

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/258052220>

Fijación de CO₂, en *Agave angustifolia* Haw.

Article in *Boletín de la Sociedad Botánica de México* · December 1995

DOI: 10.17129/botsoci.1471

CITATIONS

3

READS

535

2 authors:



Rocío José Jacinto

Universidad Nacional Autónoma de México

3 PUBLICATIONS 17 CITATIONS

SEE PROFILE



Edmundo García Moya

Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo.

205 PUBLICATIONS 4,192 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Aprovechamiento de Recursos Forestales no Maderables [View project](#)



Ecology of arid and semiarid vegetation [View project](#)

Fijación de CO₂ en *Agave angustifolia* Haw.

ROCÍO JOSÉ JACINTO Y EDMUNDO GARCÍA MOYA

Colegio de Postgraduados. Lab. de Ecología Vegetal. Chapingo, México. 56230.

Resumen. Las adaptaciones anatómico-morfológicas y fisiológicas de las plantas CAM, dentro de las cuales se ubican los agaves, contribuyen a la economía del agua, el crecimiento vegetal y en la producción de materia orgánica. La capacidad de fijación de carbono fue estudiada durante un año, en una plantación de *Agave angustifolia* Haw. en Matatlán, Tlacolula, Oaxaca. Se estimaron tasas máximas y mínimas de fijación de CO₂ con 30, 29; 1, 2, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para los agaves de cuatro y ocho años de edad, en octubre y noviembre de 1993, respectivamente. Los valores máximos observados 30 y 29 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ pueden considerarse altos al confrontarlos con los obtenidos para otras especies de agaves.

Palabras Clave: *Agave angustifolia*, agave mezcalero, fijación de CO₂.

Abstract. The anatomical-morphological and physiological adaptations present in CAM plants like agaves make them more water use efficient and able to growth and produce under restrictive environmental conditions. We report on a field trial CO₂ uptake by *Agave angustifolia* Haw. of four and eight years of age, undertaken in Matatlán, Tlacolula, Oaxaca. The maximum and minimum estimated CO₂ uptakes rates were 30, 29; 1, 2 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ and occurred in October and November of 1993, for the four and eight years plants; 30 and 29 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ can be considered high when compared with estimated figures for other agave species studied previously.

Key words: *Agave angustifolia*, mezcal agave, CO₂ uptake.

INTRODUCCIÓN

Agave angustifolia Haw., es el maguey de más amplia distribución en América del Norte; tiene preferencia a zonas áridas y semiáridas (Gentry, 1982); en México, se cultiva principalmente en Oaxaca dado que se le considera como una planta con aprovechamientos múltiples: las hojas se utilizan en la fabricación de fibras, el pedúnculo floral para la elaboración de alimentos y para material de construcción, las hojas secas a manera de combustible y la «piña» (tallo) se utiliza principalmente para la elaboración de mezcal, palabra que se utiliza para denominar no solamente a una bebida alcohólica, sino también a la piña cocida que se consume a manera de golosina (Granados, 1993).

Oaxaca es el estado con mayor importancia en la agroindustria del maguey mezcalero (*Agave angustifolia*, también denominado «maguey espadín» ó «dob yee» en idioma zapoteco) con aproximadamente 10 000 ha de plantas cultivadas (Sánchez, 1989). Pese a ello, es poco el conocimiento sobre esta especie, en cuanto a sus condiciones óptimas de crecimiento, fertilización, ciclo vital, etc. que puedan orientar un aprovechamiento de este recurso sobre bases sustentables.

Los agaves son plantas con metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) que se caracterizan por la capacidad de las células con cloroplastos de fijar cantidades significativas de CO₂ en la obscuridad, lo que conduce a la síntesis y acumulación de ácido málico en la vacuola, el conocimiento práctico de ésta senda fotosintética y el estudio de las

características ambientales en donde se desarrollan las plantas, facilitan la estimación de la productividad de éstas; concibiendo este término como la velocidad de almacenamiento de materia orgánica de los tejidos vegetales con respecto a la utilización respiratoria.

Los estudios realizados a la fecha sobre fijación de CO₂ consideran a especies importantes tales como: *Agave tequilana* (maguey tequilero) con 19 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Nobel y Valenzuela, 1987), *Agave fourcroydes* (henequén) 23 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Nobel, 1985) y a los principales magueyes pulqueros: *Agave mapisaga* 34 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y *Agave salmiana* con 29 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Nobel *et al.* 1992); más no a *Agave angustifolia* (maguey mezcalero).

El presente trabajo se realizó con el objeto de estimar la tasa de fijación de CO₂ de *Agave angustifolia* en condiciones de cultivo.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material experimental utilizado fue seleccionado del ya existente en la plantación propiedad de la envasadora de mezcal «El Cortijo» ubicada en el poblado de Matatlán, municipio de Tlacolula, Oaxaca (16° 57' N y 96° 29' O, 1750 msnm). El tipo de clima prevaleciente es el BS₁ hw (w) (i') gw, el cual corresponde a un clima seco con temperatura media anual de 20.6 °C ± 5 °C. La estación seca se presenta en el invierno y la de lluvias en verano; la precipitación media anual es de 600 a 700 mm, presenta un tipo de suelo luvisol crómico a cambisol cálcico, los resultados observa-

dos de la precipitación pluvial y de la temperatura promedio ambiental para el período de estudio se obtuvieron de la estación climatológica 096 8490-SMN, ubicada en Tlacolula de Matamoros, Oaxaca (Fig. 1). La vegetación circundante al área de cultivo de *Agave angustifolia* («maguey mezcal») está dominada por matorral espinoso y nopaleras.

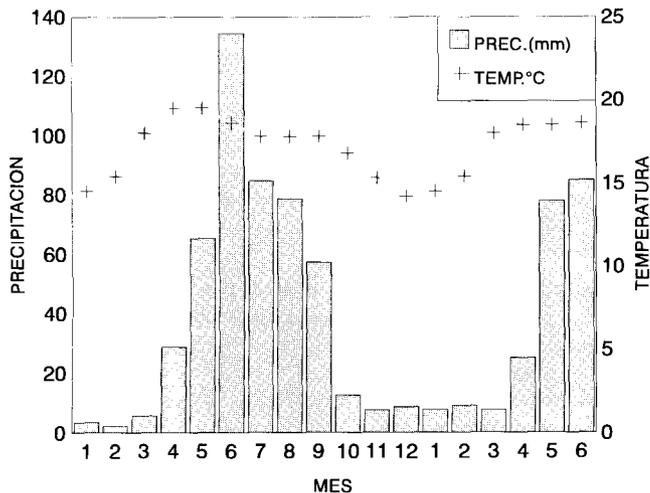


FIGURA 1. Climograma de Tlacolula, Oaxaca. (Enero de 1993 a junio de 1994).

Se utilizó un diseño de análisis de varianza factorial 6 X 2, en el cual se consideraron dos factores: período de muestreo (seis niveles: septiembre, octubre, noviembre de 1993; enero, abril y junio de 1994) y edad de los agaves (dos niveles: cuatro y ocho años) por lo tanto, la variable de respuesta fue el promedio total de la tasa de fijación de CO_2 efectuada por cada una de las plantas. Ello resultó en dos tratamientos por cada fecha de muestreo, con ocho repeticiones cada uno, (es decir, ocho agaves de cada edad en cada fecha de muestreo); la unidad experimental, es una planta de agave. También se aplicaron pruebas de Tuckey para ubicar las diferencias entre los promedios de las tasas de fijación de CO_2 . Las plantas utilizadas en la primera evaluación fueron las mismas a emplear en los siguientes muestreos.

La tasa de fijación de CO_2 se evaluó en una hoja completamente desarrollada, sana, con orientación nortesur, se utilizó una cámara de Parkinson para hoja ancha (con volumen de 12 cm^3 y 6.25 cm^2 de superficie), la cual se colocó en el primer tercio de la hoja (a partir de la espina terminal), y con un analizador de gases al infrarrojo portátil (IRGA LCA-2 ADC, con registrador de datos integrado tipo DL2 con programa versión 3.3, Analytical Development Co. Hoddesdon, UK.). Las mediciones se hicieron una vez por mes cada hora en períodos de 12 horas aproximadamente (Nobel, 1988).

RESULTADOS

El mes de septiembre de 1993 mostró diferencias en la hora de fijación de CO_2 entre edades. Para el caso de los agaves de cuatro años, ésta fue de $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a las 2:00 h, mientras que para los de ocho años este valor se observó de 19:00 h hasta las 4:00 h; éste muestreo se realizó cada 2 horas (Fig. 2a). En octubre de 1993, con registros en cada hora, se detectaron fluctuaciones a lo largo del muestreo. Los agaves de cuatro años fijan $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a las 23:00 h y disminuyeron hasta cero a las 8:00 h; en cambio los agaves de ocho años alcanzaron y mantuvieron valores de $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a partir de las 20:00 h, luego mostraron un descenso a $9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a las 22:00 h y ascenso a $29 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a las 4:00 h, éste último fue el máximo logrado en esa fecha; finalmente casi llega a cero a las 8:00 (Fig. 2b).

Los agaves de ocho años alcanzan un máximo de fijación de CO_2 ($21 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en noviembre de 1993 a las 21:00 h y durante cuatro horas bajó su fijación hasta valores de $2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para después volver a ascender y mantenerla en $13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ hasta las 9:00 h; para los agaves de cuatro años se observa el mismo comportamiento sólo que el máximo de fijación ($17 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) se alcanza hasta las 2:00 h (Fig. 2c).

Las evaluaciones correspondientes al mes de enero de 1994, indican que la mayor tasa de fijación de CO_2 ($21 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ocurrió a las 19:00 h para los agaves de cuatro años; mientras que para los de ocho años, la tasa máxima de fijación de CO_2 ($18 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) se registró a las 21:00 h, fluctuando la tasa de fijación durante toda la noche para ambos agaves y descendiendo la tasa de fijación de CO_2 a 4 y $11 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a las 8:00 h para los agaves de cuatro y ocho años respectivamente (Fig. 2d).

En abril de 1994, los agaves de cuatro años alcanzaron con $18 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, la mayor tasa de fijación de CO_2 a las 24:00 h y terminaron su período de fijación a las 7:00 h; en contraste, los agaves de ocho años su máxima tasa de fijación fue de $23 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a las 20:00 h, después disminuyó durante toda la noche hasta las 8:00 h, tiempo en el cual ya no se detectó fijación de CO_2 (Fig. 3a).

Para el mes de junio de 1994, los agaves de cuatro años lograron la mayor tasa de fijación de CO_2 ($14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a las 20:00 h, teniendo en promedio en la tasa de asimilación de CO_2 de $9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante la noche y llegando a un valor de cero a las 8:00 h. De forma similar se comportaron los agaves de ocho años, alcanzaron el máximo de fijación de CO_2 ($14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a las 22:00 h con un promedio en la tasa de fijación de CO_2 cercano a $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y dejando de fijar carbono a las 8:00 h (Fig. 3b).

El análisis estadístico (ANOVA factorial 6 X 2, Cuadro 1) resultó con diferencias significativas entre fechas de muestreo ($P < 0.01$), más no entre edades ($P > 0.19$) y sí hubo diferencias estadísticas en la interacción entre edad y fecha de muestreo ($P < 0.01$), lo cual indicó que tanto la edad de la planta y la fecha de muestreo tienen una relación que incide sobre el promedio de la tasa de fijación de CO_2 .

Como resultado de lo anterior se procedió a realizar la prueba de comparación de medias de Tuckey, en la cual

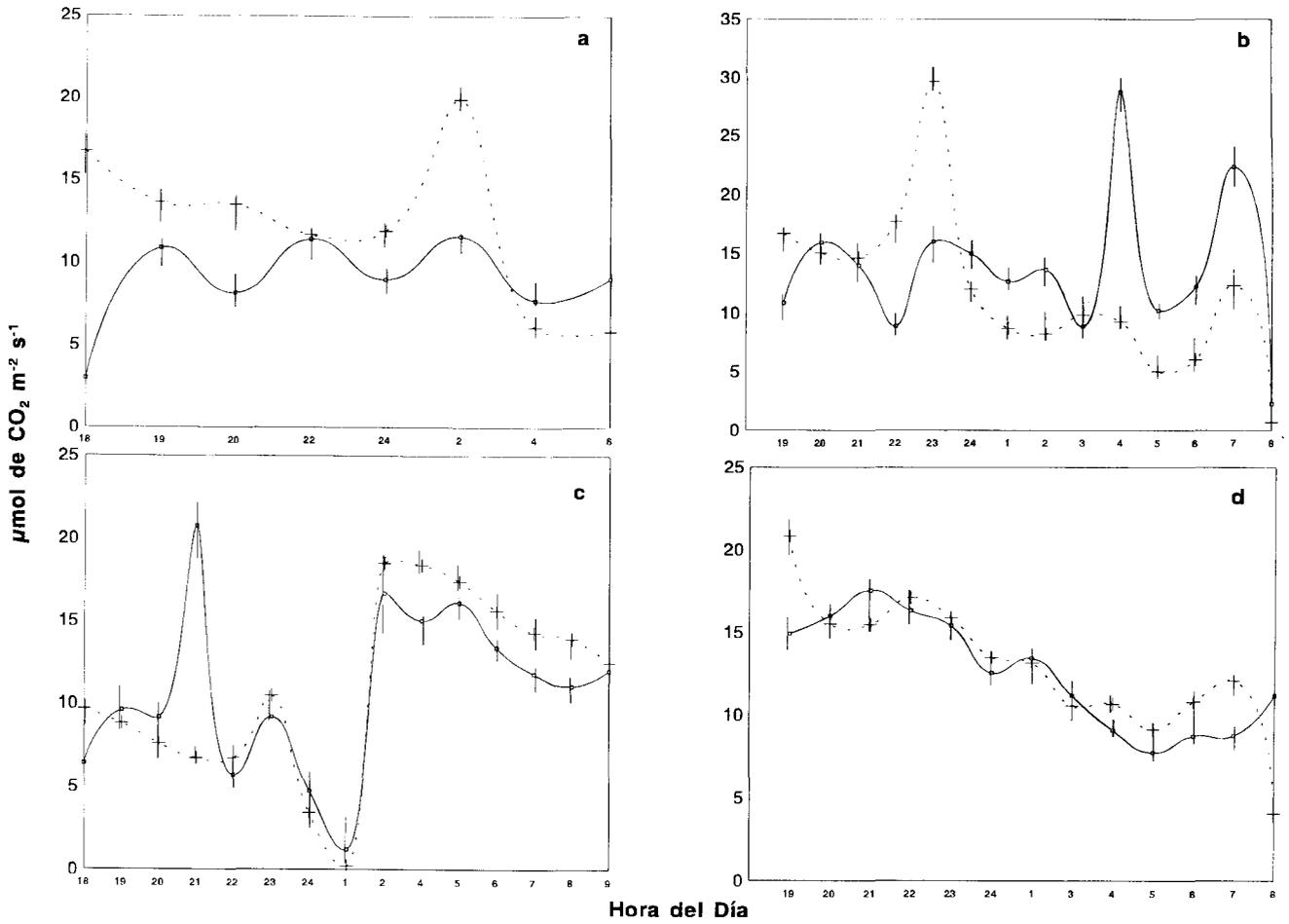


FIGURA 2. Tasa de fijación de CO₂ de los agaves de cuatro (---) y ocho años (—) estimadas en : a) septiembre de 1993, b) octubre de 1993, c) noviembre de 1993, d) enero de 1994. Cada punto corresponde al promedio de lecturas registradas en ocho plantas, ± error estándar.

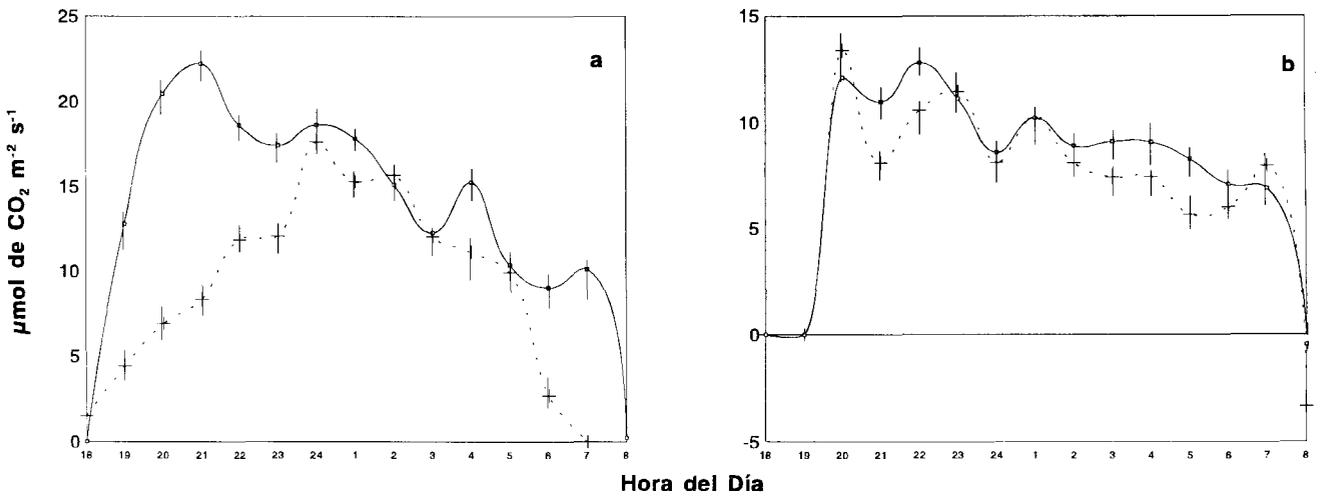


FIGURA 3. Tasa de fijación de CO₂ de los agaves de cuatro (---) y ocho años (—) estimadas en : a) abril de 1994, b) junio de 1994. Cada punto corresponde al promedio de lecturas registradas en ocho plantas, ± error estándar.

CUADRO 1. Análisis ANOVA factorial 6 X 2 de los promedios de la tasas de fijación de CO₂.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Tratamientos	11	370.33	33.66	6.90	0.01
Fechas de muestreo	5	240.40	48.08	9.85	0.01
Edad	1	8.41	8.41	1.72	0.19
Interacción fecha de muestreo x edad	5	121.50	24.30	4.98	0.01
Error	84	375.88	4.88		
Total	95	795.54			

CUADRO 2. Comparación de la tasa de fijación de CO₂ por fecha de muestreo en agaves de cuatro y ocho años de edad, con base a la prueba de Tuckey y tamaño de muestra de ocho plantas por edad, ± error estándar.

Edad (años)	Sep	Oct	Nov	Ene	Abr	Jun
4	12.0±0.8 abcd	11.9±0.4 abcd	10.9±0.4 abcd	12.8±1 ab	10.1±0.9 bcde	7.8±0.6 e
8	8.9±0.6 cde	13.6±1 ab	10.8±0.6 abcd	12.6±0.5 abc	14.4±0.6 a	8.7±1 ed

Las cantidades están expresadas como $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Los valores promedio con la misma letra no son estadísticamente diferentes, en ambas hileras y columnas.

la fijación de CO₂ para los agaves de cuatro años fue semejante en todo el período de estudio, a excepción de junio de 1994, que presenta el valor menor y significativo en relación con enero de 1994, septiembre a noviembre de 1993. La mayor tasa de fijación de CO₂ ($14.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se registró en abril de 1994 para los agaves de ocho años, sin ser significativa a la estimada en octubre, noviembre de 1993 y enero de 1994 y diferente para septiembre de 1993 y junio de 1994. Este último mes fue semejante a septiembre y noviembre de 1993 (Cuadro 2).

La comparación mensual de la asimilación de CO₂ entre edades no fue significativa para los meses de septiembre, octubre y noviembre de 1993, enero y junio de 1994; más sí lo fue en casi un 30 % en el mes de abril de 1994, para los agaves de ocho y cuatro años (Cuadro 2).

DISCUSIÓN

El comportamiento de *Agave angustifolia*, es el típico de una planta CAM (Metabolismo Acido de las Crasuláceas), en el cual la mayor fijación de CO₂ se da en el período nocturno. Las tasas promedio de fijación de CO₂ observadas en los agaves de cuatro años, se mantienen sin diferencias estadísticas significativas (Cuadro 2) durante el período de estudio, a excepción de junio de 1994, en el que se muestra una reducción

sensible y significativa del 25 % (Cuadro 2). Los agaves de ocho años, se comportan de manera similar, aunque con una mayor variación entre meses, la cual es marcada y significativa; 38 y 40 % menor en septiembre de 1993 y junio de 1994, respectivamente, que en abril, mes del promedio máximo de fijación (Cuadro 2). Abril de 1994, fue el único mes en que se advierte una diferencia significativa del 30 % entre edades, lo cual pudiera atribuirse a un estado hídrico más favorable para el caso de las plantas de ocho años. Se puede observar la tendencia tanto en los agaves de cuatro y ocho años a fijar más CO₂ durante más tiempo (horas tempranas del día), en el caso que las tasas de fijación de CO₂ no sean altas durante la noche, lo cual es una respuesta única de plantas CAM.

Existe una tendencia, para el caso de los magueyes de ocho años para alcanzar sus máximas tasas de fijación en el primer tercio del período oscuro (19 - 22 horas), lo cual no es el caso para los magueyes de cuatro años de edad; los cuales fijan las tasas máximas de CO₂ durante el segundo cuarto del período oscuro.

En el mes de septiembre de 1993 se observa que las tasas de fijación de CO₂ para las plantas de cuatro años son mayores que las plantas de ocho años; ésta baja en la tasa de fijación de CO₂ en las plantas de ocho años, se compensa con un mayor período de fijación (Fig. 2a).

La fluctuación en la fijación de CO₂ en ambas edades de agaves, en el mes de octubre de 1993 (Fig. 2b) puede deberse, en cierta forma, a que en la noche del muestreo, existieron diferencias de humedad, lo que pudo inhibir el intercambio gaseoso. El desfase en la fijación de CO₂ en las dos edades es inherente al estado de desarrollo de las plantas, pues el patrón de fijación de CO₂ cambia en función de la edad de las plantas. Nobel (1988), lo ejemplifica en un estudio con plántulas de *Agave deserti* de 25 a 400 días de edad, en las que evalúa la fijación de CO₂ durante 24 h; encuentra que el porcentaje total de fijación de CO₂ es de 27% para las plántulas de 25 días, 49% para los de 100 días y 81% para las de 400 días, resaltando el hecho que la fijación de CO₂ se incrementa en la mañana, en las plantas de mayor edad, suceso que se invierte en el ocaso del día.

Además, la temperatura contribuyó a una mayor fijación, pues la relación de 15/15°C de temperatura diurna/nocturna favoreció a que se lograrán tasas máximas de fijación (30 y 29 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); no obstante éstas temperaturas se pueden considerar bajas, sí se les compara con las temperaturas diurnas del trabajo de Nobel *et al.* (1992) sobre *Agave mapisaga* y *Agave salmiana* con un promedio de 28°C en el mes de agosto de 1990 desarrollado en Texcoco, México; dónde éstas plantas logran las mayores tasas de fijación de CO₂ con 34 y 29 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Las tasas de fijación de CO₂ que se observaron en el mes de noviembre de 1993 (Fig. 2c), se vieron afectadas por bajas temperaturas tanto diurnas como nocturnas. A las 18:00 h fueron de 18°C y descendieron a razón de 2°C por hora, a las 4:00 h se registró la menor temperatura nocturna de 6°C para aumentar drásticamente a las 8:00 h a 16°C, lo que influyó en las bajas tasas de fijación de CO₂, así como en el muestreo de la 1:00 h que se presentó una ligera llovizna.

Está documentado que en las plantas CAM, las temperaturas nocturnas bajas favorecen la apertura de los estomas y en consecuencia, la fijación de CO₂, no obstante existen límites. Osmond (1978), consigna que la temperatura óptima nocturna para la fijación de CO₂ en agaves es entre 12° y 17°C, mientras que Nobel y Hartsock (1981), mencionan que los límites están entre 12° y 20°C; éstos últimos autores explican que éstas amplitudes en temperaturas pueden variar en la medida en que se distribuyen en diferentes regiones y en las fluctuaciones de temperatura durante las estaciones del año en dónde se desarrollan las plantas.

Nobel y Smith (1983), refieren que los cambios de temperatura de 20°/5.5°C en el día/noche a 10°/0°C para *Agave angustifolia* de Sonora, induce a la inhibición del 50% de las células del mesófilo en condiciones de invierno, por lo que es predecible que afecte la tasa de fijación de CO₂. Lo que pudo ocurrir en este estudio en campo sobre *Agave angustifolia* de Oaxaca, es que esta planta puede tener límites de temperatura más restringidos, que las de Sonora (en dónde las condiciones del medio son más extremas), lo que las limita a explotar una mayor amplitud de temperaturas para una fijación óptima de CO₂.

Los mecanismos de regulación estomática están directamente relacionados con cambios en el contenido de

agua y temperatura celular, y no con la capacidad de fijar CO₂; sin embargo las diferencias en presión de vapor pueden imponer un control sobre la capacidad de fijación de CO₂ de la hoja, al afectar el gradiente de concentración de CO₂ al interior de la hoja; no obstante, el control estomatal para la pérdida de agua es un mecanismo de sobrevivencia y no de optimización de la productividad (Turner, 1979).

Las tasas de fijación de CO₂ de noviembre de 1993 y enero de 1994 (Fig. 2d) fueron bajas para las dos edades de las plantas, quizás como resultado de las bajas temperaturas nocturnas (10°C en promedio) y la escasa humedad en el suelo.

Los resultados del mes de abril de 1994 (Fig. 3a), presentan la típica gráfica del comportamiento CAM, con tasas de fijación de CO₂ mayores a los meses de noviembre de 1993 y enero de 1994, provocadas por el aumento de la temperatura diurna/nocturna, aún cuando es un mes en el que no se presenta lluvia y no hay agua disponible en el suelo. En este mes se observa que los agaves de ocho años fijan más CO₂ que los agaves de cuatro años, lo cual puede tener explicación porque las plantas de ocho años almacenan mayor cantidad de agua en la piña que las plantas jóvenes de cuatro años, lo que les confiere un mejor estado hídrico.

El régimen térmico durante el crecimiento de las plantas determina la fijación de CO₂ nocturna, esto es una adaptación de importancia ecológica en zonas subtropicales dónde ocurren marcados cambios estacionales (Nobel y Hartsock, 1981).

Las tasas de fijación de CO₂ en junio de 1994 (Fig. 3b), aún con más humedad en el suelo, fueron menores para las dos edades en estudio, que en el mes de abril de 1994. La respuesta unimodal de la tasa de fijación fue baja, pero constante durante toda la noche; esto con el fin de compensar la baja fijación de CO₂ con un mayor tiempo de fijación de CO₂.

CONCLUSIONES

Los agaves de cuatro y ocho años logran la mayor tasa de asimilación de CO₂ (30 y 29 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente), en el mes de octubre de 1993.

Los promedios totales de fijación de CO₂ en el mes de junio de 1994, para los agaves de las dos edades estudiadas, fueron estadísticamente menores que los demás meses en estudio.

Los agaves de ocho años fijaron en promedio 25% más CO₂, que los de cuatro años.

Las tasas máximas de fijación de CO₂, en el mes de octubre de 1993 para las dos edades de agaves estudiadas, se vieron favorecidas por un termoperíodo de 15°/15°C durante el día y la noche.

Las tasas máximas de fijación de CO₂ de *Agave angustifolia* Haw. (30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ observadas en las plantas de cuatro años y 29 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para las plantas de ocho años), se pueden considerar altas en comparación a otros agaves estudiados previamente.

AGRADECIMIENTOS

Al Ing. Gustavo Méndez, dueño de la envasadora «El Cortijo», por las facilidades otorgadas en sus plantaciones de

maguey mezcalero en Matatlán, Oaxaca. A los Sres. Dionicio Palafox Caballero y Adán Cedeño Sosa, por su ayuda en el trabajo de campo. Este trabajo, se realizó con el apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT).

LITERATURA CITADA

- García-Moya E, Nobel PS. 1990.** Leaf unfolding rates and responses to cuticle damaging for pulque agaves in México. *Desert Plants* **10**: 55-57.
- Gentry HS. 1982.** *Agaves of Continental North America*. University of Arizona Press, Tucson.
- Granados SD. 1993.** *Los agaves de México*. Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo.
- López SC. 1989.** Principales enfermedades que afectan a *Agave angustifolia* Haw. y *Agave americana* L. en el Distrito de Tlaxcala, Oaxaca. Tesis Profesional. ENEP-I-UNAM, Los Reyes, Iztacala. México.
- Medina E. 1977.** *Introducción a la ecofisiología vegetal*. OEA, Washington, D.C.
- Nobel PS. 1988.** PAR, water and temperature limitations on the productivity of cultivated *Agave fourcroydes* (henequén). *Journal of Applied Ecology* **22**: 157-173.
- Nobel PS. 1991.** Achievable productivities of CAM plants: basis of high values compared with C₃ and C₄ plants. *New Phytologist* **119**: 183-205.
- Nobel PS, García-Moya E, Quero E. 1992.** High annual productivity of certain agaves and cacti under cultivation. *Plant Cell and Environment* **15**: 329-335.
- Nobel PS, Hartsock TL. 1981.** Shifts in the optimal temperature for nocturnal CO₂ uptake caused by changes in growth temperature for cacti and agaves. *Physiology Plantarum* **53**: 523-527.
- Nobel PS, Smith DS. 1983.** High and low temperature tolerances and their relationships to distribution of agaves. *Plant, Cell and Environment* **6**: 711-719.
- Nobel PS, Valenzuela AG. 1987.** Environmental responses and productivity of the CAM plant, *Agave tequilana*. *Agricultural and Forest Meteorology* **39**: 319-334.
- Osmond BC. 1978.** Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annual Review of Plant Physiology* **29**: 379-414.
- Sánchez LA. 1989.** *Oaxaca, tierra de maguey y mezcal*. Instituto Tecnológico de Oaxaca, Oaxaca, México.
- Turner NC. 1979.** Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. **En:** Mussell H, Staples RC, eds. *Stress physiology in crop plants*. John Wiley & Sons, New York, 345.