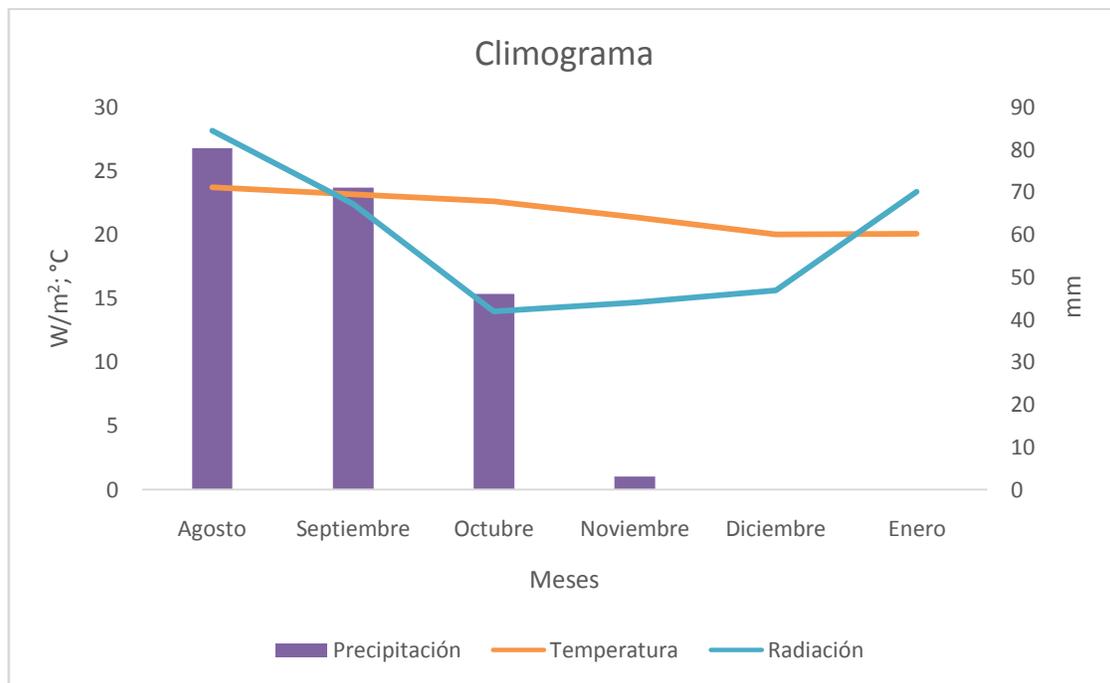


Figura 11. Comportamiento mensual de la precipitación (mm), temperatura media ambiental (°C) y la radiación media solar (W/m<sup>2</sup>) en un parche de Bosque Tropical Caducifolio en Berriozábal, Chiapas.

### Cambios visuales de la vegetación.

De agosto a enero fue notorio el cambio visual en el color y la cobertura de la vegetación, con la reducción en los niveles de precipitación el color en la vegetación se tornó amarillo grisáceo y los árboles comenzaron a perder sus hojas, en el área se notó una mayor incidencia de radiación solar (Fig. 12)

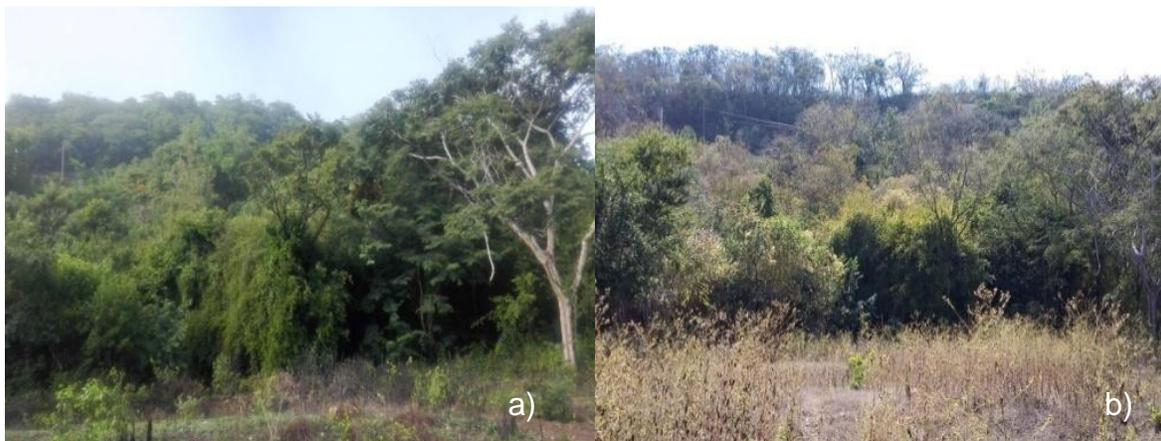


Imagen 12. Cambios visuales de la vegetación en el BTC al iniciar y finalizar el estudio. a) cobertura vegetal en agosto (temporada de lluvia), b) cobertura vegetal en enero (temporada de estiaje).

### Cambios visuales de *Epiphyllum oxypetalum*.

Las plantas tuvieron un período de aclimatación de seis meses iniciando en febrero de 2018, al momento de colocar los ejemplares de *Epiphyllum oxypetalum*, las plantas tenían más de cinco filocladios por ejemplar, la coloración de éstos últimos era verde brillante y se sentían turgentes al tacto, en el transcurso de la aclimatación se registró una pérdida de 20 ejemplares y algunos ejemplares perdieron turgencia, en las plantas aclimatadas se observaron nuevos brotes; las características de los ejemplares anteriormente descritas se mantuvieron durante la temporada de lluvia y a principios de la de sequía, en diciembre y enero varias plantas fueron perdiendo turgencia, la coloración cambió a verde grisáceo y el borde de los filocladios se enrolló (figura 13).



Figura 13. Cambios visuales de *E. oxypetalum* a) agosto, b) septiembre, c) octubre, d) noviembre, e) diciembre, f) enero.

## 8.2 Características fotosintéticas

### 8.2.1 Cuantificación de clorofilas

La cantidad de clorofilas totales se mantuvo sin diferencias durante los primeros cuatro meses ( $p=0.0001$ ), mientras que en diciembre y enero se redujo significativamente ( $p=0.0001$ ).

Los contenidos de clorofila a y de clorofila b de agosto y noviembre presentaron los valores más altos sin diferencias entre ellos (2.23 Cla y 4.04 Clb),

las concentraciones más bajas se presentaron en diciembre y enero ( $0.6 \text{ mg L}^{-1}\text{Cl a}$  y  $1.31 \text{ mg L}^{-1}\text{Cl b}$ ) ( $P=0.0001$ ) (Figura 14).

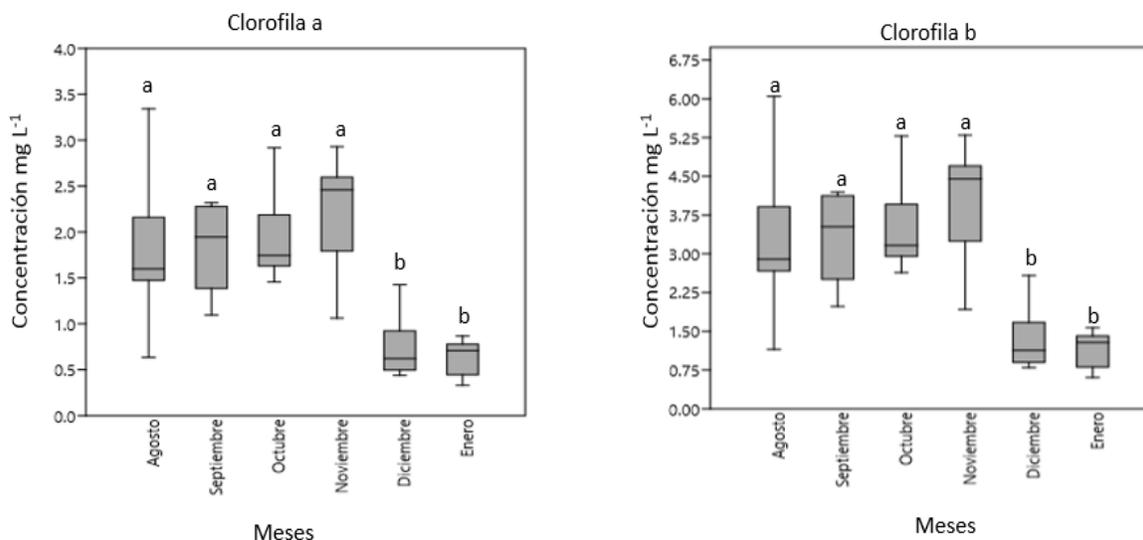


Figura 14. Contenido de clorofilas a y b en el transcurso de los meses. Las barras representan las medias y las desviaciones estándar, las medias con la misma letra son estadísticamente iguales. n= 8.

### 8.2.2 Fluorescencia de clorofilas

El rendimiento cuántico máximo del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) se mantuvo con valores típicos de plantas sanas (de  $0.77 \pm 0.03$  a  $0.81 \pm 0.02$ ) durante el periodo de agosto a diciembre con fluctuaciones mínimas, sin embargo en enero (el periodo con más radiación y más seco) se observó una pérdida de funcionalidad significativa ( $0.69 \pm 0.1$ ;  $P=0.0019$ ).

En contraste con  $F_v/F_m$ , el rendimiento intrínseco del PSII ( $F_v'/F_m'$ ) ( $P=0.000005$ ) disminuyó en septiembre y se recuperó en octubre, sin embargo, durante noviembre, diciembre y enero decreció progresivamente ( $P=0.000005$ ), hasta alcanzar un mínimo de  $0.49 \pm 0.11$  en enero.

El rendimiento cuántico efectivo del PSII ( $\phi_{PSII}$ ) decayó diez veces en su valor ( $P=0.0002$ ) de agosto  $0.79 \pm 0.01$  a septiembre  $0.07 \pm 0.05$ , en los siguientes meses los valores oscilaron en niveles bajos  $0.05 \pm 0.81$  en octubre y  $0.09 \pm 0.03$  en diciembre.

La atenuación no fotoquímica (NPQ) aumentó cien veces ( $P=0.00002$ ) de agosto  $0.01 \pm 0.02$  a enero  $1.19 \pm 0.46$ . La atenuación fotoquímica (qP) mermó exponencialmente de agosto ( $1.01 \pm 0.02$ ) a septiembre ( $0.01 \pm 0.08$ ) y aumentó hasta alcanzar valores diez veces más altos en diciembre ( $0.13 \pm 0.05$ ) y enero ( $0.11 \pm 1.12$ ), ( $P=0.0001$ ) (figura 15).

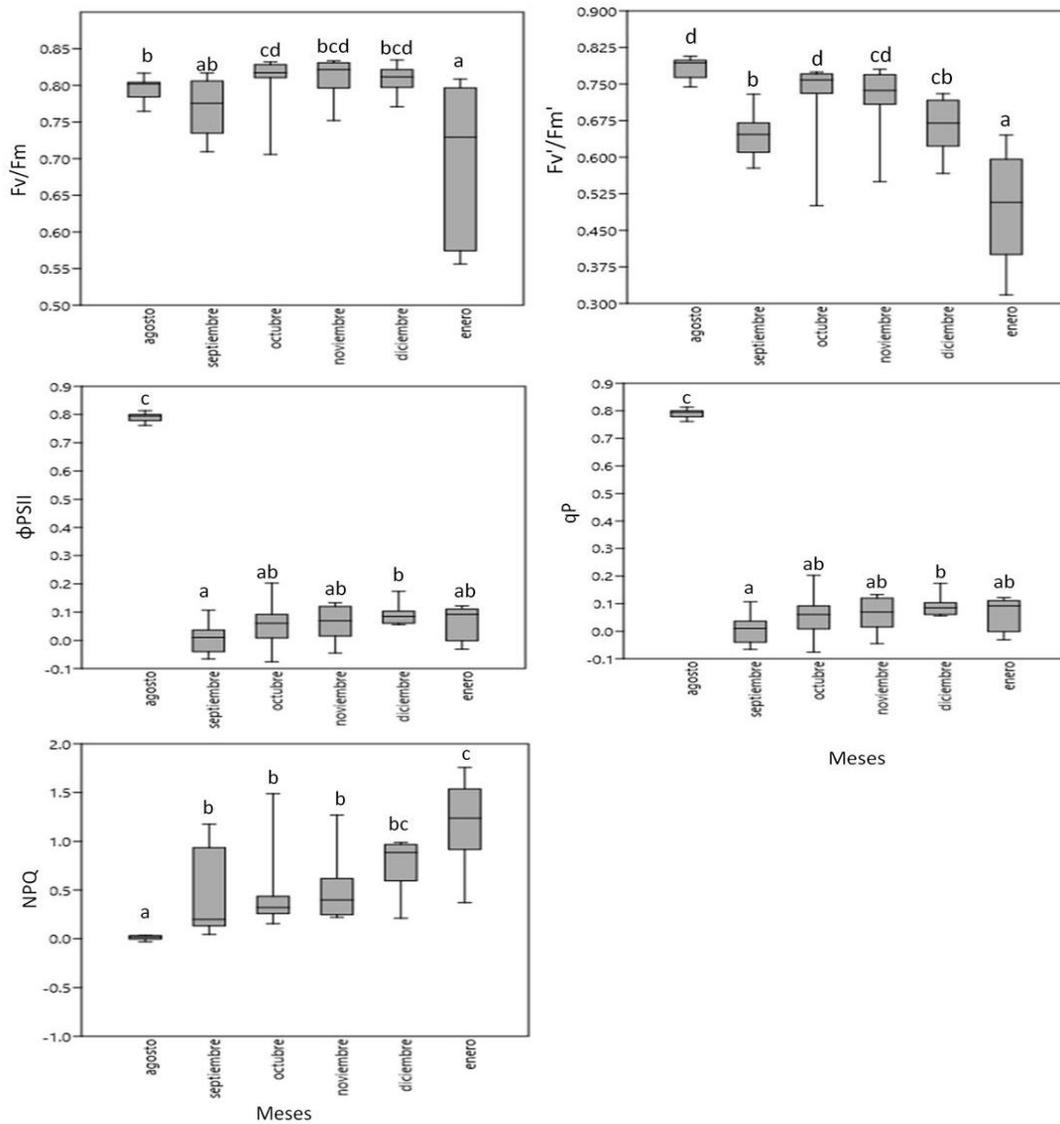


Figura 15. Comportamiento de la fluorescencia de las clorofilas, rendimiento cuántico máximo efectivo ( $F_v/F_m$ ), rendimiento intrínseco ( $F_v'/F_m'$ ), rendimiento cuántico efectivo ( $\phi_{PSII}$ ), atenuación no fotoquímica (NPQ) y atenuación fotoquímica (qP). Las barras representan las medias y las desviaciones estándar, las medias con la misma letra son estadísticamente iguales.  $n=8$ .

### 8.2.3. Contenido de Ácidos orgánicos

Los ácidos orgánicos presentaron valores promedios de -0.015 a 0.0518 meq/g, a pesar de no haber diferencias significativas entre los meses estudiados ( $P=0.3047$ ) en agosto y diciembre se registró un gasto, es decir fotorespiración, de 0.015 meq/g y 0.010 meq/g, respectivamente (Figura 16), los demás meses tuvieron ganancia de acidez al terminar el día.

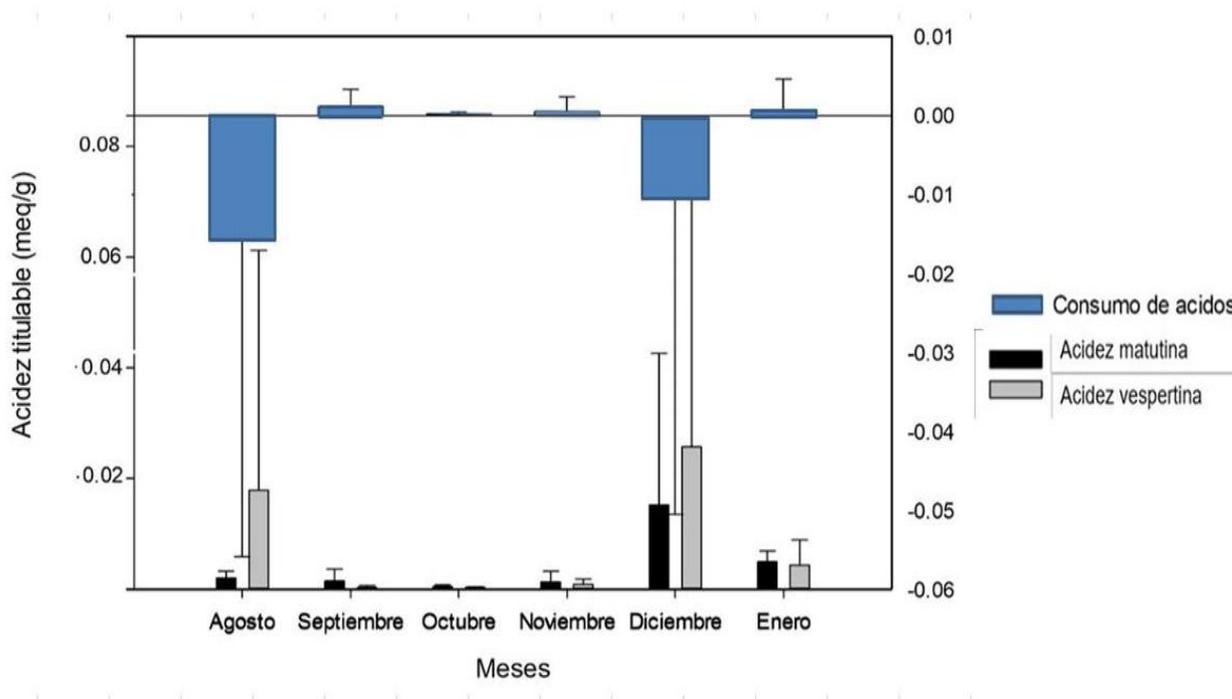


Figura 16. Acidez titulable, mañana y tarde (parte inferior); consumo de ácidos orgánicos por mes (parte superior; barras azules)  $P=0.4311$ ,  $n=8$ . Las barras representan la media y la desviación estándar.

### 8.3 Relación de las respuestas fotosintéticas de *E. oxypetalum* y los cambios mensuales o estacionales de las condiciones microclimática

La prueba de escala multidimensional no métrica (nMSD) refiere que las pruebas fotosintéticas de agosto, diciembre y enero son diferentes al resto de los meses (figura 17) y se comprueba con el análisis de permutación ( $P=0.0001$ ).

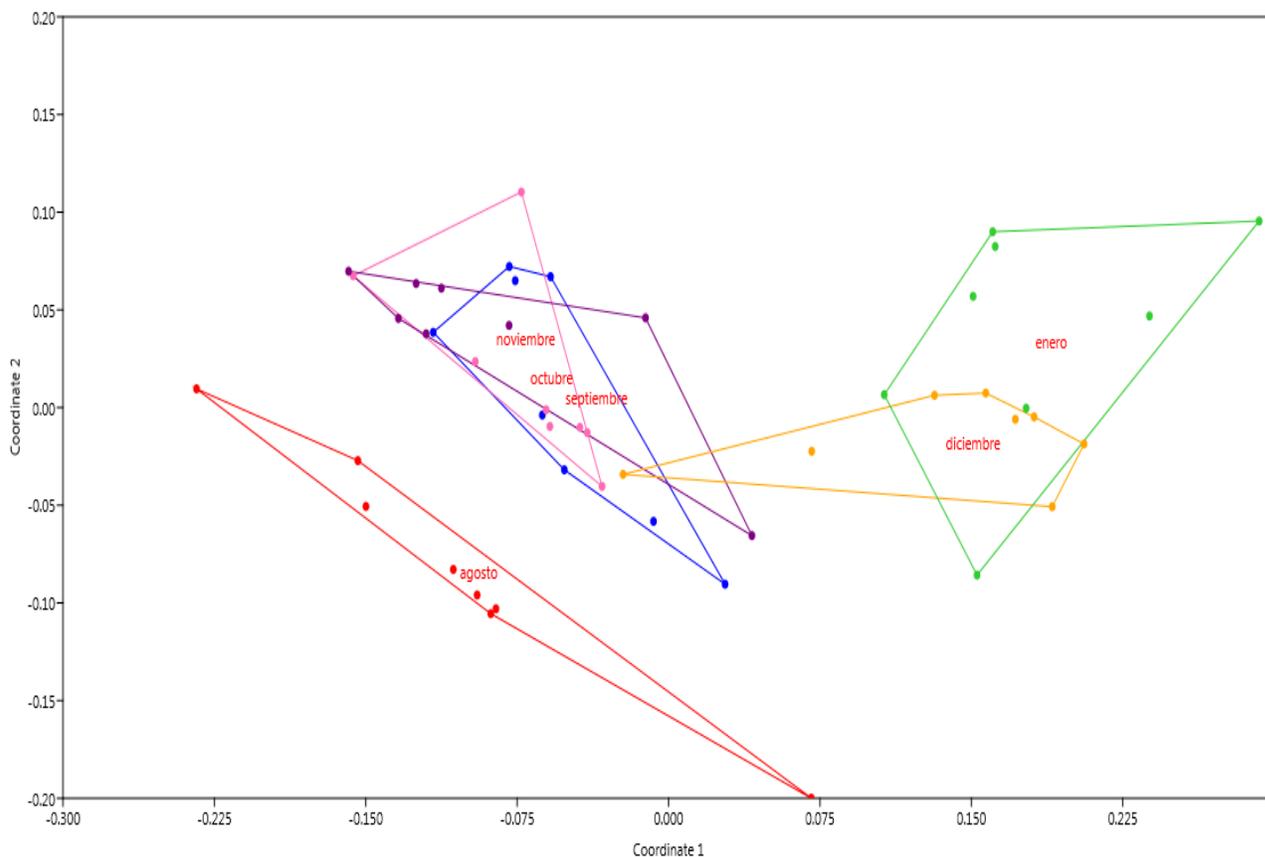


Figura 17. Escalamiento multidimensional no métrico de las respuestas fotosintéticas. Prueba: índice de similitud, Bray-Curtis. PERMANOVA P=0.0001

La correlación canónica (CCA) demuestra la relación entre los factores ambientales y las características fotosintéticas mensuales siendo las muestras de agosto distintas a los demás meses por los valores del rendimiento cuántico efectivo del PSII, donde además influyó la precipitación y la radiación promedio mientras que para los demás meses solo se relacionaron con la temperatura mínima (figura 18). Por otra parte la correlación demuestra que no hubo influencia de la precipitación con las respuestas fotosintéticas. El rendimiento cuántico efectivo del PSII ( $F_m' - F_s$ ) está relacionado con la radiación máxima ( $p=0.023296$ ,  $r=0.32261$ ), la temperatura y radiación promedio ( $p=0.011046$ ,  $r=0.36373$ ;  $p=0.00035775$ ,  $r=0.49413$ ).

La concentración de clorofilas se ve influenciada por la temperatura mínima ( $p=0.0034144$ ,  $r=0.41433$ ) y la temperatura promedio ( $p=0.00044574$ ,  $r=0.48715$ ).

Mientras que la temperatura mínima influye en el rendimiento intrínseco del PSII ( $F_v'/F_m'$ ;  $p=0.004311$ ,  $r=0.40488$ ). La radiación máxima influyó negativamente en el rendimiento cuántico máximo y el rendimiento intrínseco del PSII ( $p=0.00013943$ ,  $r=-0.52246$ ;  $p=0.010938$ ,  $r=-0.36418$ ), de igual forma se comportó la temperatura mínima con la atenuación no fotoquímica ( $p=0.0068988$ ,  $r=-0.38495$ ) (Figura 19).

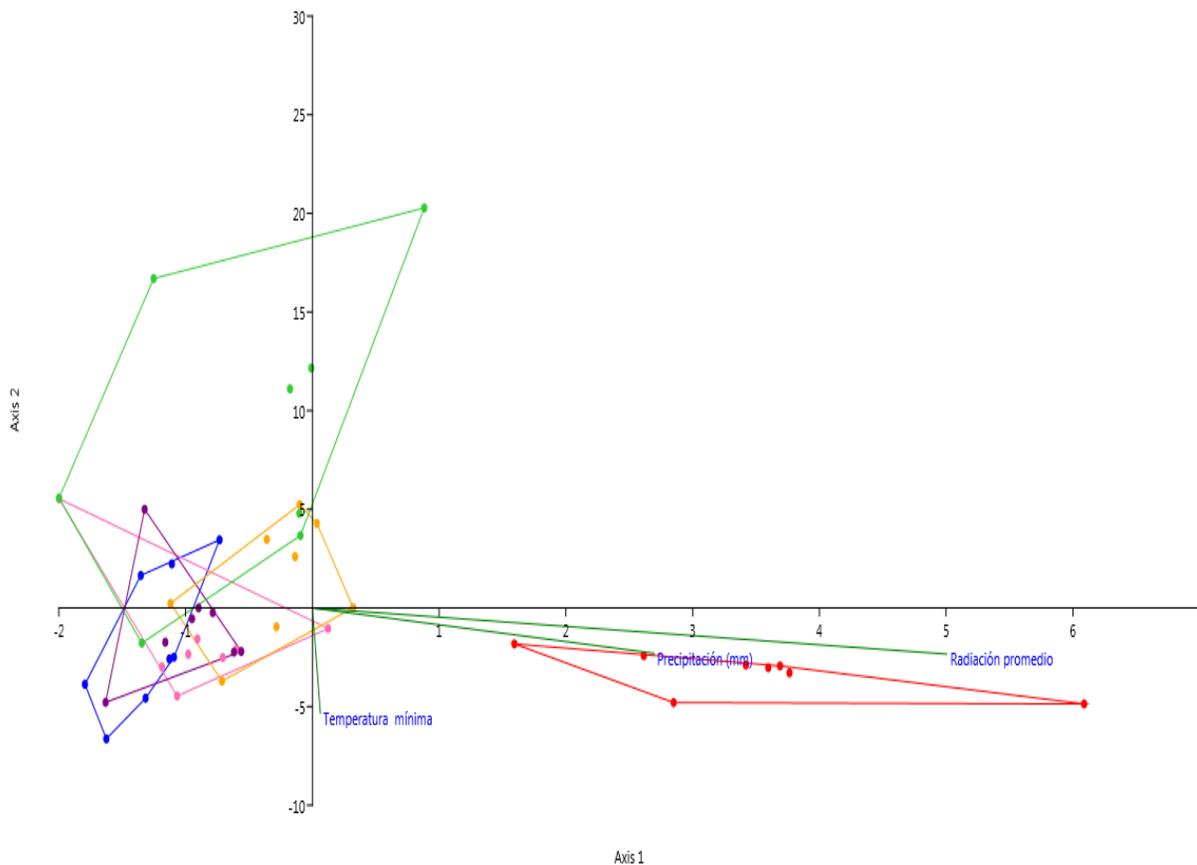


Figura 18. Correlación canónica mensual de las respuestas fotosintéticas y las variables climatológicas. Agosto en líneas color rojo, septiembre en azul, octubre en rosa, noviembre en morado, diciembre en naranja y enero en verde.

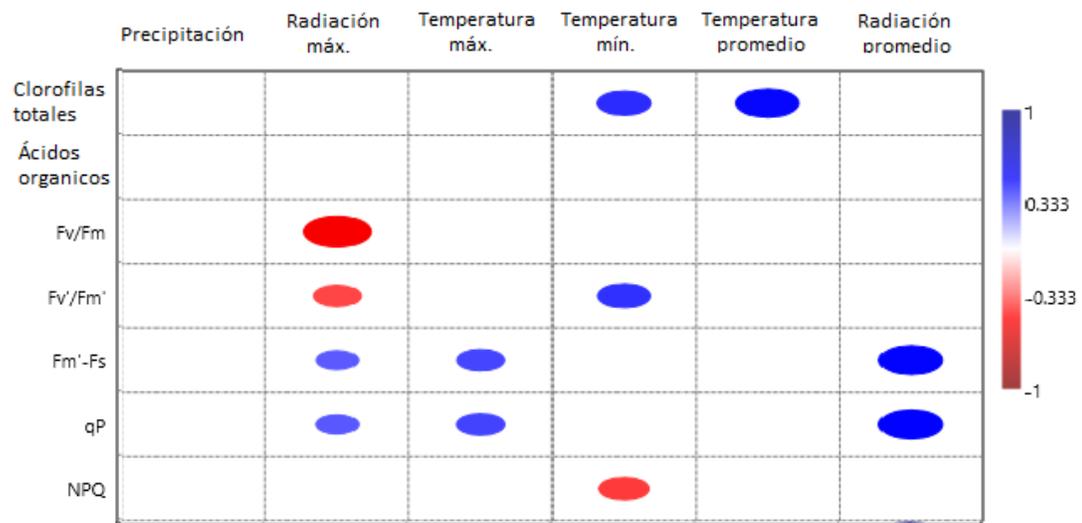


Figura 19. Correlación entre los factores ambientales y las respuestas fotosintéticas. Los óvalos azules representan correlaciones positivas

## IX. Discusión

El trabajo se realizó por seis meses, y abarcó tres meses de la estación lluviosa (agosto, septiembre y octubre) y tres meses de la estación seca (noviembre, diciembre y enero) se monitorearon las variables climáticas (precipitación, temperatura y radiación solar).

Los datos de la micro estación climática demostraron que las condiciones ambientales dentro del área de estudio (condiciones microclimáticas), fueron cambiantes con el transcurso de los meses, en agosto se presentaron los valores más altos de precipitación, temperatura y radiación mientras que en diciembre y enero no se registraron lluvias, la temperatura disminuyó y la radiación incrementó, esto permitió distinguir la temporada de lluvia y de sequía como lo menciona Villalobos-Sánchez (2013). Bajo el dosel de un bosque tropical caducifolio, el aire, la temperatura y la humedad suelen tener variaciones pequeñas, los valores de radiación son bajos en la temporada de lluvia obteniéndose solo un 10% del total de la luz solar, mientras que en la temporada seca, aumenta paulatinamente mientras se reduce el follaje de las hojas debido a la predominancia de la fenología foliar caducifolia en la que se permite el ingreso del 50% de radiación total (Nobel y de la Barrera, 2004; González-Salvatierra, 2009), esto se comprueba en el microclima de la zona de estudios porque la temperatura fue menor a la que se reportó en la zona y la humedad relativa fue mayor.

La tasa fotosintética puede variar en el transcurso de un día y, también, entre las diferentes estaciones del año, así mismo se puede ver afectada por diversos factores tales como la luz, la temperatura, la humedad del aire, la disponibilidad hídrica, el suministro de nutrientes minerales y la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub>, entre otros (Pimental, 2003; Azcón-Bieto et al, 2008). La acidez matutina, constituye el CO<sub>2</sub> asimilado durante la fase nocturna y el consumo diurno de ácido málico hace que en la medición vespertina tenga una menor concentración, esto se puede observar en septiembre, octubre, noviembre y enero, pero no durante agosto y diciembre, Entre las principales respuestas fisiológicas de las plantas epifitas a cambios como el déficit hídrico, la radiación, o

las altas temperaturas, se encuentra una reducción en la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>, la magnitud de la acidificación nocturna, el contenido relativo de agua, el potencial hídrico y la eficiencia cuántica del fotosistema II; así como cambios en las concentraciones de pigmentos (en González-Salvatierra, 2009) en este caso, en agosto aún era temporada de lluvias, pero hubo un aumento en la radiación, esto indica que el metabolismo de *E. oxypetalum* es bastante sensible.

Los factores ambientales referidos en este trabajo permitieron reportar los cambios de las características fotosintéticas en una planta con metabolismo CAM como *Epiphyllum oxypetalum*.

Díaz-Álvarez y colaboradores (2016) mencionan que *Tillandsia makoyana* presenta su máxima acumulación nocturna de acidez en la temporada de lluvias, contrario a lo observado en *E. oxypetalum* que no presentó diferencia entre la estación de lluvia y seca sin embargo la acidez nocturna (ganancia de CO<sub>2</sub>) fue mayor que la matutina como ocurre en *E. phyllanthus* y en las plantas CAM (Andrade y Nobel, 1996), el gasto de ácidos orgánicos en agosto y diciembre puede estar relacionado con el proceso de fotorespiración, en agosto se registró la temperatura más alta y Pimienta (2003) menciona que el aumento en la temperatura incrementa la porción de O<sub>2</sub> disuelto respecto al CO<sub>2</sub> que incrementa la probabilidad de fotorespiración y por tanto la pérdida de la eficacia del proceso.

Los parámetros derivados de la medición de la fluorescencia de clorofilas permite detectar y cuantificar el daño en el aparato fotosintético causado por el estrés ambiental (Strasser *et al.*, 2004, 2010), la fluorescencia de las clorofilas es constante en las plantas en condiciones óptimas de crecimiento y desarrollo, por tanto, las variaciones de éstos parámetros se usan para detectar el estrés lumínico (Lüttge, 2000), el estrés por frío (Krause 1994; Koscielniak y Biesaga-Koscielniak, 1999), por temperaturas altas (Georgieva y Yordanov 1993; Srivastava y Strasser 1997; Bukhov y Carpentier 2000) y por estrés hídrico moderado a severo (Georgieva *et al.*, 2005, 2007; Goltsev *et al.*, 2012). Los valores típicos de Fv/Fm en plantas libres de estrés oscilan en 0.83 (Hazen *et al.*, 2017), Mishra (2018) refiere que valores más bajos de 0.8 podrían representar algún tipo de fotodaño del fotosistema II y ser el reflejo de condiciones estresantes, esto se comprueba

en plantas C3 y C4, por ejemplo, cuando *Pinus leucodermis* se expone a radiación alta su eficiencia fotosintética decae sensiblemente por debajo de 0.83, (Colom *et al.*, 2003); sin embargo otras especies, tienen normalmente valores ligeramente más bajos, como *Pinus halapensis* 0.78 (Cerrillo *et al.*, 2004), *Olea europea* 0.67 (Khaleghi, 2012) y *Hordeum vulgare* 0.67 que disminuyen cuando son sometidas a estrés. Algunas plantas con fotosíntesis tipo CAM tienen valores similares, en *Hylocereus undatus* el valor típico es de 0.85 (Andrade, *et al.*, 2006), en *Tillandsia brachycaulos* 0.75 a 0.8 (Cervantes, 2003; González-Salvatierra, 2009) y en *Bromelia karatas* 0.8 (González-Salvatierra *et al.*, 2013), la disminución en los valores de la eficiencia fotosintética está comúnmente relacionada con las altas temperaturas, el flujo de fotones fotosintéticos y la sequía. En el caso de *E. oxypetalum*, los valores de Fv/Fm se mantuvieron durante el periodo de lluvia y en dos de los tres meses de sequía, reduciéndose significativamente en el último mes, ello probablemente se debió a la conjunción de factores ambientales, tales como la disminución de la cobertura vegetal y con ello el aumento de la radiación como lo indica el análisis de correlación. Es decir, las condiciones microclimáticas del hábitat están contribuyendo a que las plantas sufran estrés y activen los sistemas de fotoprotección.

El rendimiento cuántico efectivo ( $\phi$ PSII) es un valor teórico que permite estimar el funcionamiento del fotosistema y es proporcional al rendimiento de la asimilación de CO<sub>2</sub> en condiciones no fotorrespiratorias (Genty *et al.*, 1989). *E. oxypetalum* tuvo rendimientos cuánticos bajos que decayeron de forma drástica en los meses de menor asimilación de CO<sub>2</sub>, el rendimiento cuántico efectivo bajo demuestra que cuando las plantas están sometidas a estrés, tendrán menos oportunidad de asimilar CO<sub>2</sub> y por tanto de hacer frente a las mismas condiciones.

Por su parte los valores del rendimiento cuántico efectivo del PSII ( $\phi$ PSII) inician conforme lo esperado, sin embargo hay una disminución drástica y las plantas no logran reponerse, los cambios en el rendimiento cuántico efectivo ( $\phi$ PSII) a la luz pueden deberse a cambios en la proporción de centros del PSII en

estado abierto (estimado por  $qP$ ) los valores bajos del rendimiento cuántico en los meses más secos, podrían indicar que las plantas del experimento no soportarán con facilidad más condiciones desfavorables, o que sus estrategias de resistencia implican disminuir al mínimo sus potencialidades fotosintéticas y por tanto el crecimiento.

También se sabe que rendimiento intrínseco del PSII ( $F_v'/F_m'$ ) representa la eficiencia de los centros abiertos del PSII y su disminución representa un mayor nivel de disipación por mecanismos térmicos (Tambussi y Graciano, 2010), por lo que su caída en septiembre inciden directamente en la baja fotoasimilación, los valores tan bajos del rendimiento cuántico efectivo y los cambios, suelen estar relacionados con el modo de disipación de la energía, en particular la atenuación no fotoquímica (NPQ) sugiere que las plantas comenzaron a convertir la xantofila violaxantina en zeaxantina como un mecanismo de fotoprotección disipando el exceso de energía luminosa en forma de calor en las hojas (Krause y Weis, 1991; Rohacek y Bartak, 1999; Azcon-Bieto, 2008).

Tal como lo menciona Björkman (1981) y Pimienta (2003) la disminución en la concentración de las clorofilas a y b, así mismo la clorofila total, se encuentra relacionada a la exposición de las plantas a bajas temperaturas y la radiación solar al tratarse de los meses de invierno y de la temporada de sequía, que permitió la entrada de mayor radiación solar al sotobosque.

En su conjunto los valores y parámetros que derivaron de la medición de la fluorescencia y fotosíntesis, indican que las plantas sufrieron cambios en su fisiología que están correlacionados con las condiciones microambientales, provocando estrés en las plantas sobre todo en la temporada seca, este estrés se relaciona con la alza en la radiación y en las temperaturas. Los hallazgos anteriores sugieren que aunque *E. oxypetalum* está adaptada a ambientes áridos como los Bosques Tropicales Caducifolios, necesitan un microambiente donde la radiación sea baja para su sobrevivencia.

## IX. CONCLUSIONES

Las condiciones ambientales de radiación solar, precipitación y temperatura permiten señalar que el sitio de estudio ubicado en Berriozábal Chiapas presenta la estacionalidad típica de un bosque seco tropical, incluyendo una temporada de lluvia (agosto, septiembre y octubre) y otra de sequía (noviembre, diciembre y enero).

Las variaciones en la radiación y temperatura del BST influyeron en varias o algunas respuestas fotosintéticas de *Epiphyllum oxypetalum*.

Las temperaturas más bajas parecen explicar la disminución de la concentración de clorofilas a y b en diciembre y enero.

La eficiencia del fotosistema II de *E. oxypetalum* es sensible a la radiación solar y los cambios en la temperatura. Las plantas activan procesos de fotoprotección relacionado con el ciclo de los pigmentos auxiliares a la fotosíntesis (xantofila /zeaxantina) respaldado por los parámetros de atenuación fotoquímica.

Las plantas de *E. oxypetalum* presentaron mecanismos de disipación fotoquímica debido al exceso de radiación o temperatura.

*E. oxypetalum* parece mantener una ganancia de carbono constante entre las estacionalidades, aunque hay ciertos indicios de gastos de carbono que puede estar relacionada con la temperatura alta.

Estos resultados indican que aunque estas plantas están adaptadas a los ambientes caducifolios, sí presentan preferencias por microambientes más sombreados que les permitan conservar la humedad y su eficiencia fotosintética.

## X. Referencias documentales

- Adams, P. Nelson. D.E., Yamada S., Chmara W., Jensen, R.G., Bohnert, H.J. 1998. Growth and Development of *Mesembryanthemum crystallinum* (Aizoaceae). *New Phytol.* 138:171-190.
- Andrade J., Rengifo E., Ricalde M.F., Simá J.L., Cervera J.C. y Vargas-Soto G. 2006. Microambientes de luz, crecimiento y fotosíntesis de la pitahaya (*Hylocereus undatus*) en un agrosistema de Yucatán, México. *Agrociencia* 40:687-697.
- Andrade, J., y Nobel, P. S. 1996. Habitat, CO<sub>2</sub> uptake and growth for the CAM epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* in a Panamanian tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 12 (02): 291-306.
- Andrade, J., y Nobel, P. S. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica* 29: 261-270.
- Azcón-Bieto, J. y Talón, M. 2008. Fundamentos de Fisiología Vegetal. McGraw-Hill – Interamericana. Madrid.
- Benzing, D. H. 1990. Vascular epiphytes: general biology and related biota. *Cambridge University Press*. 354 p.
- Bezaury-Creel, J. 2010. Las selvas secas del Pacífico Mexicano en el contexto mundial. En Ceballos, G., García, A., Espinoza, E. y Bezaury-Creel, J. (eds.). Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Alianza WWF-Telcel, Ecociencia S.C., Telmex.
- Björkman, O. 1981. Response to different quantum flux densities. In Lange, O., Nobel, P. S., Osmond, C. y Ziegler, H. (Eds.). *Physiological Plant Ecology*. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. Ed. Universidad Autónoma de México. D. F.

- Britannica, The editors of Encyclopedia. 12 mayo 2020. "Cactus". *Encyclopedia Britannica*. <https://www.britannica.com/plant/cactus>. Consultado el 8 de agosto de 2021.
- Bukhov, N. y Carpentier, R. 2000. Heterogeneity of photosystem II reaction centers as influenced by heat treatment of barley leaves. *Physiologia plantarum* 110 (2): 279-285.
- Ceja, R. J., Espejo, S. A., López, F. R., García, C. J., Mendoza, R. A. y Pérez, G. B. 2008. Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. *Ciencias*. 91: 34-41.
- Cerén, L. J., Menjívar, C. J. y Arias, M. A. 2015. Diversidad de cactus de El Salvador. Ed. Museo de Historia Natural de El Salvador. San Salvador.
- Cervantes Arango, S. E., 2003. Micro-ambiente de luz, crecimiento y fotosíntesis de *Tillandsia brachycaulos* Schtdl. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida, Yucatán, México.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México, DF.
- Colom, M., Pini Prato, E. y Giannini, R. 2003. Chlorophyll fluorescence and photosynthetic response to light in 1-year-old needles during spring and early summer in *Pinus leucodermis*. *Trees* 17, no. 3: 207– 210.
- Comité Estatal de Información Estadística y Geográfica (CEIEG). 2018. Mapas Municipales de Chiapas: Berriozábal. <http://www.ceieg.chiapas.gob.mx/perfiles/Inicio>. Consultado el 12 de agosto de 2021.
- Damon, A. 2003. Las epífitas. *Ecosur*. 18: 17-20.
- Daubenmire, R., F. 2001. Ecología Vegetal. Tratado de Autoecología de plantas. Ed. Limusa. México.
- De la Rosa-Manzano, E., Andrade, J. L., Zotz, G., Reyes-García, C. 2014. Respuestas fisiológicas a la sequía, de cinco especies de orquídeas epífitas, en dos selvas secas de la península de Yucatán. *Botanical Sciences*. 92 (4): 607-616.

- Díaz-Álvarez, E. A., Rojas-Cortés, A. P. y de la Barrera, E. 2017. Acumulación nocturna de acidez titulable por *Tillandsia makoyana* (Bromeliaceae) epífita de la selva baja caducifolia. *Revista internacional de botánica experimenta* 86: 278-281.
- Fernández, M. y Gyenge, J. 2010. Técnicas y medición en ecofisiología vegetal: conceptos y procedimientos. Ediciones INTA. Buenos Aires.
- Frías-Castro, A., Contreras, S., Macías-Rodríguez, M., Bugarín, L. 2018. Los copales y papelillos del Estado de Jalisco. Universidad de Guadalajara Ed. Prometeo. Jalisco.
- Gabrilenko, V., Ladiguina, M. y Xandovina, L. 1975. Gran guía de prácticas de fisiología vegetal. Ed. Gran Escuela. Moscú.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Universidad Autónoma de México 4a, ed. México.
- Genty, B. Briantais, J. y Baker, N. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electrontransport and quenching of Chlorophyll fluorescence. *Bioch and Bioph acta* 990: 87-92.
- Gentry, A. y Dodson, C. 1987. Diversity and biography of neotropical vascular epiphytes. *Botanical garden* 74 (2): 205-233.
- Georgieva, K., Maslenkova, L., Peeva, V., Markovska, Y., Stefanov, D. Y Tuba, Z. 2005. Comparative study on the changes in photosynthetic activity of the homoiochlorophyllous desiccation-tolerant *Haberlea rhodopensis* and desiccation-sensitive spinach leaves during desiccation and rehydration. *Photosynthesis Research* 85: 191-203
- Georgieva, K., Szigeti, Z., Safari, E., Gaspar, L., Maslenkova, L., Peeva, L. Y Tuba, Z. 2007. Photosynthetic activity of homoio chlorophyllum os desiccation tolerant plant *Haberlea rhodopensis* during dehydration and rehydration. *Plant* 225: 955-964.
- Georgieva, K y Yordanov I. 1993. Temperature dependence of chlorophyll fluorescence parameters of pea seedlings. *Journal of Plant Physiology* 142 (2): 151-155.

- Gibson, A. C. y Nobel, P. S. 1986. The cactus Primer. Harvard University Press, Londres.
- González-Salvatierra. 2009. Antioxidantes y fotoprotección en dos especies con metabolismo ácido de las crasuláceas en una selva baja de Yucatán (Tesis de doctorado). Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, México.
- González-Salvatierra, C., Andrade, J. L., Orellana, R., Peña-Rodríguez y Reyes-García, C. 2013. Microambiente lumínico y morfología y fisiología foliar de *Bromelia karatas* (Bromeliaceae) en una Selva Baja Caducifolia de Yucatán, México. *Botanical Sciences* 9 (1): 75-84.
- Govindjee. 1995. Sixty the years since kautsky: chlorophyll a fluorescence. *Journal of Plant Physiology* 22: 131-160.
- 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.
- Granados-Sánchez, D., López-Ríos, G., Hernández-García, M. y Sánchez-González, A. 2003. Ecología de las plantas epífitas. *Chiapingo. Serie de Ciencias Forestales y del Ambiente*. 9(2): 101-111.
- Hietz P. y Briones O. 1998. Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *O ecología* 114:305-316.
- Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal (INAFED). 2010. Enciclopedia de los Municipios y Delegaciones de México; Estado de Chiapas: Berriozábal. <http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM07chiapas/municipios/07012a.html>. Consultado el 18 de marzo de 2018.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2018. Espacio y datos de México: Chiapas, Berriozábal. <http://www.beta.inegi.org.mx/app/mapa/espacioydatos/default.aspx?ag=07012>. Consultado el 17 de marzo de 2018.

- Kalaji, HM, Jajoo, A., Oukarroum, A., Brestic, M., Zivcak, M., Samborska, IA, y Cucharón, RJ (2016). La clorofila a fluorescencia como herramienta para monitorear el estado fisiológico de las plantas en condiciones de estrés abiótico. *Acta physiologia e plantarum*, 38 (4), 102.
- Khaleghi, E., Arzani, K., Moallemi, N. y Barzegar, M. 2012. Evaluación del contenido de clorofila y parámetros de fluorescencia de clorofila y relaciones entre clorofila a, b y índice de contenido de clorofila bajo estrés hídrico en *Olea europaea* cv. Dezful. *Academia Mundial de Ciencias, Ingeniería y Tecnología*, 6, 1154-1157.
- Kochhar, S. y Gujral, S. 2021. Plant physiology. Theory and applications. University of Delhi.
- Koscielniak, J y Biesaga-Kocielniak, J. 1999. Effects of exposure to short periods of suboptimal temperature during chill (5°C) on gas exchange and chlorophyll fluorescence un Maize Srrdlings (*Zea mays* L.). *Journal of agronomy and crop science* 183 (4):231-241.
- Krause, H. G. 1994. Photoinhibition induced by low temperatures. Photoinhibition of photosynthesis. *Molecular Mechanism to the Field*. 33-348.
- Krause y Weis, 1991- obtenido en Gil Martinez, F.1995. Fisiología Vegetal. Ed. Mundi-prensa. México.
- Ledent, J. 2002. Déficit hídrico de las plantas: Respuestas al déficit hídrico. Comportamiento morfofisiológico. CGI. Bélgica.
- Lim T.K. 2014 *Epiphyllum oxypetalum*. In: Edible Medicinal And Non-Medicinal Plants. *Springer*. Dordrecht.638-640.
- Lira Saldívar, R., H. 2007. Fisiología vegetal. 2 ed. (2010) Trillas. México
- Lüttge, U. 1987. Carbondioxide and water demand: crassulacean acid metabolism (CAM), a versatile ecological adaptation exemp lifying the need for integration in ecophysiological work. *New Phytologist*. 106: 593-629.
- Miranda, F. 2015. La Vegetación de Chiapas. Ed. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. México.

- Mishra, A. N. 2018. Chlorophyll fluorescence: a practical approach to study ecophysiology of green plants. *Advances in Plant Ecophysiology Techniques*, 77-97.
- Mouget, J. Y Tremblin, G. 2002. Suitability of the fluorescence monitoring system (FMS, Hansatech) for measurement of photosynthetic characteristics in algae. *Aquatic Bot* 74: 219-231.
- Neto, A. T., Campostrini, E. Oliveira, G. Y Bressan-Smith, R. 2005. Photosynthetic pigments nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. *Si. Hortic* 104(2): 199-209.
- Niinemets, U. and Valladares, F. 2004. Photosynthetic acclimation to simultaneous and interact in environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints. – *Plant Biol.* 6: 254–268.
- Nobel, P. S. y De la Barrera, E. 2004. CO<sup>2</sup> Uptake by cultivated hemiepiphytic cactus, *Hylocereus undatus*. *Annals of Applied Biology*. 144: 1-8.
- Pennigton, T, D. y Sarukhán, J. 1998. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Ed. Universidad Autónoma de México, FCE. México
- Pimienta Barrios, E. 2003. Ecofisiología de la fotosíntesis. Temas selectos en Ecofisiología y Fisiología vegetal. Ed. Pandora. Guadalajara, Jalisco.
- Reyes-García, C. Griffiths, H., Rincón, E., y Huante, P. 2008. Niche differentiation in tank and atmospheric bromeliads of a seasonally dry forest. *Biotropica*.
- Rodés García, R., y Collazo Ortega, M. 2006. Manual de prácticas de fotosíntesis Ed. Las prensas de ciencias. México.
- Roháček, K. y Barták, M. 1999. Technique of the modular Chlorophyll fluorescence: basic concepts, useful parameters, and some applications. *Photosynthetica* 37 (3): 339-363.
- Rzedowski, J. 1983. Vegetación de México. Ed. Limusa. México.
- Schreiber, U., Schliwa, U. Y Bilger, W. 1986. Continuous recording of photochemical and nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis* 10:51-62.

- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2010. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio Lista de especies en riesgo. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación Cd. Mx., México.[http://dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010](http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010)
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2012. Informe de la situación del medio ambiente en México. Compendio de estadísticas ambientales. Indicadores clave y de desempeño ambiental. México.
- Smillie, R. Y Hetherington, S. 1990. Screening for stress tolerance by chlorophyll fluorescence. En Hashimoto, Y., Kramer, P., Nonami, H. Y Strain, R. (Eds). Techniques in Plant Science. Academic Press, San Diego, CA.
- Smith, T., M. y Smith, R., L. 2007. Ecología. Ed. Pearson Educación. Madrid
- Solomon, E., Berg L. y Martín, D. 2008. Biología. 8va edición. McGraw Hill Interamericana de España.
- Strasser, R.J., Tsimilli-Michael, M., Qiang, S. Y Goltsev, V. 2010. Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. Biochimical et Biophysica Acta (BBA)- Bioenergetics 1797(6-7):1313-1326.
- Strasser, R.J, Tsimilli-Michael, M. y Srivastava, A. 2004. Análisis del transitorio de fluorescencia de clorofila a. En clorofila a fluorescencia (págs. 321-362). Springer, Dordrecht.
- Tambussi y Graciano. 2010. La fluorescencia modulada de la clorofila: método del pulso saturante. En Fernández, Ma. E. y Gyenge, J. Técnica de Medición en Ecofisiología Vegetal: Conceptos y Procedimientos. Bariloche San Carlos de Bariloche. CONICET-INTA EEA
- Trejo, V., I. 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones geográficas*. 39: 40-53.

- Tropicos Missouri Botanical Garden. 2021. <https://www.tropicos.org/name/5101079>. Consultado el 05 de agosto de 2021.
- Villalobos-Sánchez. 2013. El contexto físico y su importancia para la preservación de la biodiversidad en Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). La Biodiversidad de Chiapas: Estudio del estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Gobierno del Estado de Chiapas, México.
- Villegas, J. C., Tobón, C., y Breshears, D. D. 2008. Fog interception by non-vascular epiphytes in tropical montane cloud forests: Dependencies on gauge type and meteorological conditions. *Hydrological Processes: An International Journal*, 22 (14), 2484-2492.
- Winter, K. 2019. Ecophysiology of constitutive and facultative CAM photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*. 70: 6495-6508.
- Winter, K., García, M. y Holtum, J. 2011. Drought-stress-induced up regulation of CAM in seedlings of a tropical cactus, *Opuntia elatior*, operating predominantly in the C<sub>3</sub> mode. *Journal of Experimental Botany*. 65: 4037-4042.
- Winter, K. y Smith, J. 1996. Crassulacean Acid Metabolism. Biochemistry Ecophysiology and Evolution. *Springer*. 114: 360-385.
- Winter, K. 2011. Intro
- Yên, V. 2008. Hoa quỳnh, nu hoàng trong đêm. (The queen of the night). *Tap Chí Nghiên Cứu và Phát Triển*. 69: 82-87.
- Zotz, G. y Andrade, J. L. 1998. Water relations of two co-occurring epiphytic bromeliads. *Journal of Plant Physiology*. 152: 545-554.
- Zotz, G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Botanical Journal*. 171 (3): 453-481.
- Zotz, G. 2016. Physiological ecology. In: Zotz, G. (Ed.). Plants on plants - The biology of vascular epiphytes. Springer. Cham, Switzerland.

## XI. Anexos

### Anexo 1. Promedios de los factores ambientales

Mes	Precipitación (mm)	Radiación (W/m <sup>2</sup> )	Temperatura (°C)	
Agosto		98	14.2939946	23.8638548
Septiembre	53.56	10.8350575	23.2920474	
Octubre	64.57	6.7989286	22.6375833	
Noviembre	3.02	6.45041667	21.3707167	
Diciembre	0	6.00949074	20.3834792	
Enero	0	8.8562037	19.9515472	

### Anexo 2. Resúmenes estadísticos de las clorofilas de *E. oxypetalum*

#### a) Clorofila a

	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero
N	8	8	8	8	8	8
Min	0.6339833	1.09521	1.456923	1.061093	0.4384133	0.3327267
Max	3.341457	2.316213	2.916597	2.926857	1.42535	0.86836
Sum	14.33636	14.72622	15.47298	17.87562	5.883977	5.127667
Mean	1.792045	1.840777	1.934122	2.234453	0.7354971	0.6409583
Std. error	0.275318	0.166535	0.1662382	0.2122557	0.1156686	0.06718484
Variance	0.6063998	0.2218712	0.2210812	0.3604199	0.1070338	0.03611043
Stand. dev	0.7787168	0.471032	0.4701927	0.6003498	0.3271602	0.1900274
Median	1.598188	1.943188	1.746295	2.458082	0.6234517	0.709015
25 prcnil	1.473846	1.385997	1.630678	1.793437	0.49693	0.4449725
75 prcnil	2.160386	2.277303	2.187051	2.596514	0.9235658	0.7791217
Skewness	0.8749054	-0.5394172	1.468397	-1.179936	1.580947	-0.7106577
Kurtosis	2.204411	-1.347607	2.175213	1.055416	2.402422	-0.8163227
Geom. Mean	1.639041	1.782025	1.890276	2.144292	0.6840622	0.6117844
Coeff. var	43.4541	25.58875	24.31039	26.86787	44.48151	29.64739

#### b) Clorofila b

	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero
N	8	8	8	8	8	8
Min	1.149133	1.982953	2.638813	1.92172	0.7935933	0.60382
Max	6.050547	4.196027	5.27946	5.297847	2.5812	1.57192
Sum	25.96635	26.66984	28.01732	32.36238	10.65532	9.288
Mean	3.245793	3.33373	3.502165	4.045298	1.331915	1.161

<b>Std. error</b>	0.4984566	0.3016792	0.3006525	0.3842566	0.2094265	0.1215258
<b>Variance</b>	1.987672	0.7280825	0.7231353	1.181225	0.3508756	0.1181481
<b>Stand. dev</b>	1.409848	0.8532775	0.8503736	1.086842	0.5923475	0.3437268
<b>Median</b>	2.894643	3.52156	3.164657	4.451297	1.129603	1.28383
<b>25 prcnil</b>	2.668858	2.508778	2.951905	3.245398	0.89996	0.806145
<b>75 prcnil</b>	3.912447	4.122697	3.958368	4.700187	1.67199	1.411635
<b>Skewness</b>	0.874053	-0.5416855	1.468839	-1.180337	1.581677	-0.7107344
<b>Kurtosis</b>	2.201151	-1.345653	2.182055	1.049838	2.407825	-0.8189117
<b>Geom.</b>						
<b>Mean</b>	2.968906	3.227237	3.422952	3.882097	1.238807	1.108325
<b>Coeff. var</b>	43.43616	25.59528	24.28137	26.86679	44.47337	29.6061

### Anexo 3. Resumen estadístico de la titulación de ácidos orgánicos

	agosto	Septiembre	octubre	noviembre	diciembre	Enero
<b>N</b>	8	8	8	8	8	8
<b>Min</b>	-0.1240705	-0.0006179	-1.20E-05	0.00215591	-0.1148247	0.00548272
<b>Max</b>	0.00215012	0.00650913	0.00069466	0.0048427	0.01553058	0.4107965
<b>Sum</b>	-0.1264432	0.00877761	0.00145611	0.00381431	0.08365267	0.4151098
<b>Mean</b>	-0.0158054	0.0010972	0.00018201	0.00047679	0.01045658	0.05188872
<b>Std. error</b>	0.01549603	0.00079555	8.08E-05	0.00069668	0.01506301	0.05129172
<b>Variance</b>	0.00192102	5.06E-06	5.23E-08	3.88E-06	0.00181515	0.02104673
<b>Stand. dev</b>	0.04382939	0.00225014	0.00022861	0.0019705	0.04260462	0.1450749
<b>Median</b>	7.96E-05	0.00046583	0.00010072	4.33E-05	0.00125634	0.00224506
<b>25 prcnil</b>	0.00502836	-2.58E-05	3.13E-05	0.00010607	0.00056668	0.00356363
<b>75 prcnil</b>	0.00167264	0.0009772	0.0002603	0.00073792	0.00948576	0.00464193
<b>Skewness</b>	-2.807335	2.513451	1.927183	1.606598	-2.710897	2.824181
<b>Kurtosis</b>	7.907567	6.731788	4.08604	4.46174	7.530087	7.982103
<b>Geom.</b>						
<b>mean</b>	0	0	0	0	0	0
<b>Coeff. var</b>	-277.3065	205.0802	125.599	413.2852	-407.443	279.5885

### Anexo 4. Resumen estadístico de la fluorescencia de clorofilas

#### a) Rendimiento cuántico máximo efectivo del PSII (Fv/Fm)

	agosto	Septiembre	octubre	noviembre	diciembre	Enero
<b>N</b>	8	8	8	8	8	8

<b>Min</b>	0.764553	0.7093211	0.7057907	0.752099	0.7707302	0.5563801
<b>Max</b>	0.8166864	0.8167885	0.8318782	0.8333729	0.8345181	0.8085575
<b>Sum</b>	6.367411	6.160997	6.450907	6.487329	6.472602	5.573467
<b>Mean</b>	0.7959264	0.7701247	0.8063634	0.8109161	0.8090752	0.6966833
<b>Std. error</b>	0.00573453	0.01346363	0.01464021	0.00968879	0.00691896	0.03772125
<b>Variance</b>	0.00026308	0.00145015	0.00171469	0.00075098	0.00038298	0.01138314
<b>Stand. dev</b>	0.0162197	0.03808089	0.04140876	0.02740402	0.01956978	0.1066918
<b>Median</b>	0.8018356	0.7754832	0.8172486	0.8213757	0.8115844	0.7292498
<b>25 prcntil</b>	0.7841922	0.7346166	0.8104133	0.7964005	0.7971918	0.5743311
<b>75 prcntil</b>	0.8042762	0.8060155	0.8282889	0.8307436	0.8215156	0.7966604
<b>Skewness</b>	-1.060238	-0.4182534	-2.621466	-1.679255	-1.009017	-0.3976254
<b>Kurtosis</b>	1.117008	-0.9435854	7.135789	2.781576	1.373211	-1.972362
<b>Geom.</b>						
<b>mean</b>	0.7957801	0.7692911	0.8053643	0.8104987	0.8088655	0.6892455
<b>Coeff. var</b>	2.037839	4.94477	5.135248	3.379391	2.418784	15.31425

**b) Rendimiento intrínseco del PSII (Fv'/Fm')**

	agosto	Septiembre	octubre	noviembre	diciembre	Enero
<b>N</b>	8	8	8	8	8	8
<b>Min</b>	0.744001	0.5777328	0.5005462	0.5498302	0.5667691	0.3177357
<b>Max</b>	0.8072228	0.7294013	0.7746012	0.7806064	0.7300522	0.6452164
<b>Sum</b>	6.266857	5.170446	5.804568	5.76049	5.307157	3.943685
<b>Mean</b>	0.7833572	0.6463058	0.725571	0.7200613	0.6633946	0.4929606
<b>Std. error</b>	0.00780244	0.01642285	0.03264573	0.02623225	0.01984224	0.03941998
<b>Variance</b>	0.00048702	0.00215768	0.00852595	0.00550505	0.00314972	0.01243148
<b>Stand. dev</b>	0.02206863	0.04645085	0.09233608	0.07419601	0.05612234	0.1114965
<b>Median</b>	0.7932904	0.6466674	0.7583217	0.7367813	0.6700311	0.5074495
<b>25 prcntil</b>	0.7633525	0.6100201	0.7309478	0.7085788	0.6228019	0.4005918
<b>75 prcntil</b>	0.7989891	0.6703079	0.7706171	0.7694113	0.7167479	0.5958664
<b>Skewness</b>	-0.9246844	0.3700451	-2.665213	-2.077474	-0.4965666	-0.1746451
<b>Kurtosis</b>	-0.356163	0.5272932	7.270812	4.890261	-0.5450114	-0.833429
<b>Geom.</b>						
<b>Mean</b>	0.7830815	0.644858	0.7193041	0.7162795	0.6612627	0.4813034
<b>Coeff. var</b>	2.817186	7.187131	12.72599	10.30412	8.459872	22.61773

**c) Rendimiento cuántico efectivo del PSII ( $\phi$ PSII)**

	agosto	Septiembre	octubre	noviembre	diciembre	Enero
<b>N</b>	8	8	8	8	8	8
<b>Min</b>	0.7615622	-0.0657967	-0.0763231	0.04480091	0.05566814	0.03153383
<b>Max</b>	0.8137657	0.1067105	0.2025168	0.1325612	0.1732469	0.1217877
<b>Sum</b>	6.328571	0.06208581	0.4501671	0.4925278	0.7226024	0.4935641

<b>Mean</b>	0.7910714	0.00776073	0.05627089	0.06156597	0.0903253	0.06169551
<b>Std. error</b>	0.00575081	0.01910967	0.02883349	0.02154434	0.01341308	0.02120361
<b>Variance</b>	0.00026457	0.00292144	0.00665096	0.00371327	0.00143929	0.00359675
<b>Stand. dev</b>	0.01626574	0.05405032	0.08155344	0.0609366	0.03793793	0.05997287
<b>Median</b>	0.7949126	0.0101271	0.06053205	0.06920899	0.08456347	0.09185223
		-				-
<b>25 prcnil</b>	0.7783678	0.04027107	0.00835154	0.01511279	0.06039074	0.00180646
<b>75 prcnil</b>	0.8002918	0.03673161	0.09160959	0.1203043	0.1034657	0.1107719
<b>Skewness</b>	-0.7235361	0.5059946	0.2441549	-0.568522	1.689057	-0.6817119
<b>Kurtosis</b>	0.5006445	0.6150507	1.139668	-0.3804425	3.408906	-1.51626
<b>Geom.</b>						
<b>mean</b>	0.7909239	0	0	0	0.08467267	0
<b>Coeff. var</b>	2.056166	696.4596	144.9301	98.97772	42.00144	97.20783

#### d) Atenuación no fotoquímica (NPQ)

	agosto	Septiembre	Octubre	noviembre	diciembre	Enero
<b>N</b>	8	8	8	8	8	8
	-					
<b>Min</b>	0.03027045	0.04323253	0.1548299	0.2206183	0.2100371	0.3697476
<b>Max</b>	0.03708484	1.174318	1.487486	1.26983	0.988819	1.756565
<b>Sum</b>	0.1001493	3.731572	3.638642	3.985457	6.10357	9.534174
<b>Mean</b>	0.01251867	0.4664465	0.4548303	0.4981821	0.7629463	1.191772
<b>Std. error</b>	0.00805409	0.1608849	0.1508005	0.1240188	0.09588239	0.1626389
<b>Variance</b>	0.00051895	0.2070717	0.1819264	0.1230452	0.07354747	0.2116113
<b>Stand. dev</b>	0.02278041	0.4550513	0.4265283	0.350778	0.2711964	0.4600123
<b>Median</b>	0.01792737	0.1996402	0.3202535	0.3982795	0.884245	1.237927
	-					
<b>25 prcnil</b>	0.00352892	0.131426	0.2584918	0.2473467	0.5951669	0.915512
<b>75 prcnil</b>	0.03219112	0.9344726	0.4352977	0.6171596	0.9668044	1.537545
<b>Skewness</b>	-0.9083354	0.7203097	2.588192	1.771721	-1.389328	-0.6195836
<b>Kurtosis</b>	0.327109	-1.675872	7.000075	3.485877	1.51262	-0.2806224
<b>Geom.</b>						
<b>mean</b>	0	0.274132	0.359254	0.4174234	0.6962139	1.087634
<b>Coeff. var</b>	181.9716	97.55702	93.77748	70.4116	35.54593	38.59903

#### e) Atenuación fotoquímica (qP)

	agosto	Septiembre	Octubre	noviembre	diciembre	Enero
<b>N</b>	8	8	8	8	8	8
		-		-		-
<b>Min</b>	0.9851651	0.09979576	-0.1524796	0.05975625	0.08170847	0.07542347
<b>Max</b>	1.065489	0.1766293	0.2795117	0.1698183	0.2373076	0.2927702
<b>Sum</b>	8.081982	0.1262214	0.5530522	0.6652731	1.089028	0.9537218

<b>Mean</b>	1.010248	0.01577768	0.06913153	0.08315914	0.1361285	0.1192152
<b>Std. error</b>	0.00830275	0.03029591	0.04361672	0.02815689	0.01852296	0.04317896
<b>Variance</b>	0.00055149	0.00734274	0.01521934	0.00634249	0.0027448	0.01491538
<b>Stand. dev</b>	0.02348372	0.08568978	0.1233667	0.07963972	0.05239085	0.1221285
<b>Median</b>	1.005566	0.01613277	0.08017911	0.09756074	0.1297943	0.1638886
		-				
<b>25 prcnil</b>	1.002103	0.05564211	0.01086553	0.02392502	0.08939929	0.00122031
<b>75 prcnil</b>	1.007827	0.06226016	0.1193746	0.1583376	0.1661308	0.1881935
<b>Skewness</b>	2.229554	0.6596412	-0.16388	-0.7167094	0.9648017	-0.424185
<b>Kurtosis</b>	6.054269	0.8735725	1.622185	-0.2232053	0.7388777	-0.6786828
<b>Geom.</b>						
<b>mean</b>	1.010015	0	0	0	0.1280469	0
<b>Coeff. var</b>	2.32455	543.1077	178.4522	95.76786	38.48632	102.4437